

Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt
für Land- und Forstwirtschaft
Berlin-Dahlem



**Endophytische Pilze in Blättern von
Laubbäumen und ihre Beziehungen
zu Blattgallen (Zoocecidien)**

Von
Dr. Leo Pehl
und
Prof. Dr. Heinz Butin

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

Heft 297

Berlin 1994

*Herausgegeben
von der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Berlin-Dahlem*

Blackwell Wissenschafts-Verlag GmbH Berlin/Wien
Kurfürstendamm 57, D-10707 Berlin

ISSN 0067-5849

ISBN 3-8263-3007-2

Die Deutsche Bibliothek -- CIP-Einheitsaufnahme

Pehl, Leo:

Endophytische Pilze in Blättern von Laubbäumen und ihre Beziehungen zu Blattgallen (Zooecidien) / von Leo Pehl; Heinz Butin. Hrsg. von der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem. - Berlin: Blackwell-Wiss.-Verl. [in Komm.], 1994.

(Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem; H. 297)

ISBN 3-8263-3007-2

NE: Butin, Heinz.; Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft <Berlin; Braunschweig>

Mitteilungen aus der...

Die Drucklegung dieses Heftes erfolgte mit Unterstützung der Gemeinschaft der Förderer und Freunde der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft e. V.

© Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft

Das Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, des Vortrages, der Entnahme von Abbildungen, der Funk- sendung, der Wiedergabe auf photomechanischem oder ähnlichem Wege und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Eine Vervielfältigung dieses Werkes oder von Teilen dieses Werkes ist auch im Einzelfall nur in den Grenzen der gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland vom 9. September 1965 in der Fassung vom 24. Juni 1985 zulässig. Sie ist grundsätzlich vergütungs- pflichtig. Zuwiderhandlungen unterliegen den Strafbestimmungen des Urheberrechtsgesetzes.

1994 Kommissionsverlag Blackwell Wissenschafts-Verlag GmbH Berlin/Wien, Kurfürstendamm 57, 10707 Berlin
Printed in Germany by Arno Brynda, Berlin

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung.....	4
2. Material und Methodik.....	6
2.1 Isolierung der Endophyten.....	6
2.2 Erfassung der Blattgallen.....	9
2.3 Nachweis von Pilzen in Verbindung mit abgestorbenen Gallanlagen.....	9
3. Ergebnisse.....	12
3.1 Die Endophytenflora von Ahorn, Buche, Eiche und Linde.....	12
3.2 Die Gallinsekten und Gallmilben von Ahorn, Buche, Eiche und Linde.....	20
3.2.1 Beschreibung einiger mit Endophyten assoziierter Blattgallen.....	20
3.3 Die Gallen und ihre pilzlichen Antagonisten.....	26
3.3.1 Beschreibung einiger mit Blattgallen assoziierter Endophyten.....	38
4. Diskussion.....	42
5. Zusammenfassung.....	47
6. Summary.....	47
7. Literaturverzeichnis.....	49
8. Anhang.....	53

1. Einleitung

Nach der Lehrmeinung der klassischen Phytopathologie war man bisher der Auffassung, daß grünes, pflanzliches Gewebe in der Regel frei von Fremdorganismen sei. Diese Ansicht hat sich in den letzten Jahren grundlegend geändert, nachdem sich herausgestellt hat, daß fast in jeder Pflanze sogenannte "Endophyten" vorkommen, die oberirdische Pflanzenteile besiedeln, ohne dabei sichtbare Krankheitssymptome hervorzurufen (PETRINI & MÜLLER 1979, LUGINBÜHL & MÜLLER 1980, BUTIN 1986, CARROLL 1986, PETRINI 1986, 1991). Beispielsweise liegt die Infektionsrate von Waldbäumen - abhängig von der Baumart, dem Pflanzenorgan, der Jahreszeit und dem Standort der Pflanze - zwischen 15 und 100% (PETRINI et al. 1979). Es können dabei bis zu 100 verschiedene Pilzarten an der Besiedlung einer einzigen Baumart beteiligt sein. Man nimmt an, daß diese versteckt lebenden Organismen eine ähnlich weite Verbreitung besitzen wie die Mykorrhiza-Pilze.

So ausführlich man heute über die Verbreitung und Artzugehörigkeit der Endophyten informiert ist, so gering sind unsere Kenntnisse über die Bedeutung des Endophytismus. Am wenigsten durchschaubar ist die Situation bei den Endophyten selbst. Die meisten von ihnen zeigen in der Pflanze ein nur sehr geringes Wachstum, so daß sie optisch kaum nachweisbar sind. Oft werden sie so lange von der Wirtspflanze "in Schach" gehalten, bis die Pflanze selbst abstirbt. Erst dann sind sie in der Lage, sich saprophytisch zu entfalten, sofern sie nicht mit der Pflanze zugrunde gehen. Andere Pilzarten, die über ein gewisses pathogenes Potential verfügen (Schwächeparasiten), vermögen sich dann zu entwickeln, wenn die Pflanze durch endogene Störungen oder schädigende Einflüsse von außen krankheitsanfällig geworden ist (GÄUMANN 1951).

Mit dem endophytischen Vorstadium können jedoch für die einzelnen Pilze Vorteile verbunden sein. So besitzen z.B. Saprophyten gegenüber später infizierenden Konkurrenten einen zeitlichen Vorsprung, denn sie befinden sich bereits am Ort ihrer späteren Weiterentwicklung. Diese Lokalpräsenz scheint besonders wichtig für Schwächeparasiten zu sein, denn in dieser Form können sie dann genau den physiologischen Schwächezustand der Wirtspflanze abpassen, der für ihre Entwicklung erforderlich ist (BUTIN 1986, KOWALSKI & KEHR 1992).

Was die Wirtspflanze betrifft, hat man hier schon konkretere Vorstellungen über Sinn und Zweck des Zusammenlebens von Pilz und Pflanze entwickelt (CARROLL 1986, OERTLI et al. 1990). So konnte in einigen Fällen nachgewiesen werden (BUCKLEY & PUGH 1971, LUGINBÜHL & MÜLLER 1980), daß bei Anwesenheit von Endophyten die Samenkeimung, die Blütenbildung oder allgemein das Pflanzenwachstum gefördert wird. Eine immer größer werdende Bedeutung wird heute der Vorstellung beigemessen, daß

Endophyten eine Rolle im Abwehrsystem der Pflanze spielen können, indem sie die Funktion von Antagonisten gegenüber pathogenen Pilzen oder anderen Schädlingen übernehmen (MINTER 1981, FISHER et al. 1984a, 1984b, 1986, CLAY 1986, MILLER 1986). In solchen Fällen scheinen endophytische Pilze symbiontische oder mutualistische Beziehungen zu ihren Wirtspflanzen zu haben (CARROLL 1988).

Über den Einfluß von Endophyten auf die Entwicklung von Gallinsekten bzw. Gallmilben liegen in der Literatur bereits verschiedene Angaben vor. Das bekannteste Beispiel ist der Antagonismus bei *Rhabdocline parkeri*, einem endophytisch lebenden Nadelpilz der Douglasie, dessen Vorkommen zu einer erhöhten Mortalität der Douglasien-Gallmilbe *Contarinia* führt (SHERWOOD-PIKE et al. 1986, STONE 1987). Bei der Balsamtanne sind ähnliche Verhältnisse zwischen Endophyten und der Gallmilbe *Paradiplosis tumifex* beobachtet worden (PETRINI et al. 1989). Was die Laubbäume betrifft, so ist erstmals von SIEBER & HUGENTOBLE (1987) ein Antagonismus zwischen dem Pilz *Apiognomonina errabunda* und bestimmten Blattgallen diskutiert worden. Auch bei der Eiche scheint die Entwicklung von Gallinsekten durch Blattendophyten gestört zu werden (HALMSCHLAGER & BUTIN 1990).

Mit der vorliegenden Arbeit soll zunächst ein Beitrag zur Endophytenflora der Blätter von Ahorn, Buche, Eiche und Linde gegeben werden. Darauf aufbauend wird die Rolle von Endophyten als Gegenspieler von Gallinsekten bzw. -milben bei den genannten Baumarten ausführlich untersucht und dargestellt. Über dieses mutualistisch-antagonistische System zwischen Endophyt, Gallinsekt und Wirtspflanze ist in Ansätzen zwar schon von WULF (1990) beim Bergahorn und von BUTIN (1992) bei der Eiche berichtet worden. Mit der vorliegenden Studie sollen diese Untersuchungen auf eine breitere Basis gestellt werden. Die Ergebnisse werden dazu beitragen können, die Beziehungen zwischen Wirtspflanze und Endophyt einerseits (als mutualistische Symbiose) und zwischen Endophyt und Gallinsekt /-milbe andererseits (als Antagonismus) besser als bisher zu verstehen.

2. Material und Methodik

2.1 Isolierung der Endophyten

Für die geplanten Untersuchungen wurden die Baumarten *Acer pseudoplatanus* (Bergahorn), *Fagus sylvatica* (Rotbuche), *Quercus robur* (Stieleiche) und *Tilia cordata* (Winterlinde) ausgewählt. Die genannten Arten stockten innerhalb eines 700 ha großen, 70 m über NN liegenden Forstes in der Nähe von Braunschweig. Der Standort ist durch pleistozänes Ausgangsgestein, gute Wasserversorgung sowie mittlere Nährstoff- und Basenversorgung gekennzeichnet. Als Hauptbaumarten dominieren Stieleiche und Rotbuche. Daneben gibt es kleinere Vorkommen von Bergahorn, Winterlinde, Roteiche (*Quercus rubra*), Schwarzpappel (*Populus nigra*), Balsampappel (*Populus balsamifera*), Fichte (*Picea abies*), Europäische Lärche (*Larix decidua*) und Kiefer (*Pinus sylvestris*). Einzelbaum- bis truppweise eingemischt wurde auch Flatterulme (*Ulmus laevis*), Bergulme (*Ulmus glabra*), Vogelkirsche (*Prunus avium*), Esche (*Fraxinus excelsior*), Weide (*Salix* sp.) und Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) beobachtet.

Die Untersuchung zur Erfassung der Blattendophyten wurde im Jahr 1992 durchgeführt. Während der belaubten Periode erfolgten die Probeentnahmen einmal direkt nach der Entfaltung des Laubes im Frühjahr und zusätzlich im Hochsommer Ende Juli / Anfang August. Die Untersuchung der Blätter wurde bewußt zu Beginn und zum Höhepunkt der Vegetationsperiode durchgeführt. Später auftretende endophytische Pilze dürften als Antagonisten zu Blatt-Gallinsekten keine Bedeutung mehr haben, da dann auch die Gallenentwicklung weitgehend abgeschlossen ist.

Um den Einfluß der Witterung auf die Entwicklung von Pilzen und Insekten berücksichtigen zu können, soll das Wetter während des Untersuchungszeitraumes folgendermaßen charakterisiert werden (vergl. Tab. 1):

Im Vergleich zu den vieljährigen Mittelwerten war das Jahr 1992 bei überdurchschnittlicher Sonnenscheindauer zu warm und insbesondere die Monate April, Mai, Juni der Vegetationsperiode 1992 auch zu trocken. Das Jahr 1993 kann zumindest für die erste Jahreshälfte als etwas zu warm eingestuft werden. Deutlich höher im Vergleich zum Mittel und dem Jahr 1992 lagen allerdings die Niederschläge, so daß die Vegetationsperiode 1993 allgemein als zu naß bezeichnet werden muß. Besonders deutlich zeigt dies der Vergleich des Monats Juli (1992: 45 mm N, 1993: 128 mm N; Wetterstation Braunschweig-Völkenrode).

Tab. 1:

a) Witterung der Jahre 1992 und 1993 im Untersuchungsgebiet (Wetterstation Braunschweig-Völkenrode).

JAHR	LUFTTEMPERATUR			NIEDERSCHLAG		SONNENSCHEN	
	Mittel °C	Max. °C	Min. °C	mm	%*	Std.	%*
1992	10,2	38,2	-9,0	610	99	1750	114
1993	8,8	28,1	-13,4	687	111	1560	103

* vom Mittel 1951-1980

b) Monatliche Mittel von Temperatur und Niederschlag in den Vegetationsperioden 1992 und 1993 (Wetterstation Braunschweig-Völkenrode).

MONAT	LUFTTEMPERATUR		NIEDERSCHLAG	
	Mittel °C 1992	Mittel °C 1993	mm 1992	mm 1993
April	8,6	11,1	54	38
Mai	15,1	14,9	21	67
Juni	18,6	15,7	39	61
Juli	19,3	16,1	45	128
August	19,4	15,4	60	59
September	14,0	12,3	17	66
Oktober	6,5	8,5	88	34

Pro Baum und Probeterrin wurden in einer Höhe von 2 bis 6 m fünf Äste abgeschnitten. Anschließend erfolgte pro Ast die zufällige Entnahme von 10 gesunden, grünen Blättern. Die Sterilisation der Blattoberfläche erfolgte im Labor nach den in Tab. 2 aufgeführten Schema.

Tab. 2: Arbeitsgang zur Oberflächensterilisation von Laubblättern

LÖSUNG	ZEITDAUER	BEMERKUNG
1. Ethanol 70%	1 Minute	Verbesserung der Oberflächenbenetzbarkeit, erster Sterilisationseffekt
2. Natriumhypochlorid mit 4% aktivem Chlor	3 Minuten	Oberflächen-Sterilantium, Endophyten-Vitalität wird nicht beeinträchtigt
3. Ethanol 96%	30 Sekunden	Abspülen des Natriumhypochlorids, zusätzlicher Sterilisationseffekt
4. steriles Wasser	10 Sekunden	Abspülen des Ethanols
5. steriles Wasser	-	kurzfristiges Aufbewahren der Blätter

Anschließend erfolgte unter sterilen Bedingungen die Entnahme gleichmäßig über die Blattfläche verteilter Blattsegmente mittels Korkbohrer. Die Anzahl der pro Blatt ausgestanzten, 3 mm im Durchmesser betragenden Segmente richtete sich nach der Größe der Blattfläche und betrug beim Bergahorn 12, bei der Rotbuche 8, der Eiche und Linde je 10 Segmente pro Blatt (vergl. Abb. 1). Der gesamte Stichprobenumfang des untersuchten Materials ist in Tab. 3 wiedergegeben.

Tab. 3: Stichprobenumfang des untersuchte Blattmaterials

Baumart	Anzahl der Bäume Frühjahr / Sommer	Anzahl der Blätter Frühjahr / Sommer	Anzahl der Blattsegmente Frühjahr / Sommer
<i>Acer pseudoplatanus</i>	5 / 5	50 / 50	600 / 600
<i>Fagus sylvatica</i>	5 / 5	50 / 50	400 / 400
<i>Quercus robur</i>	5 / 5	50 / 50	500 / 500
<i>Tilia cordata</i>	5 / 5	50 / 50	500 / 500

Die so erhaltenen Blattstücke wurden auf Malzextraktagar (2% Malzextrakt, 2% Agar) in Petrischalen ausgelegt. Zur Vermeidung von Bakterienwachstum wurde dem Medium 50 mg Streptomycin zugesetzt. Die Petrischalen wurden anschließend bei Zimmertemperatur im Tag-Nacht-Rhythmus gelagert und regelmäßig auf auswachsende Myzelien hin kontrolliert. Sofern es sich um sporenbildende Isolate handelte, wurden diese sofort bestimmt. Von nicht fruktifizierenden Isolaten wurden zur Anregung der Sporenbildung

Reinkulturen auf Petrischalen mit einprozentigem Malzagar angelegt. Manche Stämme fruktifizierten erst nach mehrwöchigem Verbleib unter ultraviolettem Licht (abwechselnd 12 Std. Dunkelheit, 12 Std. Ultraviolett) und / oder Lagerung bei wechselnden Licht- und Temperaturverhältnissen.

Im Frühjahr wurden zusätzlich abgefallene Blätter des Vorjahres der o. a. Baumarten speziell auf ascocarpe Pilzfruchtkörper untersucht. Die daraus gewonnenen Einsporkulturen wurden mit den Isolaten aus den grünen Blättern verglichen. Auf diese Weise konnten auch Pilze, die in Kultur nur das Anamorph ausbilden, dem entsprechenden Ascomyceten zugeordnet werden.

Für die Bestimmung der Pilztaxa wurden Arbeiten von ELLIS (1971, 1976), SUTTON (1980), v. ARX (1981), SIVANESAN (1984), ELLIS & ELLIS (1985) sowie Monographien und Einzelpublikationen herangezogen. Blieben Isolate trotz verändertem Nährstoff-, Licht- und Temperaturangebot steril, war eine Bestimmung nur unter Hinzuziehung von definierten Vergleichskulturen aus der am Institut vorhandenen Reinkultursammlung möglich.

2.2 Erfassung des Blattgallen

Über die gesamte Vegetationsperiode der Jahre 1992 und 1993 wurden die im Untersuchungsgebiet auf Blättern von Bergahorn, Rotbuche, Stieleiche und Winterlinde sich entwickelnden Gallen erfaßt. Die Bestimmung der Zooecidien erfolgte nach PFÜTZENREITER & WEIDNER (1958), BUHR (1964/65), SCHWENKE (1982), sowie ALFORD (1991). Besonderes Augenmerk galt dabei abgestorbenen bzw. verpilzten Gallen und Gallanlagen.

2.3 Nachweis von Pilzen in Verbindung mit abgestorbenen Gallen

Einer speziellen Untersuchung auf Pilzbefall bzw. Pilzbesiedlung wurden Blätter unterzogen, die einen Gallenbefall und mindestens eine abgestorbenen Gallanlage aufwiesen. Auch diese Untersuchungen erstreckten sich auf die Vegetationsperioden 1992 und 1993. Alle abgestorbenen Gallen auf Blättern der untersuchten Baumarten wurden zunächst unter dem Binokular auf Pilzstrukturen hin untersucht. Sporulierende Pilze wurden anhand der Fruchtkörper- und Sporenmerkmale sofort bestimmt. Zusätzlich erfolgte eine Untersuchung des verbleibenden, gesunden, grünen Blattgewebes auf Endophytenbesatz gemäß des in Tab. 2 angeführten Verfahrens. Blätter mit Blattnekrosen und abgestorbenen Gallanlagen, die noch keine Fruchtkörper oder Konidienträger

aufwiesen, wurden ebenfalls mit der bekannten Methode oberflächensterilisiert und wie ein gesundes Blatt auf Endophytenbesatz hin untersucht.

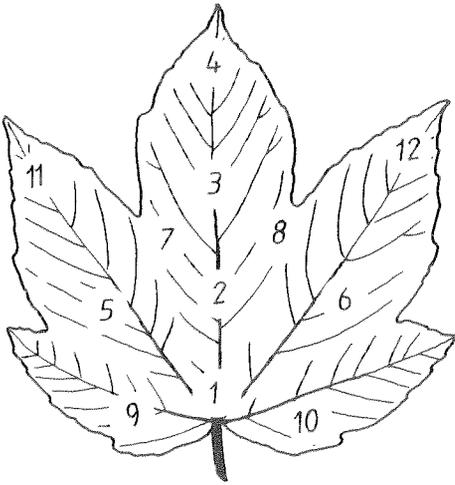
Von den im Untersuchungsgebiet häufig auftretenden, mit Pilzen assoziierten Cecidien wurden pro Baumart 100 Blätter, von den seltener vorkommenden Gallen 50 Blätter je Baumart untersucht.

Zur Kontrolle wurden von Blättern mit völlig gesunden Gallen ebenfalls Blattsegmente entnommen und auf Endophytenbesatz hin untersucht. Die Entnahme der Blattsegmente erfolgte dabei immer in unmittelbarer Nähe einer intakten Gallanlage bzw. Galle.

Abb. 1: Lage der entnommenen Blattsegmente zur Isolierung der Endophyten

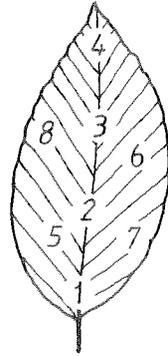
Acer pseudoplatanus

Blattsegmente 1 bis 12



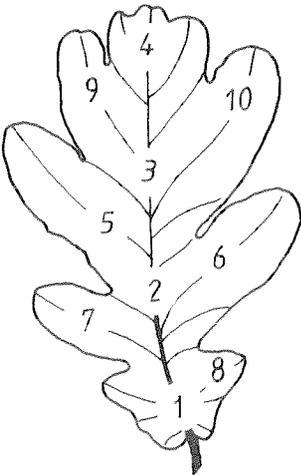
Fagus sylvatica

Blattsegmente 1 bis 8



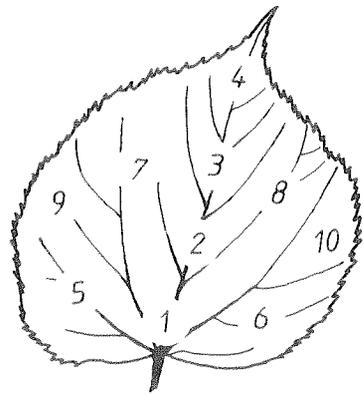
Quercus robur

Blattsegmente 1 bis 10



Tilia cordata

Blattsegmente 1 bis 10



3. Ergebnisse

3.1 Die Endophytenflora von Ahorn, Buche, Eiche und Linde

Aus den 400 untersuchten Blättern bzw. 4000 Blattsegmenten (vergl. Tab. 3, S. 8) der Baumarten *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* und *Tilia cordata* ließen sich insgesamt 904 Pilzindividuen isolieren (Tab. 4 - 7, S. 16 - 19). Vergleicht man die beiden Probenahmeterminale (Frühjahr, unmittelbar nach dem Laubaustrieb und Spätsommer), so kann man unabhängig von der untersuchten Baumart feststellen, daß die Anzahl und das Artenspektrum der endophytischen Pilze stark variiert. Generell war der Endophytenbesatz gemessen an der Anzahl isolierter Pilzindividuen im Frühjahr um etwa 2/3 geringer als bei der Untersuchung im Sommer. Der Prozentsatz pilzfreier Blätter lag dabei im Frühjahr je nach Baumart zwischen 60% und 72% und verringerte sich im Sommer auf 2% bis 15%. Entsprechend der Gesamtzahl isolierter Pilze im Frühjahr war auch das Artenspektrum sehr gering (Abb. 2). Nur wenige Pilzarten hatten die Blätter bereits kurz nach der Blatentfaltung besiedelt. Auf Blättern von *Quercus robur* konnten beispielsweise im Frühjahr lediglich 4 verschiedene Pilzarten isoliert werden. Im Spätsommer waren es dagegen 25 Pilztaxa.

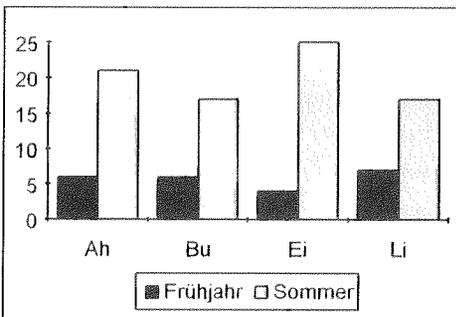


Abb. 2: Anzahl der isolierten Pilztaxa aus Blättern von Bergahorn (Ah), Rotbuche (Bu), Stieleiche (Ei) und Winterlinde (Li) unmittelbar nach Laubaustrieb (Frühjahr) und im Spätsommer (Sommer).

Die Anzahl der im Frühjahr isolierten Endophyten lag bei allen untersuchten Baumarten deutlich niedriger als im Spätsommer.

Aus diesen Ergebnissen läßt sich ableiten, daß viele Pilze erst im Laufe der Vegetationsperiode die Blätter ihrer Wirtsbäume besiedeln und zu einer endophytischen Lebensweise übergehen. Der Infektionszeitpunkt ist in hohem Maße von der Witterung abhängig, da einerseits die Blatentfaltung und andererseits Fruchtkörperentwicklung, Sporenreife und Keimschlauchentwicklung von Umweltfaktoren wie z.B. Feuchtigkeit und Temperatur gesteuert werden.

Unsere Untersuchungen zeigen außerdem, daß auch innerhalb eines Baumartenkollektives der Endophytenbesatz zwischen den einzelnen Baumindividuen sehr stark varriern kann (Abb. 3).

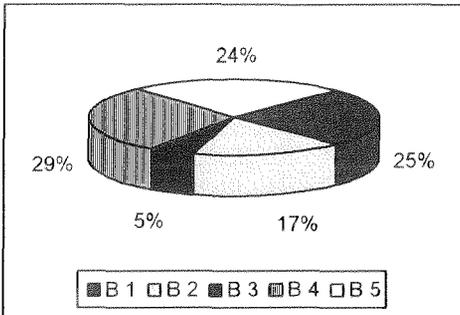


Abb. 3: Prozentuale Verteilung der Isolate (Sommertermin) auf die einzelnen Probanden (Baum 1 - 5) von *Fagus sylvatica*.

Während die absolute Zahl der insgesamt isolierten Pilze bei den Bäumen 1,4 und 5 annähernd gleich hoch ist, weist insbesondere Baum Nr. 3 nur ca. 1/6 des Edophytenbesatzes im Vergleich zu Baum Nr. 4 auf.

Aus dieser Auswertung geht hervor, daß selbst bei fortgeschrittener Vegetationsperiode (Spätsommer) einzelne Baumindividuen einen äußerst geringen Pilzbesatz bzw. eine hohe Sterilrate der Blattorgane aufweisen können.

Andererseits sind uns Einzelbäume aufgefallen, die von ganz bestimmten Pilzarten sehr stark besetzt waren (Abb. 4). Für dieses Phänomen sind möglicherweise Kleinststandortbedingungen oder aber auch ein besonderes Anfälligkeitsspektrum (GÄUMANN 1951) verantwortlich.

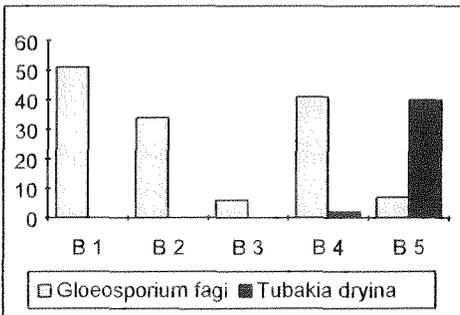


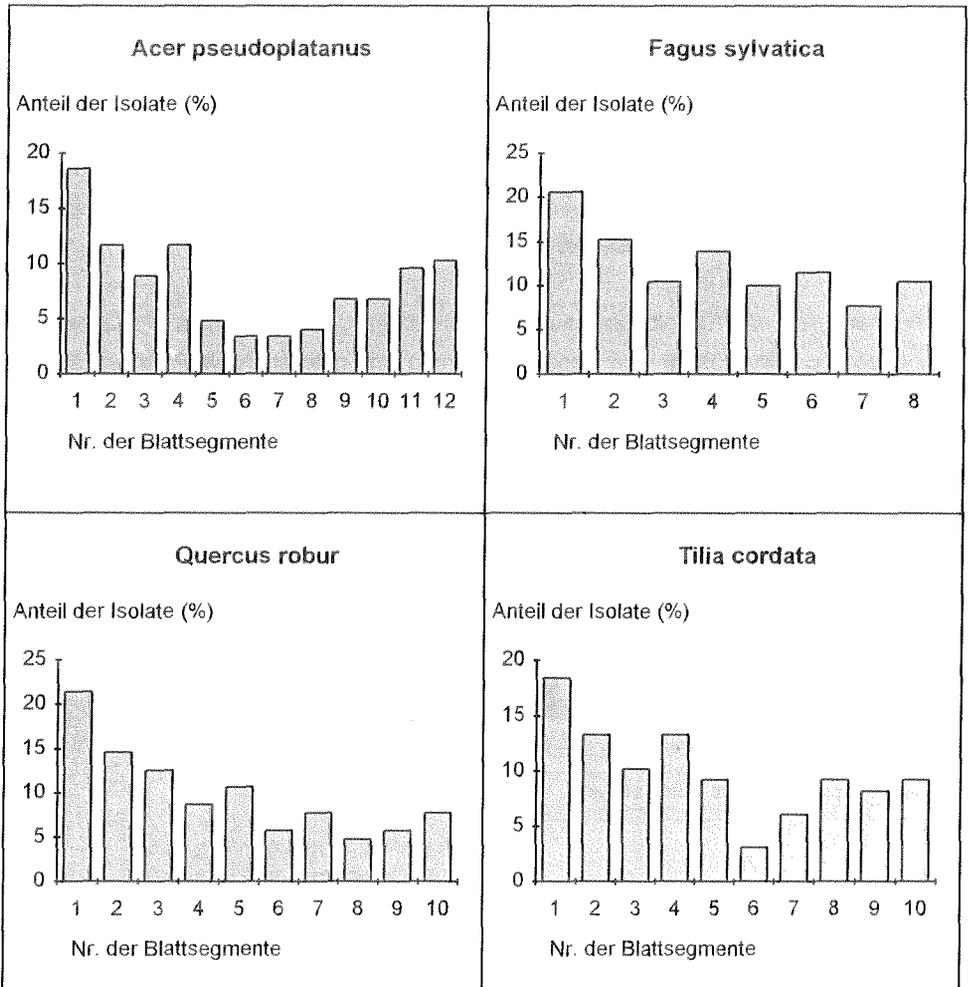
Abb. 4: Verteilung der Isolate (Sommertermin) von *Gloeosporium fagi* und *Tubakia dryina* auf die Probanden (Baum 1 - 5) von *Fagus sylvatica*.

Während *Gloeosporium fagi*, wenn auch mit stark unterschiedlicher Häufigkeit, aus den Blättern aller Probanden isoliert werden konnte, gelang der Nachweis von *Tubakia dryina* nur aus Blättern der Bäume Nr. 4 (2 Isolate) und Nr. 5.

Neben diesen generellen Unterschieden konnten selbst auf dem einzelnen Blatt, je nach Lage des ausgestanzten Blattsegmentes, Unterschiede in der Pilzbesiedlungsdichte festgestellt werden. Blattsegmente, die entlang der Mittelrippe des Blattes vom Ansatz des Blattstieles bis zur Blattspitze (Blattsegmente 1 bis 4) entnommen wurden, waren fast immer stärker von Pilzen besiedelt als Blattsegmente aus dem Randbereich oder aus Blattbereichen zwischen der Mittelrippe und dem Blattrand (Abb. 5; Abb. 1, S. 11). Besonders häufig - bei Rotbuche und Stieleiche über 1/5 aller Isolate - konnten endophytische Pilze aus dem Blattsegment direkt über dem Stielansatz (Blattsegment Nr.

1) isoliert werden. Da diese Blattposition unabhängig von der Baumart die meisten Pilzindividuen aufweist, scheinen die Infektionsbedingungen durch z.B. Behaarung oder Feuchtigkeit sowie die Versorgung der Pilze mit Nährstoffe (Assimilate) besonders günstig zu sein.

Abb. 5: Verteilung der Pilzisolat (Sommertermin) auf einzelne Blattsegmente



In den Tabellen 4 bis 7 sind alle Pilzarten bzw. -gattungen aufgeführt, die aus Blättern von Bergahorn, Buche, Eiche und Linde isoliert werden konnten. Ihre Zahl schwankt, je nach Baumart zwischen 17 und 25 verschiedenen Taxa. Bei allen Isolatoren handelt es sich um Vertreter der Deuteromyceten, deren Teleomorphen wohl alle bei den Ascomyceten zu

suchen sind, sofern sie nicht zu den Fungi imperfecti gehören. Nicht überraschend ist die Tatsache, daß einige Pilze häufig, andere wiederum nur selten aus Blättern isoliert werden konnten. Auffallend dabei sind allerdings die großen Häufigkeitsunterschiede. So kommen Vertreter der Form-Gattung *Gloeosporium* (Teleomorph: *Apiognomonia* spp.) bei fast allen Baumarten mit höchster Frequenz vor. Bei der Buche konnte *Gloeosporium fagi* im Sommer aus 70% aller Blätter isoliert werden. Bei *Acer pseudoplatanus* tritt dagegen *Diplodina acerina* in den Vordergrund. Weiterhin fällt auf, daß viele Arten, besonders die häufiger vorkommenden, wirtsspezifisch sind, d. h. jede Baumart hat ihre eigene, typische Endophytenflora, die sich aus Charakterarten, Begleitpilzen und unspezifischen Ubiquisten zusammensetzt. Auf diese Eigenarten soll später, in der Diskussion näher eingegangen werden, wenn die Ergebnisse mit den Beobachtungen anderer Autoren verglichen werden.

Tab. 4: Endophytische Pilze in Blättern von *Acer pseudoplatanus*

Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Frühjahr / Sommer	in Kultur A=Anamorph T=Teleomorph	befallene Blätter (%) Frühjahr / Sommer
ASCOMYCETEN			
<i>Apiognomonina cf. errabunda</i> (Rob.) Höhn.	6 / 14	A	12 / 18
<i>Gloeosporium acerinum</i> auct. non West.			
<i>Desmazierella acicola</i> Lib.	8 / 10	A	12 / 18
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss			
<i>Xylaria</i> sp.	0 / 5	A	0 / 8
DEUTEROMYCETEN			
Coelomyceten			
<i>Coniothyrium fuckelii</i> Sacc.	0 / 1		0 / 2
<i>Diplodina acerina</i> (Pass.) Sutton	0 / 46		0 / 44
<i>Discula campestris</i> (Pass.) Arx	0 / 4		0 / 6
<i>Libertella</i> sp.	8 / 7		10 / 10
<i>Phloeospora aceris</i> (Lib.) Sacc.	32 / 41		28 / 40
<i>Phoma</i> sp.	0 / 3		0 / 6
Hyphomyceten			
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	0 / 4		0 / 6
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze ex Pers.) Wiltshire	0 / 12		0 / 18
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Am.	0 / 4		0 / 8
<i>Botrytis cinerea</i> Pers. : Fr.	0 / 2		0 / 2
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	0 / 5		0 / 6
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	0 / 8		0 / 12
<i>Geniculosporium</i> sp.	0 / 6		0 / 8
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.) Arx	6 / 9		10 / 16
<i>Phialophora richardsiae</i> (Nannf.) Conant	0 / 1		0 / 2
<i>Ramularia</i> sp.	0 / 4		0 / 6
<i>Rhizoctonia</i> sp.	10 / 0		14 / 0
<i>Sporormia</i> sp.	0 / 1		0 / 2
<i>Ulocladium chartarum</i> (Preuss) Simmons	0 / 3		0 / 4
unbestimmbare, sterile Myzelien: 2 / 1			
Blattsegmente mit Bakterien: 1 / 3			
Isolate gesamt: 73 / 194			
sterile Blattsegmente: 528 / 408			
befallene Blätter (%): 18 / 91			

Tab. 5: Endophytische Pilze in Blättern von *Fagus sylvatica*

Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Frühjahr / Sommer	in Kultur A=Anamorph T=Teleomorph	befallene Blätter (%) Frühjahr / Sommer
ASCOMYCETEN			
<i>Apiognomonia errabunda</i> (Rob.) Höhn.	44 / 139	A	20 / 70
<i>Gloeosporium fagi</i> (Desm. & Rob.) Westend.			
<i>Desmazierella acicola</i> Lib.	5 / 4	A	8 / 6
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss			
<i>Diaporthe eres</i> Nitsche	0 / 4	A	0 / 8
<i>Phomopsis occulta</i> (Sacc.) Trav.			
<i>Drechslera avenacea</i> (Curtis ex Cooke) Shoemaker	0 / 1	T	0 / 2
<i>Hypoxylon serpens</i> (Pers. : Fr.) Kickx	0 / 6	A	0 / 8
<i>Geniculosporium</i> sp.			
<i>Mycosphaerella punctiformis</i> (Pers.) Starb.	0 / 3	A	0 / 4
<i>Ramularia</i> sp.			
DEUTEROMYCETEN			
Coelomyceten			
<i>Libertella faginea</i> Desm.	0 / 1		0 / 2
<i>Phoma</i> sp.	0 / 1		0 / 2
<i>Phomopsis</i> sp.	0 / 4		0 / 6
<i>Tubakia dryina</i> (Sacc.) Sutton	0 / 42		0 / 24
Hyphomyceten			
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	0 / 2		0 / 4
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze ex Pers.) Wiltshire	0 / 4		0 / 8
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arn.	1 / 2		2 / 2
<i>Botrytis cinerea</i> Pers. : Fr.	1 / 1		2 / 2
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	0 / 1		0 / 2
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	0 / 2		0 / 4
<i>Epicoccum purpurascens</i> Ehrenb. ex Schlecht.	1 / 0		2 / 0
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.) Arx	3 / 3		4 / 6
BASIDIOMYCETEN			
<i>Thanatephorus cucumeris</i> (Frank) Donk	3 / 0	A	8 / 0
<i>Rhizoctonia solani</i> Kühn			
unbestimmbare, sterile Myzelien: 0 / 1			
Blattsegmente mit Bakterien: 2 / 4			
Isolate gesamt: 60 / 225			
sterile Blattsegmente: 341 / 179			
befallene Blätter (%): 24 / 98			

Tab. 6: Endophytische Pilze in Blättern von *Quercus robur*

Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Frühjahr / Sommer	in Kultur A=Anamorph T=Teleomorph	befallene Blätter (%) Frühjahr / Sommer
ASCOMYCETEN			
<i>Apiognomonium quercina</i> (Kleb.) Höhn.	7 / 38	A	14 / 46
<i>Gloeosporium quercinum</i> West.			
<i>Sordaria fimicola</i> (Rob.) Ces. & de Not.	0 / 1	T	0 / 2
<i>Xylaria</i> sp. 1	0 / 1	A	0 / 2
<i>Xylaria</i> sp. 2	0 / 1	A	0 / 2
DEUTEROMYCETEN			
Coelomyceten			
<i>Dichomera saubinetii</i> (Mont.) Cooke	0 / 3		0 / 4
<i>Fusicoccum quercus</i> Oudem.	0 / 3		0 / 6
<i>Libertella</i> cf. <i>faginea</i> Desm.	0 / 1		0 / 2
<i>Phoma</i> sp.	0 / 1		0 / 2
<i>Phomopsis quercina</i> (Sacc.) Höhn.	0 / 7		0 / 14
<i>Phomopsis</i> sp.	0 / 2		0 / 4
<i>Phyllosticta</i> sp.	0 / 16		0 / 20
<i>Tubakia dryina</i> (Sacc.) Sutton	30 / 23		20 / 32
Hyphomyceten			
<i>Acremonium</i> sp.	0 / 1		0 / 2
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	2 / 2		2 / 4
<i>Alternaria longipes</i> (Ellis & Everh.) Mason	0 / 1		0 / 2
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze ex Pers.) Wiltshire	0 / 2		0 / 4
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arn.	0 / 2		0 / 4
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	0 / 2		0 / 4
<i>Conoplea</i> sp.	0 / 1		0 / 2
<i>Geniculosporium</i> sp. 1	0 / 2		0 / 4
<i>Geniculosporium</i> sp. 2	0 / 4		0 / 4
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.) Arx	9 / 24		16 / 32
<i>Nodulisporium</i> sp.	0 / 2		0 / 2
<i>Rhizoctonia</i> sp.	0 / 1		0 / 2
<i>Ulocladium chartarum</i> (Preuss) Simmons	0 / 2		0 / 4
unbestimmbare, sterile Myzelien: 4 / 2			
Blattsegmente mit Bakterien: 1 / 2			
Isolate gesamt: 53 / 147			
sterile Blattsegmente: 447 / 365			
befallene Blätter (%): 40 / 88			

Tab. 7: Endophytische Pilze in Blättern von *Tilia cordata*

Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Frühjahr / Sommer	in Kultur A=Anamorph T=Teleomorph	befallene Blätter (%) Frühjahr / Sommer
ASCOMYCETEN			
<i>Apiognomonia tiliae</i> (Rehm) Höhn.	6 / 37	A	10 / 44
<i>Gloeosporium tiliae</i> Oudem.			
<i>Desmazierella acicola</i> Lib.	7 / 6	A	12 / 8
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss			
<i>Mycosphaerella punctiformis</i> (Pers.) Starb.	0 / 32	A	0 / 32
<i>Ramularia</i>			
<i>Xylaria</i> sp. 1	0 / 3	A	0 / 4
<i>Xylaria</i> sp. 2	0 / 2		0 / 4
DEUTEROMYCETEN			
Coelomyceten			
<i>Cryptosporiopsis tiliae</i> Petrak	0 / 4		0 / 6
<i>Libertella</i> sp.	2 / 2		4 / 4
<i>Phoma</i> sp.	0 / 1		0 / 2
Hyphomyceten			
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	1 / 4		2 / 6
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze ex Pers.) Wiltshire	0 / 20		0 / 18
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	0 / 6		0 / 4
<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex S.F. Gray	2 / 4		2 / 6
<i>Cladosporium oxysporum</i> Berk. & Curt.	0 / 7		0 / 12
<i>Geniculosporium</i> sp.	0 / 5		0 / 6
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.) Arx	2 / 6		4 / 10
<i>Rhizoctonia</i> sp.	2 / 1		2 / 2
<i>Ulocladium chartarum</i> (Preuss) Simmons	0 / 2		0 / 4
unbestimmbare, sterile Myzelien: 0 / 1			
Blattsegmente mit Bakterien: 1 / 2			
Isolate gesamt: 23 / 145			
sterile Blattsegmente: 477 / 358			
befallene Blätter (%): 22 / 85			

3.2 Die Gallinsekten und Gallmilben von Ahorn, Buche, Eiche und Linde

Über den Zeitraum von zwei Vegetationsperioden (1992 und 1993) konnten auf den Blättern der vier untersuchten Baumarten insgesamt 34 verschiedene Gallen beobachtet werden. Davon zeigten 41% resp. 14 Gallen eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Beziehung zu Pilzen (vergl. Tab. 8, S. 21 und Tab. 9, S. 26). Die mit Endophyten assoziierten Gallen zählten mit wenigen Ausnahmen (z.B. *Neuroterus fumipennis*, *Polystepha panteli*) zu den im Untersuchungsgebiet mit hoher Populationsdichte auftretenden Cecidien.

3.2.1 Beschreibung einiger mit Endophyten assoziierter Blattgallen

Dasyneura vitrina Kffr.

Die im Durchmesser bis zu 8 mm breiten Blattparenchymgallen der "Ahorn-Fenstergallmücke" *Dasyneura vitrina* Kffr. waren im Untersuchungsgebiet an *Acer pseudoplatanus* in den Vegetationsperioden 1992 und 1993 häufig anzutreffen. Der Mückenflug von *Dasyneura vitrina* beginnt parallel mit dem Zeitpunkt der Blattentfaltung ab Ende April (SCHWENKE 1982).

Schon kurz nach dem Blattaustrieb Ende April / Anfang Mai waren erste Gallanlagen als aufgehellte, blaß gelb-grüne Punkte zu erkennen, die in dieser Phase auf den ersten Blick an Frühsymptome bzw. Infektionsflecken von *Rhytisma acerinum* (Pers.) Fr. erinnern. In ihrer Größe voll entwickelte Parenchymgallen, die auf beiden Blattseiten etwa 1 mm stark hervortreten können, wurden ab Ende Mai / Anfang Juni beobachtet. Die Eiablage dürfte jedoch über einen längeren Zeitraum erfolgen, da trotz einjähriger Generationsdauer häufig unterschiedliche Entwicklungsstadien der Larven selbst auf dem gleichen Blatt beobachtet werden konnten. Auf der Blattunterseite im Zentrum der Galle liegt das für die Namengebung und taxonomische Einordnung verantwortliche kleine "Fenster". Es besteht aus dünnen, transparenten, glänzenden Membranen, die wie Exuvien-Reste aussehen. In jeder Galle entwickelt sich eine weiße Mückenlarve. Sie verläßt die Blattgalle auf der Blattunterseite durch eine seitliche schlitzförmige Öffnung. Die anschließende Verpuppung erfolgt im Boden. Befinden sich mehrere kleine Larven in einer Galle, so handelt es sich um Parasiten oder Inquiline (SKUHRAVÁ & SKUHRAVÝ 1973). Nach der Auswanderung der Larven vergilben und vertrocknen die Gallen, so daß sie schließlich aus dem Blattgewebe herausfallen.

Tab. 8: Beobachtete Gallen an Blättern von Ahorn, Buche, Eiche und Linde in der Vegetationsperiode 1992 und 1993 und ihre Assoziationen zu Blattendophyten (Nomenklatur nach BUHR 1964, 1965 und ALFORD 1991*)

Baumart und Gallinsekt /-milbe	mit Pilzen assoziiert
Acer pseudoplatanus	
<i>Aceria pseudoplatani</i> Corti	-
<i>Aceria eriobia</i> var. <i>pseudoplatani</i> Nal.	-
<i>Aceria macrorrhyncha cephalonea</i> Nal.	-
<i>Aceria macrorrhyncha macrorrhyncha</i> Nal.	+
<i>Aceria macrochela macrochela</i> Nal.	-
<i>Dasyneura vitrina</i> Kffr.	+
<i>Eriophyes psilomerus</i> Nal. *	-
<i>Pediaspis aceris</i> Gmel.	-
Fagus sylvatica	
<i>Aceria nervisequa faginea</i> Nal.	-
<i>Aceria nervisequa nervisequa</i> Can.	-
<i>Aceria stenaspis plicans</i> Nal.	-
<i>Aceria stenaspis stenaspis</i> Nal.	-
<i>Hartigiola annulipes</i> Htg.	+
<i>Mikiola fagi</i> Htg.	+
Quercus robur	
<i>Andricus curvator</i> Htg.	-
<i>Cynips divisa</i> Htg.	+
<i>Cynips longiventris</i> Htg.	-
<i>Cynips quercusfolii</i> L.	-
<i>Macrodiplosis dryobia</i> F. Lw.	+
<i>Macrodiplosis volvens</i> Kffr.	-
<i>Neuroterus fumipennis</i> Htg.	+
<i>Neuroterus laeviusculus</i> Schenck	-
<i>Neuroterus numismalis</i> Oliv.	+
<i>Neuroterus quercusbaccarum</i> L.	+
<i>Polystepha panteli</i> Kffr. s. Tavar.	+
<i>Trigonaspis megaptera</i> Panz.	-
<i>Trioza remota</i> Foerst.	+
Tilia cordata	
<i>Dasyneura tiliamvolvans</i> Rübs.	-
<i>Didymomia reaumuriana</i> F. Lw.	+
<i>Eriophyes exilis</i> Nal.	-
<i>Eriophyes lateannulatus</i> Schulze	+
<i>Eriophyes leiosoma</i> Nal.	+
<i>Eriophyes tiliae nervalis</i> Nal.	-
<i>Phytoptus tetratrichus tetratrichus</i> Nal.	-

Jüngste Untersuchungen (SKUHRAVÝ & SKUHRAVÁ 1993) zur Schädlichkeit von Gallmückenarten belegen, daß ein starker *Dasyneura*-Befall zum Absterben von jungen, 1-3 m hohen Ahorn-Bäumen führen kann.

***Hartigiola annulipes* Htg.**

Der Mückenflug der "Buchen-Gallmücke" *Hartigiola annulipes* erfolgt erst Mitte Mai bis Anfang Juni (SCHWENKE 1982). Erste Gallanlagen, die Ende Juni beobachtet wurden, zeigten auf der Blattunterseite eine bis 2 mm breite, in der Mitte zugespitzte Wölbung. Die Blattoberseite wies eine napfartige bis flache Wölbung auf, die sich durch ihre zentrale milchig-weiße Epidermis gut vom grünen Blattgewebe abhebt. Die oft zahlreichen Gallen entstehen bevorzugt an der stärkeren Nervatur, häufig in den Winkeln des Mittelnerfs. Im Laufe der Entwicklung wächst die Gallanlage auf der Blattoberseite zu einer eiförmigen, letztlich walzenförmigen, bis 4 mm hohen, oft dicht behaarten Galle aus. Im Spätherbst lösen sich die Gallen noch vor dem Laubfall vom Blatt. Die weißen, 2 - 3 mm langen Larven überwintern in den Gallen unter abgefallenen Blättern. Die Verpuppung in der Galle erfolgt im Frühjahr. Pro Jahr entwickelt sich eine Generation.

***Mikiola fagi* Htg.**

Bereits im zeitigen Frühjahr, gewöhnlich Ende März / Anfang April, schlüpfen die Imagines der "Buchenblatt-Gallmücke" *Mikiola fagi* (SCHWENKE 1982). Ende April / Anfang Mai konnten erste Gallen im Untersuchungsgebiet festgestellt werden. Anfangs sind nur beiderseits schwach hervortretenden Pusteln erkennbar. Im Laufe der weiteren Entwicklung verändert sich die Gallanlage auf der Oberseite zu einer spitz-eiförmigen bis 10 mm langen und 5 mm breiten "Beutelgalle". Die Gallen liegen stets an der Nervatur und zeigen anfangs eine hellgrün-weißliche, später oft rötliche Färbung. Unter der glatten, dicken Wandung entwickelt sich eine rote, 4 - 5 mm lange Larve. Im Herbst lösen sich die reifen Gallen vom Blatt. Die Larve überwintert und verpuppt sich in der Galle. Es kommt eine Generation pro Jahr zur Ausbildung.

***Cynips divisa* Htg.**

Die kugeligen, manchmal etwas länglichen, oben und unten meist deutlich abgeflachten "Braunen Glanzgallen" der Wespe *Cynips divisa* entwickeln sich immer an der stärkeren Nervatur auf der Unterseite des Blattes. Sie erreichen einen Durchmesser bis zu 8 mm

und ihre Farbe wechselt von anfänglichem gelb-grün oder rot bis zu einem braunem Farbton bei der Reife im August / September. Die Oberfläche ist glatt und glänzend (Name) und nur selten von einzelnen kleinen Warzen besetzt. In jeder Galle entwickelt sich eine kleine, weiße Larve. Die Gallen repräsentieren die asexuelle Generation und konnten im Untersuchungsgebiet ab Anfang Juni an *Quercus robur* beobachtet werden. Die adulten Wespen erscheinen im Oktober.

***Neuroterus fumipennis* Htg.**

Die "Kleine Linsengalle" *Neuroterus fumipennis* mit einem Durchmesser von ca. 3 mm und einer Höhe von 1 mm findet man im Spätsommer auf der Unterseite von Eichenblättern. Auf der weißlichen oder rötlichen Gallenoberfläche findet man rotbraune Sternhaare, die zerstreut angeordnet sind. Die Mitte der Oberseite ist buckelig erhöht. Nach dem Abfallen der Galle im Spätherbst entwickelt sich die Gallwespe bis zum Frühjahr des Folgejahres und schlüpft im Mai.

***Neuroterus numismalis* Htg.**

Die im Spätsommer / Herbst meist sehr zahlreich auf der Blattunterseite von *Quercus robur* zu beobachtende "Seidenknopfgalle" hat die Form einer kleinen Scheibe von 2 - 3 mm Durchmesser mit einem wulstig verdickten Rand und einer zentralen Vertiefung. Durch diese Form in Verbindung mit der glänzenden goldbraunen Behaarung ähnelt sie einem mit Seide überspannenem Knöpfchen (Name) (PFÜTZENREITER & WEIDNER 1958). Durch die Gallentwicklung kommt es auf der Blattoberseite zu einer hellgrün bis gelben Verfärbung im Bereich des Anheftungspunktes der Galle. Bei starkem Befall - es wurden Blätter mit über 500 Gallen pro Blatt beobachtet - vergilbt die gesamte Blattoberfläche. Bei der Reife im Oktober fällt die Galle ab. Die Wespe erscheint im Frühling des Folgejahres.

***Neuroterus quercusbaccarum* L.**

Auch die "Große Linsengalle" war im Untersuchungsgebiet in den Vegetationsperioden 1992 und 1993 häufiger auf der Blattunterseite von *Quercus robur* anzutreffen. Die im Spätsommer zahlreich erscheinenden Gallen (es wurden Eichenblätter mit bis zu 90 Gallen pro Blatt beobachtet) ähneln in Form, Farbe und Größe (bis 6 mm im Durchmesser und 2 mm hoch) einer Speiselinse (Name). Die mit rotbraunen Sternhaaren besetzte Oberfläche der Galle variiert farblich von weißen, gelben bis zu rötlichen Tönen. Der Rand

einer voll entwickelten Galle ist oftmals weiß gefleckt. Bei der Reife im Oktober fällt die Galle ab.

***Polystepha panteli* Kffr. s. Tavar**

Die abgeflacht pustelförmigen, 2 bis 4 mm breiten Gallen treten auf beiden Seiten von Eichenblättern etwa in gleicher Höhe hervor. Sie werden von den Larven auf der Blattunterseite durch ein zentral gelegenes Loch verlassen. Nach dem Abwandern der Larve trocknet die Pustelgalle zu einem bräunlichen Fleck ein, der sehr an pilzparasitäre Blattflecken erinnert.

***Trioza remota* Foerst.**

Der zu den Homoptera gehörende "Eichenblattfloh" *Trioza remota* Förster kommt auf mehreren Eichenarten vor und durchläuft dort verschiedene Larvenstadien. Im sessilen Entwicklungsstadium sind die schildlausartigen, breit-elliptischen Larven ca. 1mm lang, leicht orange-gelb gefärbt und an den Rändern mit einem dichten Saum von Wachshaaren ausgestattet.

Der schon im zeitigen Frühjahr, kurz nach Laubaustrieb beobachtete Eichenblattfloh ist durch einen langen Stechborsten in der Lage, Pflanzenzellen anzustechen, um den Pflanzensaft aufzunehmen. Durch die Absonderung von Speichelstoffen während des Saugvorganges kommt es auf der Blattunterseite von Eichenblättern zu 1 - 1,5 mm breiten und etwa 1mm tiefen Grübchen, die auf der Blattoberseite als kleine Wölbungen hervortreten.

***Didymomyia reaumuriana* F. Loew.**

Zu den auffallendsten Gallen an Lindenblättern zählen die Gallen der Gallmücke *Didymomyia reaumuriana*. Schon Anfang Mai erkennt man kleine Blattflecke mit einem rötlichbraunem Rand aus deren Zentrum sich die spätere Galle entwickelt. Die frei in der Fläche liegenden Gallen erscheinen oft zahlreich, anfangs auf beiden Blattseiten pustelförmig hervortretend, später auf der Oberseite kegelförmig, unterseits halbkugelig. Aus dem kegelförmigen Teil löst sich bei der Reife zentral eine braune, längsgefurchte Innengalle ab. In ihr überwintert und verpuppt sich die weiße oder hellgelbe, 2 - 3 mm lange Larve. Im zeitigen Frühjahr schlüpft die Vollkerfe (BUHR 1965).

***Eriophyes lateannulatus* Schulze**

Die zu den Acari (Milben) gehörende *Eriophyes lateannulatus* verursacht vom Frühjahr an bis zum Laubfall im Herbst auf der Blattoberseite von *Tilia cordata* bis 6 mm lange, schlanke "Nagel- oder Hörchengallen". Die anfangs grünen, später gelblichen, oft geröteten, glatten Gallen zeigen auf der Blattunterseite einen schmalen, behaarten Zugang.

3.3 Die Gallen und ihre pilzlichen Antagonisten

Nach den Ergebnissen der Auswertung des Pilzbesatzes abgestorbener Gallanlagen und des sie umgebenden nekrotisierten Blattgewebes (Tab 10 - 17, S. 30 - 37) läßt sich für jede der untersuchten Baumarten eine oder mehrere charakteristische Beziehungen zwischen endophytischen Pilzen und Gallinsekten aufzeigen (Tab. 9).

Tab. 9: Endophytische Pilze als Antagonisten zu Gallinsekten /-milben

Die fett und kursiv gedruckten Galltier - Endophyt Beziehungen traten im Untersuchungsgebiet besonders häufig auf und konnten entsprechend ausgewertet werden. Zusätzlich enthält die Tabelle seltener beobachtete Cecidien, bei denen ebenfalls ein Pilzbefall beobachtet wurde (Normalschrift).

BAUMART	GALLINSEKT	ENDOPHYT
Bergahorn	<i>Aceria macrorrhyncha macrorrhyncha</i>	<i>Kabatiella apocrypta</i>
	<i>Dasyneura vitrina</i>	<i>Diplodina acerina</i> <i>Discula campestris</i> <i>Kabatiella apocrypta</i>
Rotbuche	<i>Hartigiola annulipes</i>	<i>Gloeosporium fagi</i>
	<i>Mikiola fagi</i>	<i>Gloeosporium fagi</i>
Stieleiche	<i>Cynips divisa</i>	<i>Gloeosporium quercinum</i>
	<i>Macrodiplosis dryobia</i>	<i>Gloeosporium quercinum</i>
	<i>Neuroterus fumipennis</i>	<i>Gloeosporium quercinum</i>
	<i>Neuroterus numismalis</i>	<i>Gloeosporium quercinum</i>
	<i>Neuroterus quercusbaccarum</i>	<i>Gloeosporium quercinum</i>
	<i>Polystepha panteli</i>	<i>Dichomera saubinetii</i>
	<i>Trioza remota</i>	<i>Kabatiella apocrypta</i> <i>Gloeosporium quercinum</i>
Winterlinde	<i>Didymomia reamuriana</i>	<i>Gloeosporium tiliae</i>
	<i>Eriophyes lateannulatus</i>	<i>Gloeosporium tiliae</i>
	<i>Eriophyes leiosoma</i>	<i>Gloeosporium tiliae</i>

Aus den Untersuchungen geht hervor, daß die von der Ansatzstelle abgestorbener Gallanlagen sich entwickelnde, lokal begrenzte Blattnekrose neben der toten Galle selbst in hohem Maße (über 80% der untersuchten Blattsegmente) Pilzbesatz aufwies. Auffällig war dabei die Dominanz weniger, manchmal nur einer einzigen Pilzart (Tab 11, 12; S. 31, 32), die jedoch in hoher Frequenz isoliert werden konnten. Pilzisolationen aus völlig gesunden Bereichen des gleichen Blattes belegen, daß die aus den Blattnekrosen isolierten Pilzarten auch in intaktem Blattgewebe dieser Blätter häufig vorkommen. Dagegen wiesen Blätter mit ausschließlich gesunden, normal entwickelten Gallen generell einen geringen Besatz an endophytischen Pilzen auf. Speziell die mit Blattnekrosen bzw. abgestorbenen Gallanlagen assoziierten Pilzarten konnten nur sehr selten in unmittelbarer Nähe einer intakten Galle isoliert werden.

Zwischen den acht näher untersuchten Zooecidien - Endophyt Beziehungen konnten je nach Wirtsbaumart, Galltier und assoziierten Endophyten Unterschiede festgestellt werden.

Auf Blättern der Baumarten Bergahorn und Winterlinde konnten im Untersuchungsgebiet nur jeweils eine deutliche Verbindung zwischen Gallinsekten bzw. -milben und endophytischen Pilzen aufgedeckt werden. Dagegen zeigten auf Buchenblättern zwei und auf Eichenblättern gar vier verschiedenen Gallen eine klare Beziehung zu bestimmten Blattendophyten.

Auf den 100 untersuchten Blättern von *Acer pseudoplatanus* mit Gallenbesatz durch *Dasyneura vitrina* konnten insgesamt 1473 Gallen festgestellt werden. Davon zeigten 825 Gallen einen Pilzbesatz und nekrotisiertes Blattgewebe um die Gallanlage. Für 551 dieser Gallen konnte trotz der Verpilzung von einer vollständigen Larvenentwicklung ausgegangen werden, da die Gallen leer und mit der typischen schlitzförmigen Ausstiegsöffnung auf der Blattunterseite versehen waren. Bei den restlichen 274 verpilzten Gallen (18,6% des Gesamt-Gallenbesatzes) waren die Mückenlarven jedoch in unterschiedlichem Entwicklungszustand offensichtlich durch den Pilzbefall in ihrer Entwicklung unterbrochen und abgetötet worden. Die Untersuchung von 200 verpilzter Fenstergallen mit abgestorbenen Mückenlarven (Tab. 10, S. 30) erbrachte den Nachweis von insgesamt 175 Pilzindividuen. Etwa 1/3 aller Isolate fiel dabei auf den Coelomyceten *Diplodina acerina*. Zu den häufiger isolierten Pilzen zählen außerdem *Discula campestris*, *Kabatiella apocrypta*, *Botrytis cinerea* und *Cladosporium oxysporum*.

Während insgesamt 18 verschiedene Pilzarten auf abgestorbenen Gallen von *Dasyneura vitrina* nachgewiesen werden konnten, korrelierten die auf Buchenblättern vorkommenden Cecidien der Gallmücken *Hartigiola annulipes* und *Mikiola fagi* mit nur einer einzigen Pilzart. Aus dem nekrotisierten Blattgewebe bzw. den abgestorbenen Gallanlagen ließ sich

ausschließlich das Anamorph zu *Apiognomonina errabunda*, *Gloeosporium fagi* isolieren. Im Unterschied zur Fenstergalle auf Bergahorn konnte bei beiden Buchengallmücken ein sehr frühes Absterben sich gerade entwickelnder Gallanlagen durch Pilze beobachtet werden. Verpilzte und abgestorbene Gallen von *Dasyneura vitrina* waren zumindest von der Entwicklung der Gallanlage her mehr oder weniger ausgereift.

Die Gattung *Gloeosporium* spielt auch auf Blättern von Eiche und Linde eine dominierende Rolle in der Beziehung zu verschiedenen Blattgallen dieser Baumarten. So konnte auf der Stieleiche *Gloeosporium quercinum* fast zu 100% aus abgestorbenen *Cynips divisa* - Gallen und zu 90% aus abgestorbenen Seidenknopfgallen (*Neuroterus numismalis*) isoliert werden. Abgestorbene Nagelgallen (*Eriophyes lateannulatus*) auf Blättern der Winterlinde waren immerhin noch zu 83% mit *Gloeosporium* assoziiert.

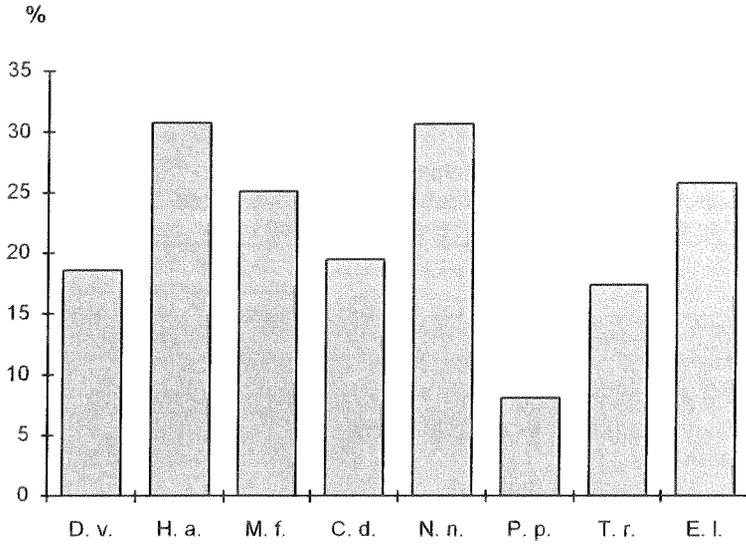
Bei der Untersuchung kleiner, kreisrunder, hellbrauner Blattflecken auf Blättern von *Quercus robur* konnten oftmals noch abgestorbene *Trioza*-Larven im Zentrum der Nekrose beobachtet werden. Ursächlich verantwortlich für die Entstehung der Blattnekrose und das Absterben der Eichenblattfloh-Larven sind nach den vorliegenden Untersuchungen wiederum Pilze, die sich sehr oft aus dem Blattgewebe ehemaliger Saugstellen der Larven isolieren ließen. Hier scheinen wie bei der Fenstergalle auf Blättern des Bergahorns mehrere verschiedene Pilzarten in der Lage zu sein, die Blattnekrose und damit den Tod der Larve auszulösen. Zu diesen Pilzen zählen im vorliegenden Fall *Kabatiella apocrypta*, *Gloeosporium quercinum*, *Tubakia dryina* und in geringerem Umfang auch zwei *Cladosporium*-Arten. Die Mortalitätsrate durch eine Pilzentwicklung betrug 17%.

Auch die Pustelgalle der Gallmücke *Polystepha panteli* tritt gemeinsam mit bestimmten Blattpilzen der Eiche auf. Auf bräunlich verfärbten Gallen konnten häufig Fruchtkörper von *Dichomera saubinetii* beobachtet werden. Aus dem umliegenden nekrotischen Blattgewebe ließ sich der Pilz häufig isolieren. Trotz Verpilzung vieler Parenchymgallen zeigten die meisten Gallen auf der Blattunterseite ein kleines Ausflughoch. Das läßt darauf schließen, daß die Entwicklung der Mückenlarve weitgehend ungehindert abläuft. Bei den wenigen verpilzten Gallen ohne Flugloch (8% der untersuchten Gallen) konnten auch im Galleninneren stark verpilzte, tote Mückenlarven gefunden werden.

Nach den vorliegenden Untersuchungen bewegen sich die Mortalitätsraten bei den mit endophytischen Pilzen assoziierten Gallen zwischen 8 und 31 Prozent (Abb. 6)

Abb. 6: Gallen - Mortalität durch endophytische Pilze (Vegetationsperiode 1992, 1993)

D. v. = *Dasyneura vitrina*; H. a. = *Hartigiola annulipes*; M. f. = *Mikiola fagi*; C. d. = *Cynips divisa*; N. n. = *Neuroterus numismalis*; P. p. = *Polystepha pantelli*; T. r. = *Trioza remota*; E. i. = *Eriophyes lateannulatus*



Tab. 10: Häufigkeit der mit *Dasyneura vitrina* assoziierten Pilzarten

BLÄTTER MIT ABGESTORBENEN GALLANLAGEN		
Anzahl der untersuchten Blätter (Vegetationsperiode 1992 und 1993): 100 Durchschnittlicher Gallenbesatz / Blatt: 14,73 Intakte Gallen / Gallen ohne nekrotisiertes Blattgewebe: 648 Abgestorbene Gallen / Gallen mit nekrotisiertem Blattgewebe: 825		
Untersuchte Blattsegmente / Gallanlagen: - aus dem unmittelbaren Nekrosebereich einer betroffenen Galle: 200 - aus dem umliegenden grünen Blattgewebe: 300		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Nekrosebereich	Isolate grünes Blattgewebe
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	9	3
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze ex Pers.) Wiltshire	6	4
<i>Botrytis cinerea</i> Pers. : Fr.	17	2
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Am.	2	0
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	10	1
<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex S.F. Gray	5	0
<i>Cladosporium oxysporum</i> Berk. & Curt.	14	8
<i>Diplodina acerina</i> (Pass.) Sutton	51	42
<i>Discula campestris</i> (Pass.) Arx	20	13
<i>Epicoccum purpurascens</i> Ehrenb. ex Schlecht.	1	0
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.) Arx	13	9
<i>Penicillium</i> spp.	4	0
<i>Phoma</i> sp.	0	1
<i>Phloeospora aceris</i> (Lib.) Sacc.	5	14
<i>Phyllosticta aceris</i> Sacc.	2	1
<i>Phyllosticta minima</i> (Berk. & Curt.) Underw. & Earle	6	3
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss	0	2
unbestimmbare, sterile Myzelien	1	1
Blattsegmente mit Bakterien	8	2
Isolate gesamt	174	106
sterile Blattsegmente	26	195
BLÄTTER MIT GESUNDEN GALLEN		
Anzahl der untersuchten Blätter: 25 / Blattsegmente: 100		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Anzahl der Isolate	
<i>Diplodina acerina</i> (Pass.) Sutton	4	
<i>Discula campestris</i> (Pass.) Arx	1	
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.) Arx	0	
andere Pilzarten	20	
sterile Blattsegmente/Blattsegmente mit Bakterien	72 / 3	

Tab. 11: Häufigkeit der mit *Hartigiola annulipes* assoziierten Pilzarten

BLÄTTER MIT ABGESTORBENEN GALLANLAGEN		
Anzahl der untersuchten Blätter (Vegetationsperiode 1992 und 1993): 100 Durchschnittlicher Gallenbesatz / Blatt: 7,4 Intakte Gallen / Gallen ohne nekrotisiertes Blattgewebe: 512 Abgestorbene Gallen / Gallen mit nekrotisiertem Blattgewebe: 228		
Untersuchte Blattsegmente / Gallanlagen:		
- aus dem unmittelbaren Nekrosebereich einer betroffenen Galle: 150 - aus dem umliegenden grünen Blattgewebe: 300		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Nekrosebereich	Isolate grünes Blattgewebe
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	0	4
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze ex Pers.) Wiltshire	0	5
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arn.	0	4
<i>Cladosporium oxysporum</i> Berk. & Curt.	0	2
<i>Geniculosporium</i> sp.	0	12
<i>Gloeosporium fagi</i> (Desm. & Rob.) Westend.	139	141
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.) Arx	0	6
<i>Phoma</i> sp.	0	2
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss	0	10
unbestimmare, sterile Myzelien	0	1
Blattsegmente mit Bakterien	4	3
Isolate gesamt	143	190
sterile Blattsegmente	7	110
BLÄTTER MIT GESUNDEN GALLEN		
Anzahl der untersuchten Blätter: 25 / Blattsegmente: 100		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Anzahl der Isolate	
<i>Gloeosporium fagi</i> (Desm. & Rob.) Westend.	6	
andere Pilzarten	15	
sterile Blattsegmente/Blattsegmente mit Bakterien	78 / 1	

Tab. 12: Häufigkeit der mit *Mikiola fagi* assoziierten Pilzarten

BLÄTTER MIT ABGESTORBENEN GALLANLAGEN		
Anzahl der untersuchten Blätter (Vegetationsperiode 1992 und 1993): 50 Durchschnittlicher Gallenbesatz / Blatt: 4,22 Intakte Gallen / Gallen ohne nekrotisiertes Blattgewebe: 158 Abgestorbene Gallen / Gallen mit nekrotisiertem Blattgewebe: 53		
Untersuchte Blattsegmente / Gallanlagen:		
- aus dem unmittelbaren Nekrosebereich einer betroffenen Galle: 50 - aus dem umliegenden grünen Blattgewebe: 150		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Nekrosebereich	Isolate grünes Blattgewebe
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	0	4
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arn.	0	4
<i>Botrytis cinerea</i> Pers.	0	3
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	0	2
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	0	3
<i>Geniculosporium</i> sp.	0	2
<i>Gloeosporium fagi</i> (Desm. & Rob.) Westend.	44	54
<i>Phomopsis occulta</i> (Sacc.) Trav.	0	9
<i>Tubakia dryina</i> (Sacc.) Sutton	0	26
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss	0	7
<i>Xylaria</i> sp.	0	1
unbestimmbare, sterile Myzelien	0	0
Blattsegmente mit Bakterien	2	0
Isolate gesamt	46	116
sterile Blattsegmente	4	34
BLÄTTER MIT GESUNDEN GALLEN		
Anzahl der untersuchten Blätter: 25 / Blattsegmente: 100		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Anzahl der Isolate	
<i>Gloeosporium fagi</i> (Desm. & Rob.) Westend.	4	
andere Pilzarten	27	
sterile Blattsegmente/Blattsegmente mit Bakterien	69 / 0	

Tab. 13: Häufigkeit der mit *Cynips divisa* assoziierten Pilzarten

BLÄTTER MIT ABGESTORBENEN GALLANLAGEN		
Anzahl der untersuchten Blätter (Vegetationsperiode 1992 und 1993): 50 Durchschnittlicher Gallenbesatz / Blatt: 9,12 Intakte Gallen / Gallen ohne nekrotisiertes Blattgewebe: 367 Abgestorbene Gallen / Gallen mit nekrotisiertem Blattgewebe: 89		
Untersuchte Blattsegmente:		
- aus dem unmittelbarem Nekrosebereich einer betroffenen Galle: 80 - aus dem verbleibendem grünen Blattgewebe: 150		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Nekrosebereich	Isolate grünes Blattgewebe
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	1	1
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	0	5
<i>Cryptocline cinerescens</i> (Bub.) Arx	0	4
<i>Gloeosporium quercinum</i> West.	73	31
<i>Nodulisporium</i> sp.	0	1
<i>Phyllosticta</i> sp.	0	3
<i>Tubakia dryina</i> (Sacc.) Sutton	0	16
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss	0	2
unbestimmbare, sterile Myzelien	0	1
Blattsegmente mit Bakterien	2	1
Isolate gesamt	76	64
sterile Blattsegmente	3	88
BLÄTTER MIT GESUNDEN GALLEN		
Anzahl der untersuchten Blätter: 25 / Blattsegmente: 100		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Anzahl der Isolate	
<i>Gloeosporium quercinum</i> West.	1	
andere Pilzarten	16	
sterile Blattsegmente/Blattsegmente mit Bakterien	82 / 1	

Tab. 14: Häufigkeit der mit *Neuroterus numismalis* assoziierten Pilzarten

BLÄTTER MIT ABGESTORBENEN GALLANLAGEN		
Anzahl der untersuchten Blätter (Vegetationsperiode 1992 und 1993): 100 Durchschnittlicher Gallenbesatz / Blatt: 45,81 Intakte Gallen / Gallen ohne nekrotisiertes Blattgewebe: 3174 Abgestorbene Gallen / Gallen mit nekrotisiertem Blattgewebe: 1407		
Untersuchte Blattsegmente / Gallanlagen:		
- aus dem unmittelbaren Nekrosebereich einer betroffenen Galle: 150 - aus dem umliegenden grünen Blattgewebe: 300		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Nekrosebereich	Isolate grünes Blattgewebe
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze ex Pers.) Wiltshire	0	8
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arn.	0	3
<i>Botrytis cinerea</i> Pers. : Fr.	0	4
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	4	6
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	2	10
<i>Geniculosporium</i> sp.	0	2
<i>Gloeosporium quercinum</i> West.	123	67
<i>Tubakia dryina</i> (Sacc.) Sutton	6	54
<i>Ulocladium chartarum</i> (Preuss) Simmons	0	4
unbestimmbare, sterile Myzelien	1	1
Blattsegmente mit Bakterien	1	2
Isolate gesamt	137	161
sterile Blattsegmente	13	139
BLÄTTER MIT GESUNDEN GALLEN		
Anzahl der untersuchten Blätter: 25 / Blattsegmente: 100		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Anzahl der Isolate	
<i>Gloeosporium quercinum</i> West.	8	
andere Pilzarten	38	
sterile Blattsegmente/Blattsegmente mit Bakterien	54 / 0	

Tab. 15: Häufigkeit der mit *Polystepha panteli* assoziierten Pilzarten

BLÄTTER MIT ABGESTORBENEN GALLANLAGEN		
Anzahl der untersuchten Blätter (Vegetationsperiode 1992 und 1993): 50 Durchschnittlicher Gallenbesatz / Blatt: 2,60 Intakte Gallen / Gallen ohne nekrotisiertes Blattgewebe: 79 Abgestorbene Gallen / Gallen mit nekrotisiertem Blattgewebe: 51		
Untersuchte Blattsegmente / Gallanlagen:		
- aus dem unmittelbaren Nekrosebereich einer betroffenen Galle: 51 - aus dem umliegenden grünen Blattgewebe: 150		
Pilzart bzw. Gattungsverteter	Isolate Nekrosebereich	Isolate grünes Blattgewebe
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	4	3
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	0	8
<i>Dichomera saubinetii</i> (Mont.) Cooke	39	22
<i>Fusicoccum quercus</i> Oudem.	1	8
<i>Geniculosporium</i> sp.	0	2
<i>Gloeosporium quercinum</i> West.	3	12
<i>Septoria quercicola</i> (Desm.) Sacc.	1	1
unbestimmbare, sterile Myzelien	0	0
Blattsegmente mit Bakterien	2	0
Isolate gesamt	50	56
sterile Blattsegmente	11	94
BLÄTTER MIT GESUNDEN GALLEN		
Anzahl der untersuchten Blätter: 25 / Blattsegmente: 100		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Anzahl der Isolate	
<i>Dichomera saubinetii</i> (Mont.) Cooke	0	
andere Pilzarten	33	
sterile Blattsegmente/Blattsegmente mit Bakterien	65 / 2	

Tab. 16: Häufigkeit der mit *Trioza remota* assoziierten Pilzarten

BLÄTTER MIT ABGESTORBENEN GALLANLAGEN		
Anzahl der untersuchten Blätter (Vegetationsperiode 1992 und 1993): 50 Durchschnittlicher Gallenbesatz / Blatt: 8,94 Intakte Gallen / Gallen ohne nekrotisiertes Blattgewebe: 369 Abgestorbene Gallen / Gallen mit nekrotisiertem Blattgewebe: 78		
Untersuchte Blattsegmente / Gallanlagen:		
<ul style="list-style-type: none"> - aus dem unmittelbaren Nekrosebereich einer betroffenen Galle: 78 - aus dem umliegenden grünen Blattgewebe: 150 		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Nekrosebereich	Isolate grünes Blattgewebe
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	0	3
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arn.	0	1
<i>Chaetomium funicolum</i> Cooke	0	1
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	6	4
<i>Cladosporium macrocarpum</i> Preuss	0	3
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	4	6
<i>Fusicoccum quercus</i> Oudem.	1	3
<i>Gloeosporium quercinum</i> West.	14	18
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.)	21	13
<i>Tubakia dryina</i> (Sacc.) Sutton	10	34
<i>Verticicladium trifidum</i> Preuss	0	2
unbestimmbare, sterile Myzelien	0	1
Blattsegmente mit Bakterien	3	3
Isolate gesamt	59	92
sterile Blattsegmente	19	58
BLÄTTER MIT GESUNDEN GALLEN		
Anzahl der untersuchten Blätter: 25 / Blattsegmente: 100		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Anzahl der Isolate	
<i>Kabatiella apocrypta</i> (Ellis & Everh.) Arx	3	
<i>Gloeosporium quercinum</i> West.	3	
andere Pilzarten	24	
sterile Blattsegmente/Blattsegmente mit Bakterien	70 / 1	

Tab. 17: Häufigkeit der mit *Eriophyes lateannulatus* assoziierten Pilzarten

BLÄTTER MIT ABGESTORBENEN GALLANLAGEN		
Anzahl der untersuchten Blätter (Vegetationsperiode 1992 und 1993): 50 Durchschnittlicher Gallenbesatz / Blatt: 14,16 Intakte Gallen / Gallen ohne nekrotisiertes Blattgewebe: 525 Abgestorbene Gallen / Gallen mit nekrotisiertem Blattgewebe: 183		
Untersuchte Blattsegmente / Gallanlagen:		
- aus dem unmittelbaren Nekrosebereich einer betroffenen Galle: 150 - aus dem umliegenden grünen Blattgewebe: 300		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Isolate Nekrosebereich	Isolate grünes Blattgewebe
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze ex Pers.) Wiltshire	0	3
<i>Botrytis cinerea</i> Pers. : Fr.	2	6
<i>Cercospora microsora</i> Sacc.	1	6
<i>Cladosporium oxysporum</i> (Link : Fr.) Berk. & Curt.	3	14
<i>Geniculosporium</i> sp.	0	4
<i>Gloeosporium tiliae</i> Oudem.	124	82
<i>Phyllosticta tiliae</i> Bub.	0	11
<i>Ramularia</i>	0	21
unbestimmbare, sterile Myzelien	0	1
Blattsegmente mit Bakterien	4	1
Isolate gesamt	134	149
sterile Blattsegmente	20	149
BLÄTTER MIT GESUNDEN GALLEN		
Anzahl der untersuchten Blätter: 25 / Blattsegmente: 100		
Pilzart bzw. Gattungsvertreter	Anzahl der Isolate	
<i>Gloeosporium tiliae</i> Oudem.	8	
andere Pilzarten	29	
sterile Blattsegmente/Blattsegmente mit Bakterien	63 / 0	

3.3.1 Beschreibung einiger mit Blattgallen assoziierter Endophyten

Apiognomonina sp. / *Gloeosporium* sp.

In der phytopathologischen Literatur werden die in Tab. 18 angeführten *Apiognomonina*- bzw. *Gloeosporium*-Arten als Erreger einer Blattbräune beschrieben (BARR 1978, BRANDENBURGER 1985, BUTIN 1989).

Tab. 18: Blattbräunerreger der Gattung *Apiognomonina* bzw. *Gloeosporium*

BAUMART	ERREGER	
	Teleomorph	Anamorph
Buche	<i>Apiognomonina errabunda</i> (Rob.) Höhn.	<i>Gloeosporium fagi</i> (Desm. & Rob) West.
Eiche	<i>Apiognomonina quercina</i> (Kleb.) Höhn.	<i>Gloeosporium quercinum</i> West.
Linde	<i>Apiognomonina tiliae</i> (Rehm) Höhn.	<i>Gloeosporium tiliae</i> Oudem.

Dabei kommt es durch die Entwicklung der Nebenfruchtform (*Gloeosporium* spp.) zu unregelmäßig geformten, von Blattadern eingefassten Blattnekrosen (Taf. III a, b, d, e, f). Innerhalb der verbräunten Blattpartien werden Acervuli gebildet, die bei Feuchtigkeit elliptisch geformte, je nach Pilzart bis zu 15 x 7 µm große Konidien entlassen (Taf. II b). Die dazugehörige Hauptfruchtform (*Apiognomonina* spp.) kommt erst auf abgestorbenen, meist schon am Boden liegenden Blättern zur Entwicklung. Bei der Reife der Perithezien im Frühjahr erfolgt dann die Infektion neu ausgetriebener Blätter durch Ascosporen.

Nomenklatur, systematische Stellung und Pathogenität der genannten Pilzarten werden kontrovers diskutiert (NEELY & HIMELICK 1965, 1967; v. ARX 1970; BARR 1978). So faßte beispielsweise v. ARX (1970) die auf *Fagus*, *Quercus*, *Tilia* und *Platanus* beschriebenen *Gnomonia*-Arten zu einer einzigen Art, *Apiognomonina errabunda* (Rob.) Höhn., zusammen und transferierte konsequenter Weise auch die verschiedenen Anamorph-Arten zu einer einzigen Art, *Discula quercina* (West.) v. Arx (= *Discula umbrinella*). Allerdings belegen NEELY & HIMELICK (1965, 1967), daß durchaus Unterschiede auf morphologischem Gebiet und in den Kultureigenschaften zwischen dem Erreger der Blattbräune der Platane *Apiognomonina veneta* (Sacc. & Speg.) Höhn. (Konidienform: *Gloeosporium platani* Oudem.) und *Apiognomonina quercina* (Kleb.) Höhn.

(Konidienform: *Gloeosporium quercinum* West.) bestehen, die eine Trennung der Arten rechtfertigt. Ein weiteres, entscheidendes Kriterium ist die Wirtsspezifität der beiden Pilze. Durch Infektionsversuche gelang es KLEBAHN (1918) resp. NEELY & HIMELICK (1967) nicht, mit *Gloeosporium quercinum* Blattnekrosen auf der Buche oder Platane zu erzeugen bzw. mit *Gloeosporium platani* Eichenblätter zu infizieren. Basierend auf diesen Untersuchungen werden neuerdings die als Blattbräunerreger auf der Buche, Eiche, Linde und Platane vorkommenden *Apiognomonina*- bzw. *Gloeosporium*-Arten wieder voneinander getrennt (BARR 1978).

Über die Entstehung der von diesen Pilzarten verursachten Blattflecken gibt es unterschiedliche Auffassungen. Beispielsweise kommt es nach BUTIN (1989) bei *Apiognomonina errabunda* bzw. *Gloeosporium fagi* nur alle 5 - 10 Jahre zu einer epidemisch-parasitischen Ausbreitung des Pilzes mit größeren Blattnekrosen. Als mögliche Ursache wird eine Korrelation mit der Massenentwicklung gallbildender Insekten vermutet. Die Insekten werden dabei als Vektoren angesehen, die mit dem Eindringen in das Blattgewebe eine Infektion auslösen. Auch bei *Apiognomonina tiliae* bzw. *Gloeosporium tiliae* und *Apiognomonina quercina* bzw. *Gloeosporium quercinum* wird hinsichtlich der Infektionsbiologie auf eine Starthilfe durch gallbildende Insekten hingewiesen (BUTIN 1983).

Neuere Untersuchungen lassen jedoch Zweifel an dieser Theorie aufkommen (SIEBER & HUGENOBLE 1987). Mit der Isolierung der *Gloeosporium*-Arten aus grünen, gesunden Blättern wird klar, daß gallbildende Insekten als Hauptüberträger des Pilzes nicht in Frage kommen. Die Assoziation mit Gallinsekten bleibt jedoch bestehen, allerdings wird nicht mehr die Vektorfunktion sondern eine Art Initialzündung (Auslösefunktion) vermutet (SIEBER & HUGENOBLE 1987, BUTIN 1989).

Das häufige, symptomlose Vorkommen der *Gloeosporium*-Arten in den Blättern der Wirtspflanzen zeigt, daß nach einer erfolgreichen Blattinfektion nicht zwangsläufig eine Nekrotisierung des Gewebes erfolgen muß. Es bedarf vielmehr eines weiteren Faktors, der den Pilz von seiner biotrophen in eine nekrotrophe Lebensweise umstimmt.

***Diplodina acerina* (Pass.) Sutton**

Diplodina acerina (Pass.) Sutton wird als Blattparasit an Ahorn beschrieben (BRANDENBURGER 1985; BUTIN 1989). Er verursacht besonders auf Blättern von *Acer pseudoplatanus* etwa 0,5 - 1 cm große, runde bis unregelmäßig geformte, bräunliche, oft dunkelgerandete Flecken. Die punktförmigen hellbraunen Sporenlager (Acervuli) entwickeln sich vorwiegend auf der Blattunterseite. In ihnen werden die spindelförmigen,

zweizelligen, $14 \times 3 \mu\text{m}$ große Konidien gebildet. *Diplodina acerina* wird als Anamorph zu *Cryptodiaporthe hystrix* (Tode) Petrak aufgeführt (SUTTON 1980, BRANDENBURGER 1985, ELLIS & ELLIS 1985).

Auch bei diesem Blattpilz wird eine Assoziation zu Blattgallen diskutiert. Während BUTIN (1989) noch davon ausging, daß Gallinsekten als Vektoren fungieren, konnte WULF (1990) zeigen, daß der Pilz als einer der häufigsten Endophyten in Blättern des Bergahorns vorkommt. Die Assoziation von *Diplodina acerina* mit abgestorbenen Fenstergallen der Gallmücke *Dasyneura vitrina* Kffr. interpretiert WULF (1990) als Antagonismus.

***Kabatiella apocrypta* (Ellis & Everh.) Arx**

Unter den Blattparasiten der Eiche verursacht *Kabatiella apocrypta* (Ellis & Everh.) Arx 2 bis 3 mm große, runde, hellbraune Blattflecken (Taf. III g). Bei feuchtem Wetter entwickeln sich auf den Nekrosen kleine, $50 - 70 \mu\text{m}$ große, creme-weiße Acervuli (Taf. II a). An den die Epidermis durchstoßenden keulenförmigen, konidiogenen Zellen bilden sich apikal einzellige, elliptische $4 - 6 \times 3 \mu\text{m}$ große Konidien. Nach BUTIN (1989) gehen die Blattflecken meist von Gallanlagen aus.

***Dichomera saubinetii* (Mont.) Cooke**

SUTTON (1980) beschreibt *Dichomera saubinetii* (Mont.) Cooke als rindenbewohnenden Pilz auf *Acer*, *Corylus* und *Rhamnus*. Daß der Pilz auch auf Eichenrinde vorkommt ist dagegen weniger bekannt (BUTIN & KOWALSKI 1983, BUTIN 1981). Morphologisch ist *D. saubinetii* durch ein kissenförmiges, dunkles, stromatisches Conidioma gekennzeichnet, in das mehrere Loculi eingesenkt sind (Taf. II e). In ihnen bilden sich die $10 - 14 \times 6 - 9 \mu\text{m}$ großen, kugelförmigen, braunen Konidien, die 2 bis 5 unregelmäßig angeordnete transversale und 1 bis 2 longitudinale Septen aufweisen. Während der Pilz z.B. an *Acer pseudoplatanus* durchaus rautenförmige Rindennekrosen verursachen kann (ELLIS & ELLIS 1985) wird sein Vorkommen auf der Eiche eher als Schwächeparasit oder Saprophyt interpretiert (BUTIN 1981).

Bei Untersuchungen zur Pilzflora auf Eichenblätter wurden Fruchtkörper gefunden, die völlig gleichartige Konidien, wie unter *D. saubinetii* beschrieben, enthielten. Allerdings zeigten sich die Conidiomata sehr variabel. Einerseits konnten Pyknidien festgestellt werden, die in ein deutliches Stroma eingebettet waren, andererseits wurden stromalose, meist einzeln stehende Fruchtkörper beobachtet. In beiden Fällen waren die Konidien jedoch identisch. Nach den einschlägigen Bestimmungsbüchern (SUTTON 1980, ELLIS &

ELLIS 1985) muß die Pilzform ohne pseudoparenchymatisches Stroma zu *Camarosporium oreades* (Fr. apud DUBY) Sacc. gestellt werden. Die kleinen schwarzen Pyknidien bilden sich nach ELLIS & ELLIS (1985) meist in konzentrischen Ringen auf zackentartigen, braunen Nekrosen (Taf. III c) auf noch lebenden Eichenblättern im Spätsommer bzw. Herbst.

Nach neueren Untersuchungen (BUTIN 1992) entwickeln sich die Fruchtkörper nur im Bereich bestimmter Zooecidien. Phytopathologisch läßt sich *C. oreades* als Schwächeparasit einordnen, der auch symptomlos als Endophyt im Blattgewebe existieren kann.

Einige der untersuchten Fruchtkörper wiesen überraschender Weise neben den schon bekannten Konidien gleichzeitig hyaline, elliptisch geformte, $27 - 23 \times 5 - 7 \mu\text{m}$ große Sporen einer *Dothiorella*-Form auf. BUTIN (1993) konnte zeigen, daß es sich hierbei um einen sogenannten Sporen-Dimorphismus handelt. Der Beweis, daß die *Dothiorella*-Form in den Entwicklungsgang von *Dichomera saubinetii* gehört, wird durch Kulturversuche belegt. Die Entwicklung intermediärer Sporen untermauert diesen Zusammenhang.

Morphologisch unterscheiden sich die genannten Pilzformen *Dichomera saubinetii* und *Camarosporium oreades* also nur durch Vorhandensein oder Fehlen eines pseudoparenchymatischen Stromas. Übergangsformen wie z.B. plektenchymatische Myzelpartien zwischen einzelnen Pyknidien wurden ebenfalls beobachtet (BUTIN 1993). Untersuchungen zu diesem *Dichomera* - *Camarosporium* - Komplex zeigten außerdem, daß in Kultur von beiden Pilzformen ein pseudoparenchymatisches, mit Loculi ausgestattetes Conidioma mit entsprechenden Sporen ausgebildet wird (BUTIN 1993). Eine Unterscheidung beider Pilze nach Kulturmerkmalen ist also nicht möglich.

4. Diskussion

Die Befunde über das Vorkommen von Endophyten in Blättern von Bergahorn, Rotbuche, Stieleiche und Winterlinde bestätigen zunächst die bekannte Tatsache, daß die Blätter grüner Pflanzen in der Regel von Pilzen als Endophyten bewohnt werden. Auch über die von uns untersuchten Objekte liegen bereits einige Angaben vor, die allerdings nur bedingt vergleichbar sind, da sich Sterilisationsmethode, Standort, Stichprobenumfang und Untersuchungsjahr unterscheiden. So liegen unsere Ergebnisse mit 19 (Buche) resp. 25 (Eiche) Pilztaxa unter den von SIEBER & HUGENTOBLE (1987) resp. HALMSCHLAGER et al. (1993) angeführten Zahlen, die für Buchenblätter 67 und für Eichenblätter 59 Taxa ermitteln konnten. Bei unserer Fragestellung kam es im wesentlichen nur darauf an, die häufiger vorkommenden Endophyten zu erfassen und zu klassifizieren.

Bei einem Vergleich der Endophyten der einzelnen Baumarten zeigt sich (Tab. 4 - 7), daß jede Baumart ihre eigene Pilzflora besitzt, die durch bestimmte, wirtsspezifische Pilzarten und durch weniger häufig vorkommende wirtsunspezifische Saprophyten ausgezeichnet ist. So ist die Pilzflora des Bergahorns durch die Charakterart *Diplodina acerina* gekennzeichnet. Bei der Buche ist es *Apiognomonium errabunda*, die durch große Häufigkeit und Stetigkeit auffällt. Die Eiche dagegen wird von der wirtsspezifischen *Apiognomonium quercina* bewohnt und bei der Linde findet sich eine artspezifische *Apiognomonium*-Art (*A. tiliae*), die hier das Endophytenpektrum anführt.

Die floristischen Befunde stimmen im wesentlichen mit den Angaben von SIEBER & HUGENTOBLE (1987), WULF (1990), HALMSCHLAGER et al. (1993) überein. Bezüglich der Zusammensetzung der jeweiligen Endophytenflora ergeben sich zwar gewisse Unterschiede, diese betreffen allerdings nur die Begleitflora. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Unterschiede standortsbedingt sind, denn wir wissen, daß viele Endophyten ihre Fruktifikationsphase auf ganz anderen Pflanzen absolvieren. Das Zusammentreffen mit einer weiteren, als Nebenwirt fungierenden Pflanze, auf der dann die endophytische Phase abläuft, kann Zufälligkeiten unterworfen sein.

Aus den vorliegenden Untersuchungen kann man jedenfalls ableiten, daß bei jeder Baumart mit einer eigenen, endophytischen Pilzflora gerechnet werden kann, die sich aus häufiger vorkommenden, meist wirtsspezifischen Charakterarten und weniger häufigen, meist unspezifischen Begleitpilzen zusammensetzt. Einige Arten dieser Pilzgruppe mögen im Laufe der Zeit bestimmte Beziehungen zu anderen Organismen entwickelt haben, die uns heute in Form vorprogrammierter Schemata begegnen. Eine dieser Regelfälle betrifft z. B. die antagonistische Beziehung von Endophyten zu bestimmten Blattgallen.

Über die Beziehungen zwischen Pilzen und Gallinsekten finden sich in der älteren Literatur nur vereinzelte Angaben, wobei diese ausschließlich aus dem Lager der Mykologen kommen. In den allgemeinen Veröffentlichungen über Pflanzengallen sowie in den entsprechenden, klassischen Lehr- und Bestimmungsbüchern (ROSS & HEDICKE 1927, BUHR 1964/65, DOCTERS van LEEUWEN 1982) wird auf Pilze, sofern diese nicht selbst zu den gallenbildenden Organismen gehören, nicht eingegangen.

Eine der ältesten Angaben über ein Vorkommen von Pilzen an tierischen Gallen wurde 1879 von RICHON gemacht, indem er das Epitheton *Gloeosporium gallarum* Chr. Richon aufstellte, in der Annahme, dieser Pilz käme nur in Verbindung mit Gallen vor. Auch TROTTER (1899 / 1900) vermutete, daß es Pilze geben müsse, die nur in Verbindung mit Gallen vorkommen. KLEBAHN (1918), der sich mit diesem Fall befaßt hat, kommt zum Schluß, daß es sich hierbei um *Gloeosporium quercinum* gehandelt haben muß. Gleichzeitig erwähnt er, daß er Blattflecke des Pilzes nur dort fand, wo sich junge *Neuroterus*-Gallen entwickelten. Klebahn ist damit der heutigen Vorstellung über eine enge Verpflechtung von Pilz und Galle sehr nahe gekommen.

Noch vor Klebahn hat NEGER (1913) einige Beobachtungen über die Verbindung zwischen Pilz und Galle mitgeteilt, die offensichtlich aber einen Sonderfall betreffen. So fand NEGER Gallmücken (Asphondylidae), deren Gallengehäuse innen mit Pilzmyzel bewachsen waren. Er bezeichnet diese Pilze als "Ambrosiapilze" und vermutet eine ökologisch-symbiotische Beziehung zwischen dem Pilz und der in der Galle sich entwickelnden Larve. ROSS (1922) trat dieser Auffassung entgegen, da sich die Larven auch ohne Pilzpartner entwickeln könnten. Ross bezeichnet den Pilz als "Einmieter" mit eher antagonistischem Verhalten, wobei dem Pilz allerdings nur geschwächte Larven zum Opfer fallen. Die mit dem Pilz assoziierten Gallen nennt er "verpilzte Mückengallen". Möglicherweise liegt hier eine besondere Beziehungsform vor, die wir auch bei der Galle *Polystepha panteli* vorfanden, die mit dem Pilz *Dichomera saubinetii* assoziiert ist. Hier gelingt es dem Gallinsekt in der Regel, die Galle vor ihrer völligen Verpilzung unversehrt zu verlassen (BUTIN 1992).

Nach längerer Unterbrechung sind einschlägige Untersuchungen erst wieder in den 80er Jahren durchgeführt worden. So wurde zunächst von BUTIN (1983) festgestellt, daß bestimmte Blattpilze der Buche (z. B. *Gloeosporium fagi*) erst in Verbindung mit bestimmten Gallinsekten (*Mikiola fagi*, *Hartigiola annulipes*) zur Infektion gelangen, wobei angenommen wurde, daß die Insekten für den Pilz die Rolle eines Vektors übernehmen. SHERWOOD-PIKE et al. (1986), STONE (1987) und PETRINI et al. (1989) konnten dann erstmals an Koniferennadeln nachweisen, daß die als Antagonisten von Gallinsekten auftretenden Pilze bereits als Endophyten im pflanzlichen Gewebe vorhanden sind, ehe

sich das Gallinsekt überhaupt etabliert hat. Wenig später konnten gleichartige Ergebnisse auch von HALMSCHLAGER & BUTIN (1990) bezüglich einiger Gallen der Eiche vorgelegt werden. Durch eingehende Untersuchungen an einigen Blattgallen der Eiche (*Trioza remota*, *Neuroterus quercusbaccarum*, *Polystepha panteli*) konnte die enge Verflechtung von Gallinsekten und bestimmten Endophyten von BUTIN (1992) bestätigt werden.

Mit der vorliegenden Arbeit werden die Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Gallinsekt, Pilz und Pflanze und die dabei gewonnenen, neuen Erkenntnisse auf eine breitere Basis gestellt. Es konnte nachgewiesen werden, daß diejenigen Pilzarten, die als Antagonisten zu bestimmten Insekten- resp. Milbengallen auftreten, als Endophyten bereits im Blattgewebe vorhanden sind; denn die gleichen Pilzarten haben sich auch aus benachbartem, grünen Gewebe isolieren lassen. Die Häufigkeit der durch Pilze abgetöteten Gallanlagen legt den Schluß nahe, daß es sich hierbei um ein allgemeines, biologisches Prinzip handelt, bei dem Pilze in den Abwehrmechanismus der Pflanze gewissermaßen mit integriert werden. Wir müssen annehmen, daß auch der Endophyt von Stoffen der Pflanze lebt und somit Vorteile hat. Daraus resultiert eine Lebensgemeinschaft, die als mutualistische Symbiose aufgefaßt werden kann. Im Verhalten den betroffenen Gallen gegenüber besitzt der Endophyt dagegen antagonistische Eigenschaften.

Welche Interaktionen zwischen den einzelnen Organismen ablaufen, ist bisher noch weitgehend unbekannt und wir können vorerst nur die äußerlich erkennbaren Reaktionen solcher Beziehungen festhalten, die vermutlich sehr spezifisch sind. Denn es reagieren keineswegs alle Endophyten auf den von der Galle ausgehenden Reiz. Es haben sich vielmehr nur zwischen wenigen Gallinsekten und bestimmten Endophyten derartige, für die Galle meist tödlich verlaufenden Interaktionen entwickelt. Von den 19 endophytischen Pilzen, die wir z. B. aus Buchenblättern isolieren konnten, gehört nur eine einzige Art, *Apiognomonina errabunda* zu den regelmäßig mit Gallen assoziierten Endophyten; ihre Häufigkeit ist dafür entsprechend hoch (vergl. Tab. 5). Bei der Eiche sind es drei Pilzarten, die für die Gallenpopulationen gefährlich werden können. Die Interpretation von Endophyten als Antagonisten von phytophagen Insekten oder Milben gilt zunächst also nur für Einzelfälle. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß antagonistische Interaktionen auch bei vielen anderen Endophyten und Pflanzenschädlingen ablaufen; nur sind die Erscheinungsformen hier weniger spektakulär und auffällig. Beispiele dafür haben bereits SHERWOOD-PIKE et al. (1986) und PETRINI et al. (1989) bei der Untersuchung von Gallmilben an Koniferen gegeben.

Was die Gallenmortalität betrifft, so liegt diese bei den häufiger vorkommenden Gallen zwischen 8 und 31% (vergl. Abb. 6). Diese Zahlen beziehen sich allerdings nur auf die

Jahre 1992/93, die witterungsmäßig für die Entwicklung von Insekten und Milben besonders günstig waren. Außer der Witterung dürfte auch der Standort und sogar die Individualität einzelner Bäume (vergl. Abb. 4) Einfluß auf den Ablauf des biologischen Geschehens haben. Die an den vier Baumarten Ahorn, Buche, Eiche und Linde ermittelte Sterblichkeitsrate von Gallen stimmt im übrigen mit der Mortalitätsrate der auf Eiche vorkommenden *Trioza remota* (30%) überein, die wir in einer anderen Studie (BUTIN 1992) behandelt haben.

Während in der Diskussion bis jetzt die Beziehungen zwischen Pilzen und Gallinsekten im Vordergrund standen, kann man schließlich danach fragen, welche biologische Bedeutung diese Beziehungen für die Pflanze, den gemeinsamen Wirt, haben. Da Gallinsekten bzw. -milben für die Wirtspflanzen Parasiten darstellen, sind die Pilze als Gegenspieler der Gallen für die Pflanze nützliche Organismen. Man kann die Pilze damit als Regulationsmechanismen innerhalb des Abwehrsystems einer Pflanze sehen, denn durch eine erhöhte Mortalität von Gallinsekten bzw. deren Larven kommt es zu einer Unterbrechung der Gallenentwicklung und zu einer Reduzierung ihrer Population, so daß im darauffolgenden Jahr theoretisch mit einem geringeren Befall gerechnet werden kann. Die Pflanze muß dafür allerdings in Kauf nehmen, daß mehr oder weniger kleine Assimilationsverluste durch partielle Nekrotisierungen des Blattes entstehen.

Es kann nicht übersehen werden, daß auch der Pilz bei der Aktivierung durch Gallinsekten oder Gallmilben seinen Vorteil hat, denn nur auf dem Wege der Nekrotisierung von Blattgewebe ist der Pilz in der Lage, Fruchtkörper resp. Sporen auszubilden. Damit zeigt sich immer deutlicher die enge Verzahnung mehrerer Organismen, die voneinander abhängig sind oder sich gegenseitig in Schach halten.

Zum Schluß soll ein Blick auf verwandte Krankheitserscheinungen geworfen werden, die in ihrer Ätiologie bisher noch ungeklärt geblieben sind, für die mit den hier vorliegenden Untersuchungen jedoch ein Lösungsansatz gefunden werden könnte. So wird schon seit Jahren über eine Blattkrankheit der Platanen geforscht, die als "Blattbräune" bekannt ist und die von dem Pilz *Apiognomonium veneta* (Anamorph: *Gloeosporium platani*) verursacht wird. Das Krankheitsbild ist durch zackentartige Nekrosen ausgezeichnet, die den Symptomen der Blattbräune der Buche sehr ähnlich sind. Inzwischen weiß man zwar (SEIFERS & AMMON 1980, von SURY 1992), daß der Erreger der Platanenblattbräune auch als symptomloser Endophyt in grünen Blättern vorkommt. Eine plausible Erklärung für eine pathogene Umstimmung des Pilzes fehlt jedoch bislang. Wir haben Anhaltspunkte dafür - und das soll erstmals hier ausgesprochen werden - daß an dem Ausbruch der Krankheit phytophage Milben beteiligt sind, die bei der Platane die gleiche Starterfunktion

übernehmen wie die Gallinsekten bei Ahorn, Buche, Eiche oder Linde. (Über diese Zusammenhänge wird zur Zeit am ob. Institut im Rahmen einer Dissertation gearbeitet).

Aus der Dreierbeziehung zwischen Endophyt, tierischem Organismus und Pflanze lassen sich im übrigen neuartige Gesichtspunkte auch für Pflanzenschutzmaßnahmen gewinnen. Dies gilt in erster Linie für die durch *Gloeosporium*-Arten verursachten Blattbräunen bei Buche, Eiche und eventuell auch bei der Platane. Wir gehen hierbei von der Voraussetzung aus, daß die pathogene Phase der Pilzentwicklung in den meisten Fällen von Gallinsekten resp. Milben ausgelöst wird. Bei einer Bekämpfung könnte man daher eher an den Einsatz von Insektiziden als an Fungizide denken. Mit einer solchen Maßnahme würde eine pathogene Entwicklung der entsprechenden Blattbräunerreger von vorne herein verhindert.

Mit diesem Ausblick wird deutlich, daß Untersuchungen auf dem Gebiet der endophytischen Pilze nicht nur dazu beitragen können, interessante biologische Phänomene aufzuklären; sie dürften auch für die allgemeine Phytomedizin von Wert sein, wenn es um die Frage geht, sinnvolle Maßnahmen zum Schutz unserer Wald- und Parkbäume zu ergreifen.

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung sowie Frau Dörte Achilles für technische Assistenz. Ebenfalls zu Dank verpflichtet sind wir der Gemeinschaft der Förderer und Freunde der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft e.V., die uns einen Druckkostenzuschuß für die Wiedergabe der Farbphotos gewährte.

5. Zusammenfassung

Aus grünen Blättern von Bergahorn, Buche, Eiche und Linde wurden 1992 an zwei Ernteterminen nach Oberflächensterilisation alle als Endophyten vorkommenden Pilzarten isoliert und klassifiziert. Aus Blättern von Bergahorn konnten 22, aus Buche 19, aus Eiche 25 und aus Blättern der Linde 17 verschiedene Pilztaxa gewonnen werden.

Parallel zur Katalogisierung der Endophyten wurde 1992/93 an den gleichen Baumarten alle aufgetretenen Blattgallen notiert und ihre Verbindung zu Blattnekrosen untersucht. Von den insgesamt 34 verschiedenen Gallen wurden 14 Gallen gefunden, die eine Beziehung zu Pilzen aufwiesen. So waren 8 - 31% durch Pilzbefall bzw. Nekrotisierung des umliegenden Blattgewebes zum Absterben gebracht worden. Es konnte nachgewiesen werden, daß es sich bei den entsprechenden Pilzen um ehemalige Endophyten handelt, die durch einen von der Galle ausgehenden Reiz zur pathogenen Entwicklung stimuliert werden. Bei Buche, Eiche und Linde waren es fast ausschließlich *Gloeosporium*-Arten, die auch bei den Voruntersuchungen als häufigste Endophyten nachgewiesen werden konnten. Beim Bergahorn ist es hauptsächlich *Diplodina acerina*, die in die Populationsdynamik von *Dasyneura vitrina* eingreift.

Aus den Ergebnissen kann die Vorstellung entwickelt werden, daß zwischen einigen Endophyten und bestimmten Gallinsekten bzw. -milben antagonistische Beziehungen bestehen. Der Wirtspflanze gegenüber verhalten sich die Pilze wie mutualistische Symbionten, denn sie unterstützen die Pflanze bei der Eliminierung von Blattschädlingen. Die Pflanze auf der anderen Seite sorgt für die Ernährung der Endophyten und ermöglicht ihre Fortpflanzung.

6. Summary

After surface sterilisation of green leaves of maple, oak, beech and lime in 1992, the fungi occurring as endophytes were isolated and classified. The number of taxa was 22 for maple, 19 for beech, 25 for oak and 17 for lime. In addition to the identification of endophytes, the same tree species were examined throughout 1992 and 1993 for the occurrence of leaf galls, and the association of galls and leaf necroses was noted. Of 34 observed galls, 14 were found to be associated with fungi. Between 8% and 31% of these galls had been killed due to fungal colonisation or necrotisation of the surrounding leaf tissue. The fungi involved were leaf endophytes which had apparently been stimulated to a pathogenic development by the presence of the gall. On beech, oak and lime, these fungi were almost exclusively *Gloeosporium* species, which were also isolated as the most

frequent endophytes. On maple the most important species was *Diplodina acerina*, which influences the life cycle of *Dasyneura vitrina*.

The results lead to the assumption that there is an antagonistic association between selected fungal endophytes and certain gall insects and gall mites. For the host plant, these fungi are mutualistic symbionts since they help the plant to eliminate leaf pests. In return, the plant supports the endophytes and enables their sporulation and reproduction.

9. Literaturverzeichnis

- ALFORD, V. D. (1991): A colour atlas of pests of ornamental trees, shrubs and flowers. 448 S.
- ARX, J. A. von (1970): A revision of the fungi classified as *Gloeosporium*. *Bibliotheca Mycologica* 24, Lehre: Verlag J. Cramer, 203 S.
- ARX, J. A. von (1981): *The Genera of Fungi, Sporulating in Pure Culture*. Vaduz: Verlag J. Cramer, 424 S.
- BARR, M. E. (1978): *The Diaporthales in North America*. Lehre: Verlag J. Cramer, 232 S.
- BRANDENBURGER, W. (1985): *Parasitische Pilze an Gefäßpflanzen in Europa*. Stuttgart: Fischer Verlag, 1248 S.
- BUCKLEY, N. G.; PUGH, G. J. F. (1971): Auxin production by phylloplane fungi. *Nature (London)* 231, 331.
- BUHR, H. (1964/65): *Bestimmungstabelle der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas*. Jena: Fischer Verlag, Bd. I u. II.
- BUTIN, H. (1981): Über den Rindenbranderreger *Fusicoccum quercus* Oudem. und andere Rindenpilze der Eiche. *Eur. J. For. Path.* 11, 33-44.
- BUTIN, H. (1983): *Krankheiten der Wald- u. Parkbäume*. Stuttgart: Thieme Verlag, 172 S.
- BUTIN, H. (1986): Endophytische Pilze in grünen Nadeln der Fichte (*Picea abies* Karst.). *Zeitschr. Mykologie* 52, 335-345.
- BUTIN, H. (1989): *Krankheiten der Wald- u. Parkbäume*. Stuttgart: Thieme Verlag, 2. Aufl., 216 S.
- BUTIN, H. (1992): Effect of endophytic fungi from oak (*Quercus robur* L.) on mortality of leaf inhabiting gall insects. *Eur. J. For. Path.* 22, 237-246.
- BUTIN, H. (1993): Morphological adaptation and spore pleomorphism in the form-complex *Dichomera-Camarosporium* and *Fusicoccum-Dothiorella*. *Sydowia* 45 (2), 161-166.
- BUTIN, H.; KOWALSKI, T. (1983): Die natürliche Astreinigung und ihre biologischen Voraussetzungen II. Die Pilzflora der Stieleiche (*Quercus robur* L.). *Eur. J. For. Path.* 13, 428-439.
- CARROLL, G. C. (1986): The biology of endophytism in plants with particular reference to woody perennials. In: *Microbiology of the phyllosphere*, N. J. Fokkema, J. Van den Heuvel (Hrsg.), London: Cambridge University Press, 205-222.
- CARROLL, G. C. (1988): Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. *Ecology* 69, 2-9.
- CLAY, K. (1988): Grass endophytes. In: *Microbiology of the phyllosphere*, N. J. Fokkema, J. Van den Heuvel (Hrsg.), London: Cambridge University Press, 188-204.

- DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M. (1982): Gallenboek. Zutphen: Thieme & Cie Verlag, 355 S.
- ELLIS, M. B. (1971): Dematiaceous Hyphomycetes. *Commonw. Mycol. Inst., Kew*, 608 S.
- ELLIS, M. B. (1976): More dematiaceous Hyphomycetes. *Commonw. Mycol. Inst., Kew*, 507 S.
- ELLIS, M. B.; ELLIS, J. PAMELA (1985): *Microfungi on land plants*. London: Croom Helm, 818 S.
- FISHER, P. J.; ANSON, A. E.; PETRINI, O. (1984a): Novel antibiotic activity of an endophytic *Cryptosporiopsis* sp. isolated from *Vaccinium myrtillus*. *Trans. Br. mycol. Soc.* **83**, 145-187.
- FISHER, P. J.; ANSON, A. E.; PETRINI, O. (1984b): Antibiotic activity of some endophytic fungi from ericaceous plants. *Bot. Helvetica* **94**, 249-253.
- FISHER, P. J.; ANSON, A. E.; PETRINI, O. (1986): Fungal endophytes in *Ulex europaeus* and *Ulex gallii*. *Trans. Br. mycol. Soc.* **86**, 153-156.
- GÄUMANN, E. (1951): *Pflanzliche Infektionslehre*. Basel: Verlag Birkhäuser, 681 S.
- HALMSCHLAGER, E.; BUTIN, H. (1990): Endophytic fungi in leaves of *Quercus* spp. and their effect on gall insects. Fourth Intern. Mycol. Congress, Regensburg (Abstract IIC-122/4).
- HALMSCHLAGER, E.; BUTIN, H.; DONAUBAUER, E. (1993): Endophytische Pilze in Blättern und Zweigen von *Quercus petraea*. *Eur. J. For. Path.* **23**, 51-63.
- HARTMANN, G.; NIENHAUS, F.; BUTIN, H. (1988): *Farbatlas Waldschäden*. Stuttgart: Ulmer Verlag, 256 S.
- KLEBAHN, H. (1918): *Haupt- und Nebenfruchtformen der Askomyzeten*. Leipzig: Verlag Gebr. Bornträger, 395 S.
- KOWALSKI, T.; KEHR, R. (1992): Endophytic fungal colonization of branches bases in several forest tree species. *Sydowia* **44**, 137-168.
- LUGINBÜHL, M.; MÜLLER, E. (1980): Untersuchungen über endophytische Pilze. 2. Förderung der Samenkeimung bei *Hedera helix* durch *Aureobasidium pullulans* und *Epicoccum purpurascens*. *Ber. Schweizer Bot. Ges.* **90**, 262-267.
- MILLER, J. D. (1986): Toxic metabolites of epiphytic and endophytic fungi of conifer needles. In: *Microbiology of the phyllosphere*, N. J. Fokkema, J. Van den Heuvel (Hrsg.), London: Cambridge Univ. Press, 223-231.
- MINTER, D. W. (1981): Possible biological control of *Lophodermium sedtiosum*. In: *Current research on conifer needle diseases*, C. S. Millar (Hrsg.), Aberdeen: Aberdeen University Press, 67-74.
- NEELY, D.; HIMELICK, E. B. (1965): Nomenclature of the sycamore anthracnose fungus. *Mycologia* **57**, 834-837.

- NEELY, D.; HIMELICK, E. B. (1967): Characteristics and nomenclature of the oak anthracnose fungus. *Phytopathology* **57**, 1230-1236.
- NEGER, F. (1913): *Biologie der Pflanzen auf experimenteller Basis*. Stuttgart: Verlag Enke, 1-775.
- OERTLI, J. J.; BERGAMIN-STROTZ, L.; MÜLLER, E. (1990): Die Bedeutung endophytischer Pilze. *Landwirtschaft Schweiz* **3**, 465-467.
- PETRINI, O. (1986): Taxonomy of endophytic fungi of aerial plant tissue. In: *Microbiology of the phyllosphaere*, N. J. Fokkema, J. Van den Heuvel (Hrsg.), London: Cambridge University Press, 167-187.
- PETRINI, O. (1991): Fungal endophytes of tree leaves. In: *Microbial Ecology of Leaves*. J. H. Andrews, S. S. Hirano (Hrsg.), Springer Verlag, 179-197.
- PETRINI, O.; MÜLLER, E. (1979): Pilzliche Endophyten am Beispiel von *Juniperus communis* L. *Sydowia* **32**, 224-251.
- PETRINI, O.; MÜLLER, E.; LUGINBÜHL, M. (1979): Pilze als Endophyten von grünen Pflanzen. *Naturwiss.* **66**, 262-263.
- PETRINI, L.E.; PETRINI, O.; LAFLAMME, G. (1989): Recovery of endophytes of *Abies balsamea* from needles and galls of *Paradiplosis tumifex*. *Phytoprotection* **70**, 97-103.
- PFÜTZENREITER, F.; WEIDNER, H. (1958): Die Eichengallen im Naturschutzgebiet Favoritepark in Ludwigsburg und ihre Bewohner. *Landesst. Naturschutz u. Landsch.-Pfleger, Ludwigsburg* **26**, 88-130.
- RICHON, C. (1879): Description et dessins de plantes cryptogames nouvelles. Vitry-le-Francais (zit. nach Klebahn 1918).
- ROSS, H. (1922): Weitere Beiträge zur Kenntnis der verpilzten Gallmücken. *Zeitschr. Pflanzenkrankh. u. Gallenkunde* **32**, 83-93.
- ROSS, H.; HEDICKE, H. (1927): *Die Pflanzengallen Mittel- und Nordeuropas*. Jena: Fischer Verlag, 348 S.
- SCHWENKE, W. (1982): *Die Forstschädlinge Europas*. Bd. 4. Hamburg, Berlin: Parey Verlag, 392 S.
- SEIFERS, D.; AMMON, V. (1980): Mode of penetration of sycamore leaves by *Gloeosporium platani*. *Phytopathology* **70**, 1050-1055.
- SHERWOOD-PIKE, M.; STONE, J.K.; CARROLL, G.C. (1986): *Rhabdocline parkeri*, a ubiquitous endophyte of Douglas fir. *Can. J. Botany* **64**, 1849-1855.
- SIEBER, T.; HUGENTOBLER, C. (1987): Endophytische Pilze in Blättern und Ästen gesunder und geschädigter Buchen (*Fagus sylvatica* L.). *Eur. J. For. Path.* **17**, 411-425.
- SIVANESAN, A. (1984): *The bitunicate Ascomycetes and their anamorphs*. Vaduz: Verlag J. Cramer, 700 S.

- SKUHRAVÁ, M., SKUHRAVÝ, V. (1973): Gallmücken und ihre Gallen auf Wildpflanzen. Neue Brehm-Bücherei Bd. 314. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen, 118 S.
- SKUHRAVÝ, V.; SKUHRAVÁ, M. (1993): Zur Verbreitung und Schädlichkeit der Gallmücken (Cecidomyiidae, Diptera) an Waldbäumen in Mitteleuropa. Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz **66**, 134-140.
- STONE, J.K. (1987): Inhabitation and development of the latent infections by *Rhabdocline parkeri* on Douglas fir. Can. J. Botany **65**, 2614-2621.
- SURY, R. von (1992): Baumkrankheiten und Umweltbelastungen. Die Wirkung städtischer Streißfaktoren auf die Anthraknose der Platane. Landsberg am Lech: ecomed Fachverlag, 148 S.
- SUTTON, B. C. (1980): The Coelomycetes. Commonw. Mycol. Inst., Kew, 696 S.
- TROTTER (1899-1900): Atti d. R. Instituto di sc. LIX, 1899-1900, parte 2, 715 (zit. nach Klebahn 1918).
- WULF, A. (1990): Über die Bedeutung von *Diplodina acerina* (Pass.) Sutton und anderen Blattpilzen als Antagonisten der Fenstergallmücke *Dasineura vitrina* Kffr. an Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.). Nachrichtenblatt Deut. Pflanzenschutzd. **42**, 97-102.

8. Anhang

Tafel I: Abgestorbene Blattgallen im Nekrosebereich verschiedener Pilzarten

- a: Durch *Gloeosporium tiliae* abgetötete Gallanlagen von *Eriophyes lateannulatus* - (Linde)
- b: Durch *Gloeosporium quercinum* abgetötete Gallanlagen von *Neuroterus numismalis* - (Eiche)
- c: Durch *Gloeosporium fagi* abgetötete Gallanlage von *Mikiola fagi* - (Buche)

Tafel II: Verschiedene Fruktifikationsformen blattbewohnender Endophyten

- a: Querschnitt durch ein Eichenblatt mit Acervuli von *Kabatiella apocrypta* (Vergr. 500 x)
- b: Querschnitt durch ein Eichenblatt mit einem Acervulus von *Gloeosporium quercinum* (Vergr. 400 x)
- c: Querschnitt durch ein Eichenblatt mit Pyknidien von *Dichomera saubinetii* (Vergr. 200 x)

Tafel III: Nekrosen auf Blättern verschiedener Baumarten, verursacht von Pilzen, ausgelöst durch Gallinsekten bzw. -milben (halbschematisch)

- a: *Gloeosporium fagi* / *Mikiola fagi* (Fagus)
- b: *Gloeosporium fagi* / *Hartigiola annulipes* (Fagus)
- c: *Dichomera saubinetii* / *Polystepha panteli* (Quercus)
- d: *Gloeosporium quercinum* / *Neuroterus numismalis* (Quercus)
- e: *Gloeosporium quercinum* / *Cynips divisa* (Quercus)
- f: *Gloeosporium tiliae* / *Eriophyes lateannulatus* (Tilia)
- g: *Kabatiella apocrypta* / *Trioza remota* (Quercus)

