

Pilze im Kronenraum lebender Bäume – 5 Jahre mykologische Biodiversitätsforschung am Leipziger Auwald Kran

MARTIN UNTERSEHER^{1*}, ALMUT REIHER²,
PETER OTTO² & MARTIN SCHNITTLER¹

UNTERSEHER, M., A. REIHER, P. OTTO & M. SCHNITTLER (2008): Fungi in living tree crowns – 5 years fungal biodiversity research at the Leipzig Canopy Crane. *Z. Mycol.* 74/2: 203-220

Key words: Baumkronen, Artenvielfalt, Myko-Ökologie, Holz bewohnende Pilze, endophytische Pilze, Schleimpilze und Schleimpilz ähnliche Organismen.

Summary: Despite more than 20 years of intensive canopy research, mycology never played an important role in investigating tree crowns and forest canopies. Using the Leipzig Canopy Crane research facility to gain access to the canopy of an inner-city floodplain forest, our research focused on fungal organisms that live in different niches within tree crowns between 10 and 35 metres above the ground. This kind of mycological research is unique both in forest ecology and mycological research. The occurrence of wood-inhabiting and endophytic fungi, slime moulds and myxomycete-like organisms was investigated over a period of five years. The studies were clearly biodiversity-orientated and concentrated on species richness, species turnover within the canopy (host and substrate preferences, vertical dispersal from shadow crowns to the upper layers), and ecology of the organisms. Two spanning results can be drawn: 1. Canopies of temperate mixed deciduous forests are well-suitable habitats for a diverse and individual-rich community of fungal organisms. 2. Old trees with a large amount of dead branches in their living crowns, in particular the species *Quercus robur* and *Tilia cordata* are crucial for the maintenance of fungal biodiversity in such forest ecosystems.

Zusammenfassung: Obwohl die Kronenregionen von tropischen und temperaten Wäldern seit über 20 Jahren intensiv erforscht werden, so spielten mykologische Projekte darin bislang keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Im Rahmen des Leipziger Auwaldkran Projekts zur ökologischen Erforschung der Kronenregion eines innerstädtischen Auenwaldgebiets wird seit mehr als 5 Jahren mykologische Biodiversitätsforschung betrieben. Diese Forschungsaktivitäten sind bislang sowohl für die Waldökosystemforschung, als auch für die mykologische Forschung einmalig. Aus Höhen zwischen 10 und 33 Metern über dem Waldboden wurden unterschiedliche Substrate analysiert, um neue Erkenntnisse über Vielfalt, Vergesellschaftung und Ökologie von holzbewohnenden Pilzen, Schleimpilzen und blattbewohnenden endophytischen Pilzen zu gewinnen. Zwei umfassende Erkenntnisse ergaben sich aus den bisherigen

Anschrift der Autoren: 1: Ernst-Moritz-Arndt Universität Greifswald, Institut für Botanik und Landschaftsökologie, AG Allgemeine und Spezielle Botanik, Grimmer Str. 2, 17487 Greifswald. *: Weitere Kontaktdaten des verantwortlichen Verfassers: E-mail: martin.unterseher@uni-greifswald.de, Tel. 03834 / 864184, Fax. 03834 / 864114. – 2: Universität Leipzig, Institut für Biologie I, Spezielle Botanik, Botanischer Garten und Herbarium, Johannisallee 21-23, 04103 Leipzig

Studien: 1. Der Kronenbereich von temperaten Laubmischwäldern beherbergt vielfältige und individuenreiche Pilzgesellschaften. 2. Alte Bäume mit einem hohen Totholzanteil in den lebenden Baumkronen, vor allem *Quercus robur* (Stieleiche) und *Tilia cordata* (Winterlinde) sind essentiell für die Erhaltung der pilzlichen Biodiversität in solchen Waldökosystemen.

Einleitung

Bei Betrachtung eines Waldes aus mykologischer Sicht hat man sicherlich umgestürzte Bäume vor Augen, deren Stämme und dicke Äste mit Zunderschwämmen und flachen Lackporlingen, mit Buckeltrameten und schwarzen Rhizomorphen des Hallimaschs (*Armillaria* spp.) besiedelt sind. An den in die Luft ragenden Ästen und Zweigen wachsen Spaltblättlinge (*Schizophyllum commune* Fr., Striegelige Schichtpilze (*Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., Holzkeulen (*Xylaria* spp.), Pustelpilze (*Hypoxylon* spp.), Becherlinge wie *Ascocoryne cylichnium* (Tul.) Korf, *Bisporella citrina* (Batsch) Korf & S.E. Carp. oder *Scutellinia scutellata* (L.) Lambotte, sowie die Rindenpilze *Vuileminia comedens* (Nees) Maire, *Schizopora radula* (Pers.) Hallenb. und *Cylindrobasidium laeve* (Pers.) Chamuris. An alten Stubben findet man büschelig wachsende Stockschwämmchen (*Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Singer & A.H. Sm. und Schwefelköpfe (*Hypholoma fasciculare* (Fr.) P. Kumm.). Bei dieser artenreichen Beschreibung der pilzlichen Vielfalt eines Waldes sind allerdings große Teile des Unterwuchses und die Baumkronen nicht berücksichtigt, d.h. das gesamte Totholz an lebenden Bäumen, ebensowenig „Mikropilze“ mit Fruchtkörpern, die deutlich kleiner als 1 cm sind. In diesem Beitrag wird diesem Aspekt – kleinfrüchtige Pilze an hängendem Totholz in lebenden Bäumen – besondere Beachtung geschenkt.

Der Begriff „Baumkrone“ findet bei verschiedenen Autoren unterschiedliche Verwendung (eine Übersicht hierzu gibt BASSET et al. [2003]), so dass genaue Definitionen des Lebensraums im Einzelfall unerlässlich sind. Für unsere Studien wurde der Kronenbereich als der Teil der Bäume definiert, der etwa mit der ersten Gabelung der Stämme beginnt. Im Untersuchungsgebiet des Leipziger Auwalds ist das in 7-12 m Höhe. Baumkronen wurden dabei klar vom Unterwuchs oder Verzweigungen weiter unten am Stamm (Wasserreisser und Klebäste) unterschieden.

Der Kronenraum eines Waldes verfügt über eine eigene Fauna, Flora und eigene Stoffkreisläufe (LOWMAN & MOFFET 1993; MORAWETZ 1998, 2003; OZANNE et al. 2003, NADKARNI et al. 2004; PENNISI 2005), er ist also ein spezieller Bereich, dessen Eigenschaften sich deutlich von denen des Waldbodens unterscheiden. Schon im untersten Bereich der Schattenkrone werden große Mengen Totholz für Pilze bereit gestellt. Tote Äste an lebenden Bäumen entstehen durch die natürliche Astreinigung (BUTIN & KOWALSKI 1983a, b, 1986), durch Windbruch oder durch die Einwirkung von pathogenen Organismen. Rasch werden sie von Pilzen besiedelt und sind bereits Gegenstand von Zersetzung lange bevor das Substrat zu Boden fällt. Pilze an abgestorbenen, hängenden Ästen beeinflussen also entscheidend die Diversität und Sukzession der Pilze am und im Waldboden (CHAPELA & BODDY 1988). Totholz in der Schattenkrone bleibt unter Umständen viele Jahre am Baum hängen. Im unteren Kronenbereich weisen Äste unterschiedliche Neigungswinkel und Durchmesser auf. Ein kompliziertes Muster aus Licht und Schatten auf den Astoberflächen, Nässe und Trockenheit (TAL, pers. Mitteilung, eigene Beobachtungen), sowie aus unterschiedlichen Zersetzungsgraden des Holzes sorgt zudem für ein vielfältiges Substratangebot für verschiedene Organismen mit vielen Einnischungsmöglichkeiten (UNTERSEHER & TAL 2006, SCHMIDT et al. 2007). Dagegen bestehen die oberen und äußeren Kronenbereiche fast nur aus

dünnen Ästen und Zweigen, die wegen des oft starken und böigen Windes schnell abbrechen können, sobald sie einmal abgestorben sind. Die vertikale Komponente der pilzlichen Diversität – wie sich die Artenzusammensetzung der Pilze auf totem Holz mit zunehmender Höhe im Wald verändert – ist somit von entscheidender Bedeutung für das Verständnis von Entstehung und Variabilität der Pilzgesellschaften im gesamten Waldökosystem (LODGE & CANTRELL 1995, MCCUNE et al. 2000).

Lebende Blätter laubabwerfender Baumarten sind für Pilze in temperaten Regionen ebenfalls ein besonderes Habitat, da der Zeitraum ihrer Besiedlung und die Wachstumsphase der Organismen durch den herbstlichen Blattfall meist scharf begrenzt ist. Vereinfacht kann man zwei Mikrohabitate unterscheiden. Die Blattoberflächen und das Blattinnere. Auf den Blattoberflächen lassen sich epiphyll Pilze wie *Aureobasidium pullulans* (de Bary) G. Arnaud, *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries und andere ubiquistisch vorkommende anamorphe Ascomyzeten leicht identifizieren. Im Gegensatz zu phytopathogenen und parasitischen Pilzen leben sie in der Regel nicht biotroph und rufen keine Krankheitssymptome bei den Wirtspflanzen hervor. Endophytische Pilze verbringen ihr gesamtes Leben oder einen großen Teil ihres Entwicklungszyklus im Blattinneren, wobei vielfältige Wechselwirkungen mit der Wirtspflanze ausgebildet sein können (STONE et al. 2004). Aufgrund ihres meist extrazellulären Wachstums schaden sie ihren Wirten ebenfalls nicht (JOHNSTON et al. 2006) und können sogar mutualistische Funktionen entwickelt haben (SAIKKONEN et al. 1998). Bei epiphyllen und endophytischen Pilzen gibt es z.T. deutliche Überlappungen im Artenspektrum (SIEBER & HUGENTOBLE 1987). Die Termini epiphyll und endophytische Pilze bezeichnen daher keine systematischen Einheiten, sondern vor allem den Lebensraum der Organismen.

So vielfältig wie die strukturellen und organismischen Komponenten des Waldes, so komplex sind auch seine klimatischen Bedingungen. Im oberen und äußeren Teil der Kronenschicht herrschen oft extreme Bedingungen, wie zum Beispiel eine starke Sonneneinstrahlung, und der bereits erwähnte starke Wind. Insbesondere im Sommer misst man im Kronenbereich große Temperaturschwankungen, da regulierende Funktionen des Waldbodens dort nicht mehr wirksam sind (ANHUF & ROLLENBECK 2001). Sogar innerhalb einer Baumkrone misst man am äußeren Rand andere Temperaturen und Luftfeuchtigkeiten, als wenige Meter daneben in ihrem Inneren (KUULUVAI-NEN & PUKKALA 1989, UNTERSEHER & TAL 2006, TAL 2007). Nach Regenfällen ist sehr viel Wasser verfügbar, das durch das Zusammenspiel von Sonne und Wind schnell wieder verdunstet bzw. in untere Bereiche abfließt, wodurch die obersten Waldschichten durch eine intensive und z.T. lang anhaltende Trockenheit gekennzeichnet sind. Im oberen Kronenbereich sind die Umweltbedingungen für Holz zersetzende Pilze vergleichsweise extrem, das Substratangebot uniform. Das gilt vor allem in Bezug auf Substratdurchmesser und Zersetzungsgrad, zwei wichtige Faktoren für saprotrophe Holzbesiedler (HELPER & SCHMID 1990, FRANKLAND 1998, UNTERSEHER & TAL 2006).

Betrachtet man die Zahl der mykologischen Studien in solchen Lebensräumen, so findet man Pilze eindeutig unterrepräsentiert in der Baumkronenforschung (LOWMAN & RINKER 2004). Umgekehrt spielen Baumkronen ebenfalls eine untergeordnete Rolle in der mykologischen Forschung (MUELLER et al. 2004), obwohl es genügend Beweise dafür gibt, dass die Kronen lebender Bäume eine große und diverse pilzliche Biomasse beherbergen (RYVARDEN & NUÑEZ 1992, LODGE & CANTRELL 1995, BARAL & MARSON 2006). In Bezug auf Häufigkeit, Verbreitung und Ökologie der Organismen sind noch viele Fragen unbeantwortet. (KELLER et al. 2004, UNTERSEHER et al. 2005; UNTERSEHER & TAL 2006; SCHNITTLE et al. 2006, TESMER et al. 2005).

Die Ziele der letzten fünf Projektjahre waren primär die Artenerfassung von unterschiedlichen mykologischen Organismengruppen in Baumkronen unterschiedlicher Baumarten des Leipziger Auwalds (holzbewohnende Saprotrrophe, Schleimpilze und schleimpilzähnliche Organismen, blattbewohnende endophytische Pilze). Damit war die Erforschung von Verbreitungsmustern, Vergesellschaftung und Ökologie der Organismen verbunden, wobei soweit möglich Daten zur Artenvielfalt und Vergesellschaftung von Pilzen am Boden zum Vergleich herangezogen wurden. Aufgrund der extremen klimatischen Bedingungen und der hohen strukturellen Komplexität von Baumkronen in Raum und Zeit lag die Vermutung nahe, dass Pilze in diesem Lebensraum spezielle Anpassungen entwickelt haben mussten. Pilze, die mit kurzlebigen, winzigen Fruchtkörpern und dem Wechsel von sexueller und asexueller Vermehrung gut an schnell veränderliche Mikrohabitate angepasst sind, aber auch durch Xerotoleranz und Xeroresistenz lang anhaltende, konstante Umweltbedingungen für Wachstum und Ausbreitung nutzen können, sollten gegenüber anderen Lebensstrategien dominieren.

Untersuchte Organismengruppen

Holzbewohnende Pilze

Im Kohlenstoffkreislauf von Wäldern kommt holzbewohnenden Pilzen eine Schlüsselfunktion zu, indem sie während der Holzzersetzung wichtige Lebensräume für Mikroorganismen, Protisten, Pilze, Kryptogamen, und Tiere, vor allem Arthropoden, schaffen. Außerdem machen sie vielfältige Nährstoffe aus dem Holz der Umwelt wieder verfügbar. Der Begriff des holzbewohnenden Pilzes – kurz Holzpilz – wird im Folgenden verwendet für alle Pilze, die (i) direkt oder indirekt (durch die Nahrungskette) von Totholz als Ressource abhängen. Dies sind sowohl echte Holzzersetzer und Mineralisierer wie Weißfäuleerzeuger oder Pyrenomyzeten, als auch Taxa wie *Orbilina*, *Episphaeria fraxinicola* (Berk. & Broome) Donk oder andere Arten, die nematophage, fungicole oder nicht näher bekannte Ernährungsstrategien besitzen. Der Begriff holzbewohnend wird dabei dem holzzersetzend vorgezogen, da er alle Pilze einschließt, die Rinde, Bast, und Holz besiedeln und unabhängig ist von der genauen Interaktion des Pilzes mit seinem Substrat (HUHDORF et al. 2004).

Echte Schleimpilze und schleimpilzähnliche Organismen

Diese Gruppe zeichnet sich durch gemeinsame ökologische und morphologische Merkmale aus: (i) Ihre Vertreter leben als Prädatoren anderer Mikroorganismen, (ii) sie beginnen ihren Lebenszyklus meist selbst als einzellige Mikroorganismen und (iii) wandeln fast ihre gesamte Biomasse zu oft gestielten, makroskopisch erkennbaren Fruchtkörpern um, damit (iv) windverbreitete Sporen effizient freigesetzt werden können. Diese Merkmalskombinationen sind bei mehreren Großgruppen ausgebildet, die, basierend auf aktuellen phylogenetischen Untersuchungen, nicht immer miteinander verwandt sind (BALDAUF 2003). So sind sowohl die prokaryontischen Myxobakterien als auch die monophyletischen „Eumycetozoa“ die die Myxomyzeten, Protosteliden und Dictyosteliden umfassen (SWANSON et al. 2002) zu dieser Gruppe zu zählen, die im weiteren Verlauf kurz „Schleimpilze“ genannt wird. Weiterhin weisen wenige Taxa der Acrasiden die oben genannten Merkmale auf, sowie die monotypische Ciliaten-Gattung *Sorogena* (BARDELE et al. 1991). Die Myxomyzeten oder Echten Schleimpilze sind die artenreichste Gruppe der Schleimpilze, die alle terrestrischen Ökosysteme besiedeln (SCHNITTLER et al. 2000, SCHNITTLER 2001,

SCHNITTLER et al 2002, SCHNITTLER & STEPHENSON 2002) und erstmals vor wenigen Jahren auch in Baumkronen gefunden wurden (SNELL & KELLER 2003, KELLER et al. 2004).

Blattbewohnende endophytische Pilze

Viele Untersuchungen haben in der Vergangenheit belegt, dass endophytische Pilze die Diversität, die Struktur und die Dynamiken von Pflanzengesellschaften nachhaltig beeinflussen können (eine Übersicht hierzu gibt STONE et al. (2004)). Infizierte Wirtspflanzen zeigen oft eine höhere Resistenz gegen herbivore Insekten, die möglicherweise durch pilzliche Toxine hervorgerufen wird. (CUBIT 1974 über Endophyten in marinen Grünalgen; DIAMANDIS 1981 über Endophyten in Fichtennadeln; CLAYDON et al. 1985 über Endophyten in *Ulmus*; SCOTT 2001 über Endophyten in Gräsern). Dabei ist die Vielfalt möglicher Wechselwirkungen der verborgenen Organismen – vor allem Ascomyzeten – mit ihren Wirtspflanzen sehr groß. Exemplarisch sei an dieser Stelle ein Mechanismus genannt, der wahrscheinlich bei vielen Vertretern endophytisch lebender Taxa vorkommt. Die endophytische Phase dient der Überdauerung in einem Lebensraum, in dem der eigentliche Wirt selten oder nur zeitweise (aufgrund von Sukzession) vorkommt (CARROLL 1997). So wird die Anamorphe *Geniculosporium* (Teleomorph: *Nemania*) oft massenweise aus Fichtennadeln isoliert, Hauptfruchtformen dagegen nie beobachtet (CARROLL 2006). In der Nadel befindet sich der Pilz scheinbar in einer Sackgasse, bleibt aber im Gebiet präsent. Der Pilz kann seinen Entwicklungszyklus erst vollenden, wenn eine infizierte Nadel auf den abgestorbenen Ast eines anderen Baumes, zum Beispiel ein Ahorn, fällt. In diesem Fall wächst der Pilz ins Holz ein und bildet dort die typischen Stromata mit Perithezien aus, deren Ascosporen wiederum Fichtennadeln infizieren können (CARROLL 2006). Bis allgemein gültige ökologische Modelle über das Zusammenspiel von endophytischen Pilzen und ihren Wirtspflanzen aufgestellt werden können, bedarf es allerdings noch vieler Untersuchungen.

Die Nutzung des Leipziger Beobachtungskrans für die mykologische Baumkronenforschung

Seit Mai 2002 werden im Nordwesten Leipzigs (Naturschutzgebiet Burgaue) im Rahmen des Leipziger Auwald Kran Projekts mykologische Studien durchgeführt. Das interdisziplinäre Projekt, das hauptsächlich von der Universität Leipzig, dem Helmholtz Zentrum für Umweltforschung (UFZ) und der Stadt Leipzig gefördert bzw. durchgeführt wird, ermöglicht die Nutzung eines auf Schienen fahrbaren Turmdrehkranes mit dessen Hilfe räumlich-zeitliche Muster der Biodiversität sowie ökologische Wechselwirkungen und forstwirtschaftliche Aspekte im sonst schwer zugänglichen Kronenraum erforscht werden (MORAWETZ & HORCHLER 2002, 2003, UNTERSEHER et al. 2007a). Per Arbeitsgondel lassen sich die oberen Schichten des Auwalds auf einer Fläche von 1,6 ha über Jahre hinweg relativ störungsfrei untersuchen. Das Untersuchungsgebiet weist mit 14 Baumarten eine hohe Gehölzdiversität und strukturelle Vielfalt auf (SEELE 2007, ROHRSCHEIDER et al. 2007), die sich zweifellos auch förderlich auf den Artenreichtum anderer Organismengruppen, z.B. Kleinsäuger (RIEGER & NAGEL 2007), Arthropoden (SCHMIDT et al. 2007) oder Pilze (UNTERSEHER et al. 2005, 2007b) auswirkt. Auch ökologisch-faunistische Studien, wie z.B. über Herbivorie (RUHNKE et al. 2006) oder das Jagdverhalten von Fledermäusen (RIEGER & NAGEL 2007), lieferten weitere Argumente für eine Fokussierung mykologischer Forschungen auf den Kronenbereich als Zone besonders hoher biologischer Aktivität und Vielfalt.

Material und Methoden

Sammelprotokoll und Aufarbeitung der Proben

Die Herausforderung, in einem dreidimensionalen Raum Proben zu sammeln zwang uns, neue Sammelprotokolle zu entwickeln. Bisherige Studien über holzbewohnende Pilze und deren Methodik (e.g., HONG et al. 1999, LINDBLAD 1997, CHAPELA & BODDY 1988, BODDY & RAYNER 1984) konnten nur eingeschränkt verwendet werden, da dort die Probenahme entweder auf zweidimensionale Untersuchungsflächen (liegendes Totholz) oder eine schmale Schicht (1–2 m) des Unterwuchses (hängendes Totholz) beschränkt war.

Holzpilze

Für unsere Studien wurden im Untersuchungsgebiet tote Äste von neun Baumarten nach einem festgelegten Sammelprotokoll entnommen, das detailliert in UNTERSEHER et al. (2005) beschrieben ist. Die beprobten Baumarten waren Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), Gemeine Esche (*Fraxinus excelsior*), Stieleiche (*Quercus robur*), Winterlinde (*Tilia cordata*), Hainbuche (*Carpinus betulus*), Vogelkirsche (*Prunus avium*), Hybrid-Pappel (*Populus x canadensis*), Roteiche (*Quercus rubra*) und Robinie (*Robinia pseudoacacia*). Die Pilzvielfalt wurde schwerpunktmäßig an *A. pseudoplatanus*, *F. excelsior*, *Q. robur* und *T. cordata* in einer Höhe zwischen 10 und 33 m über dem Waldboden untersucht. Da nur morphologische Merkmale von Fruchtkörpern zur Bestimmung der holzbewohnenden Pilze herangezogen wurden, wurde das Substrat für maximal zwei Wochen feucht inkubiert, um ein Nachreifen von Fruchtkörper-Initialen, bzw. die Entwicklung von Fruchtkörpern aus bereits im Holz etabliertem Myzel zu ermöglichen. Belege von holzbewohnenden Pilzen wurden im Herbarium der Universität Leipzig (LZ) hinterlegt.

Schleimpilze

Da die im Feld fruktifizierenden Schleimpilze nicht für eine quantitative ökologische Studie ausgereicht hätten, wurden die Organismen auf ihrem natürlichen Substrat im Labor kultiviert. Die Kultur erfolgte nach der vielfach bewährten Feuchtkammer Methodik (z.B. SPIEGEL et al. 2004). Dabei wurde wenig Substrat auf Filterpapier in einer Petrischale gelegt, gewässert und für acht Wochen bei Raumtemperatur und natürlichen Lichtverhältnissen inkubiert. Sporulierende Schleimpilze wurden morphologisch und anatomisch identifiziert. Belege wurden in der Botanischen Staatssammlung München (M) hinterlegt. Die Schleimpilz-Aufsammlungen sind über das GBIF Portal im Internet abrufbar (http://www.botanischestaatssammlung.de/DatabaseClients/BSMmyxcoll/DiversityCollection_BSMmyxcoll_Find.cfm).

Endophyten

Ziel der Untersuchung endophytischer Pilze war es, einen Vergleich der Diversität von Frühjahr und Herbst, von Licht- und Schattenkrone und von den vier oben genannten Baumarten zu erarbeiten. Für Studien über blattbewohnende endophytische Pilze wurden sowohl im Frühjahr, Ende Mai 2005, als auch im Herbst, Ende September 2005, Blätter gesammelt (UNTERSEHER et al. 2007b). Die Oberflächen der Blätter wurden zuerst durch das Eintauchen in Ethanol und Natriumhypochlorid sterilisiert (GAMBOA et al. 2002), anschließend wurden Fragmente aus den Blättern herausgeschnitten und auf Malz Extrakt Agar (2 % MEA, KREISEL & SCHAUER [1987]) aufgelegt. Trotz immer wiederkehrender Einwände ist die beschriebene Oberflächensterilisierung effektiv und etabliert. Der Erfolg konnte mittels Abklatschpräparaten leicht überprüft werden. Die Blatt-

fragmente wurden bei Raumtemperatur und Tageslicht eine bis mehrere Wochen gelagert, entstehende Pilzkolonien in neue Petrischalen überführt und unter gleichen Bedingungen inkubiert. Die Bestimmung sporulierender Kulturen erfolgte nach lichtmikroskopischen Merkmalen bis auf Gattungs- bzw. Artebene, sterile Kulturen wurden zu Morphotypen gruppiert, die auf Kultur- und morphologischen Merkmalen beruhte (z.B. Wachstumsrate und Form der Kolonie, Dichte des Myzels, Färbung von Kultur und Nährmedium). Mindestens ein Isolat jedes Morphotyps wurde schließlich für die DNA Isolation und die Sequenzanalyse eines Genabschnitts der großen ribosomalen Untereinheit verwendet (UNTERSEHER et al. 2007b).

Datenauswertung

Zur Analyse der Artenvielfalt wurden Arten-Akkumulationskurven mit dem Programm EstimateS berechnet und miteinander verglichen (siehe auch UNTERSEHER et al. 2005). Das Programm kann aus dem Internet kostenlos geladen werden (<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>). Der Vergleich der Pilzgesellschaften an verschiedenen Baumarten erfolgte durch eine Indikator-Arten Analyse mit dem Programm IndVal (DUFRÈNE & LEGENDRE 1997), durch multivariate Analysen wie "Detrended Correspondence Analysis" – DCA, "Non-metrical Multidimensional Scaling" – NMS, oder der Cluster Analyse mit dem Programm PC-Ord (McCUNE & MEFFORD 2006). In diesem Beitrag werden nur Ergebnisse der Cluster Analyse vorgestellt, die übrigen Verfahren fanden in UNTERSEHER et al. (2005), UNTERSEHER & TAL (2006), SCHNITTLER et al. (2006) und UNTERSEHER et al. (2007b) Verwendung.

DNA Sequenzen endophytischer Pilze wurden zur genetischen Artbestimmung mit Einträgen in GenBank verglichen, sowie zur Berechnung einer Phylogenie mit PAUP* V 4 beta (SWOFFORD 2003) verwendet. Auf die phylogenetische Auswertung wird in diesem Beitrag nicht eingegangen, sie ist in UNTERSEHER et al. (2007b) publiziert.

Ergebnisse

Artenvielfalt

In den fünf Jahren unserer mykologischen Baumkronenforschung wurden insgesamt 211 Taxa voneinander unterschieden. Die erfasste Artenvielfalt teilt sich dabei wie folgt auf die drei Organismengruppen auf:

Holzpilze

Aus 128 Sammelpunkten wurden 118 verschiedene Holzpilze identifiziert (UNTERSEHER et al. 2005). Ein großer Teil der Taxa war nur selten in den Aufsammlungen vorhanden. 50 Pilzarten wurden ein Mal gefunden, weitere 22 waren mit zwei Exemplaren in den Aufsammlungen vertreten (Abb. 1). Etwa 10% aller Aufsammlungen konnten nicht oder nur grob (z.B. auf Ordnungsebene) zugeordnet werden und fehlen daher in der Artenliste (UNTERSEHER et al. 2005). Krustenförmige Vertreter der Polyporales, Russulales und Hymenochaetales waren mit 42 Taxa am häufigsten (35,6% der gesamten Artenvielfalt), weitere 29 Taxa gehörten zu den Pyrenomyceten-Ordnungen Pleosporales, Sordariales, Hypocreales, Diaporthales, Xylariales, Dothideales und Pyrenulales. Sechzehn imperfekte Stadien wurden identifiziert, ein Großteil davon Coelomyzeten. Agaricoide Pilze waren außerordentlich selten. Jeweils ein Fruchtkörper von *Gymnopilus penetrans* (Fr.) Murrill, *Pluteus cervinus* P. Kumm und *Mycena galericulata* (Scop.) Gray wurde im Zeitraum von über drei Jahren im Feld beobachtet. Kleinfrüchtige Vertreter der Aga-

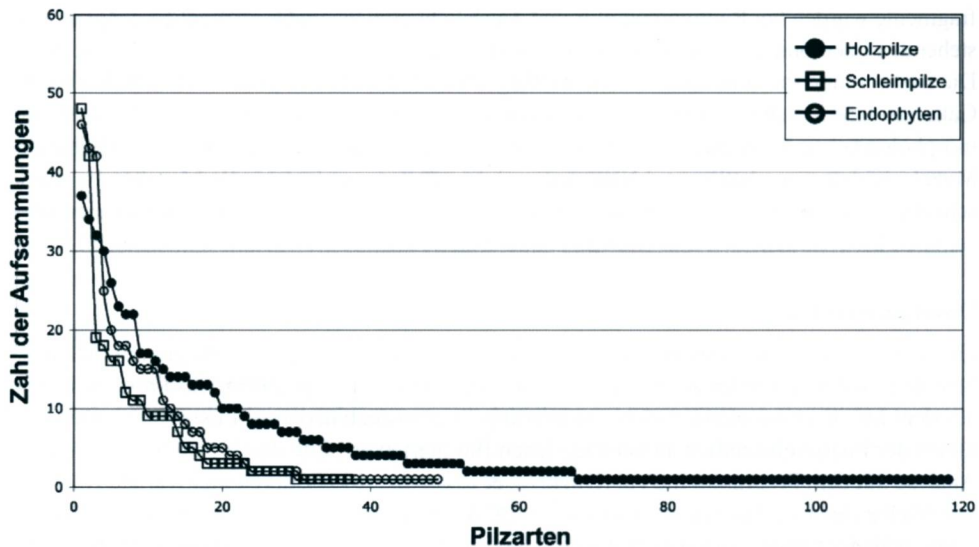


Abb. 1: Häufigkeitsverteilung der drei pilzlichen Organismengruppen im Kronenraum des Leipziger Untersuchungsgebiets. Deutlich erkennbar ist die hohe Zahl seltener Pilzarten (weniger als 5 Aufsammlungen) gegenüber wenigen häufigen Taxa.

ricales waren deutlich häufiger. Dazu zählten vor allem die cyphelloiden Arten *Episphaeria fraxinicola*, *Cyphellopsis anomala* (Pers.) Donk und mehrere Spezies der Gattung *Lachnella*. Die dominierenden morphologischen Erscheinungsbilder von Holzpilzen im Kronenbereich des Untersuchungsgebiets zeigt Abb. 2.

Schleimpilze

Auf 94 % (137) der Substrat-Aufsammlungen entwickelten sich Schleimpilze und schleimpilzähnliche Organismen. 386 Belege gruppierten sich in 90 nicht identifizierte Plasmodien, 12 Myxobakterien, neun Protosteliden, 268 Myxomyzetten, sowie sieben Belege des fruchtkörperbildenden Ciliaten *Sorogena stoianovitchae* Bradbury & Olive. Die Artbestimmung resultierte in 37 verschiedenen Taxa (SCHNITTLER et al. 2006). Knapp die Hälfte davon wurde auch sporulierend in den Baumkronen entdeckt. Die Häufigkeitsverteilung der Schleimpilze ist ebenfalls in Abb. 1 dargestellt.

Endophyten

Aus 3072 Blattfragmenten von 192 Blättern wurden 626 Pilzkulturen isoliert. Die Pilze wurden in 73 Morphotypen gruppiert, von denen 28 (38 %) mittels morphologisch-anatomischer oder molekularer Bestimmung zu Gattungen bzw. Arten zugeordnet wurden. Die taxonomische Zuordnung der verbleibenden Morphotypen erfolgte bis auf Ordnungs- oder Klassenebene. Nach zwei Monaten Inkubation auf MEA sporulierten fast 200 Isolate, wobei *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium* und *Phoma* die häufigsten Taxa waren (Abb. 1 zeigt die Häufigkeitsverteilung der Organismen). Drei verschiedene Taxa bildeten in Kultur Teleomorphe aus und wurden als *Apiognomonina*, *Sordaria* und *Sporormiella* identifiziert (FINSTERMEIER 2006, REIHER 2006, UNTERSEHER

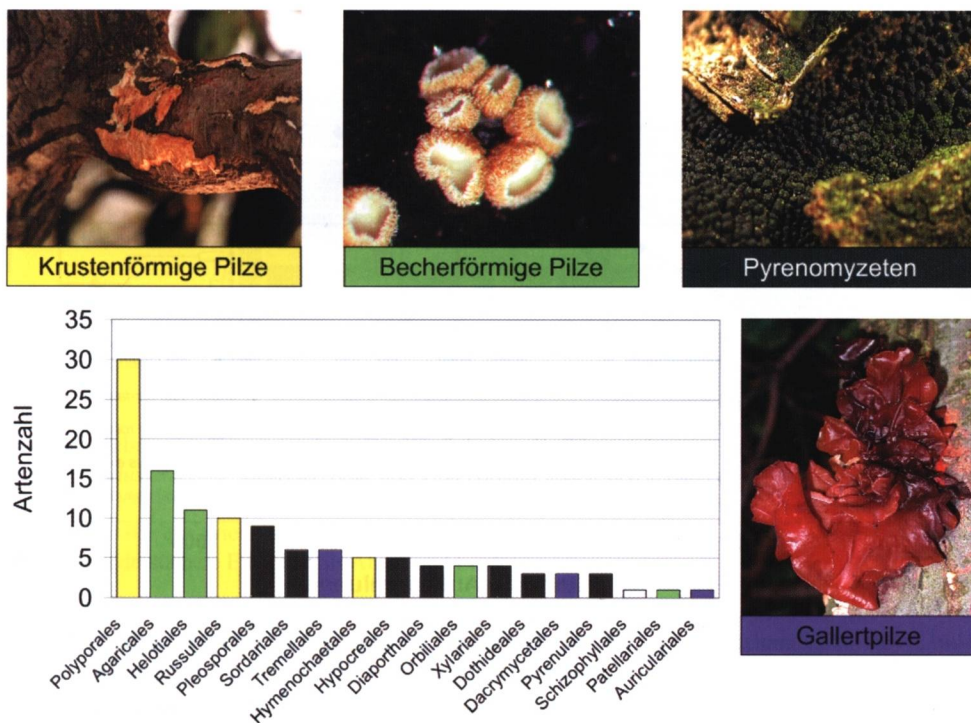


Abb. 2: Dominierende Erscheinungsformen von Holzpilzen im Kronenraum des Leipziger Untersuchungsgebiets.

et al. 2007b). In fünf Isolaten bildeten sich Stromata vom Xylariaceen-Typ. Da keine Meiosporen vorhanden waren, wurden keine Gattungsnamen vergeben. Aus Fragmenten von 23 jungen Frühjahrsblättern wurden keine endophytische Pilze isoliert. Die Artenvielfalt und Häufigkeitsverteilung der Arten im Untersuchungsgebiet, Substratpräferenzen und saisonale Aspekte der Besiedlung wurde auf der Basis von 56 Taxa bzw. Morphogruppen erarbeitet (UNTERSEHER et al. 2007b).

Einfluss der Baumarten auf die pilzliche Biodiversität

Abb. 3 zeigt Arten-Akkumulationskurven aller Daten und der vier Baumarten Stieleiche, Bergahorn, Gemeine Esche und Winterlinde. Ahorn wies bei unseren Studien die geringste Artenzahl und die geringste Besiedlungsdichte auf, gefolgt von Esche. Der Kurvenverlauf bei Eiche ist deutlich steiler, bleibt aber hinter dem von Linde zurück. Von Linde (Holz und Blättern) wurden also die meisten Arten isoliert. Damit ist keine Aussage getroffen, wie sich die Pilze hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung an den Bäumen unterscheiden. Dies wird bei Betrachtung der Abbildungen 4 und 5 deutlicher. Abb. 4 verdeutlicht den Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf das Vorkommen der häufigsten Pilze im Untersuchungsgebiet. Die Gruppierung der Pilze war im Wesentlichen auf den Faktor Baumart zurückzuführen. Weitere Faktoren wie Astdurchmesser (im cm Maßstab), die Höhe am Baum oder der Zersetzungsgrad des Substrates bestimmten die räum-

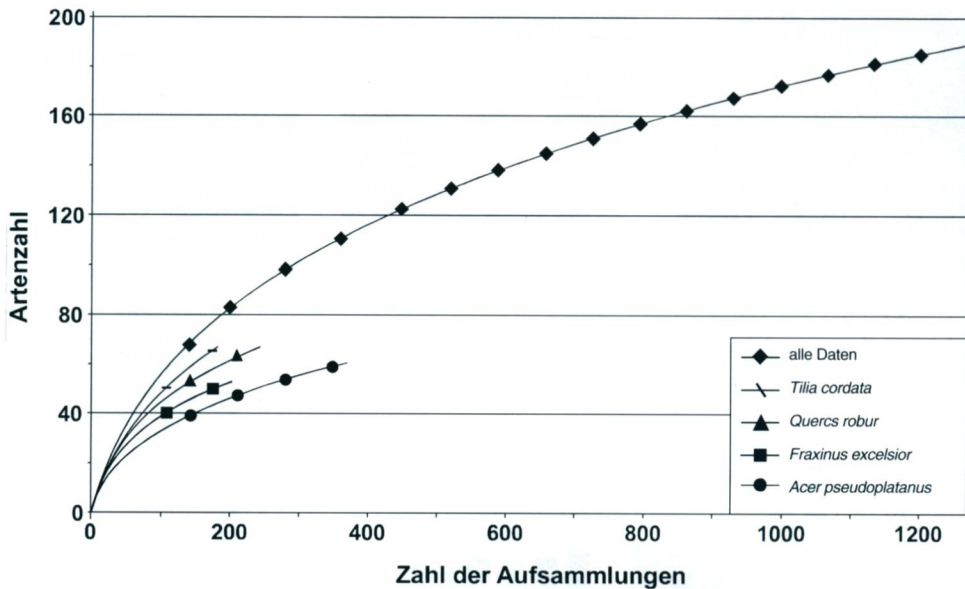


Abb. 3: Arten-Akkumulationskurven für Baumkronenpilze des Leipziger Untersuchungsgebiets.

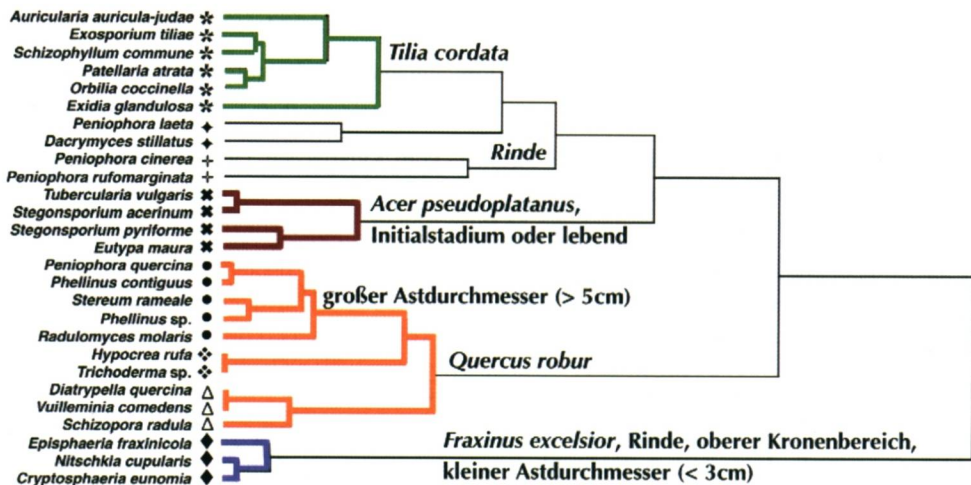


Abb. 4: Clusterdiagramm der häufigsten Holzpilze aus dem Leipziger Untersuchungsgebiet. Der wichtigste Faktor für die Gruppenbildung der Organismen, die Baumart, ist farblich hervorgehoben. Die Gruppierungen spiegeln natürliche Verteilungsmuster in den Baumkronen wider, die durch weitere Faktoren (Astdurchmesser, Zersetzungsgrad) erklärbar sind.

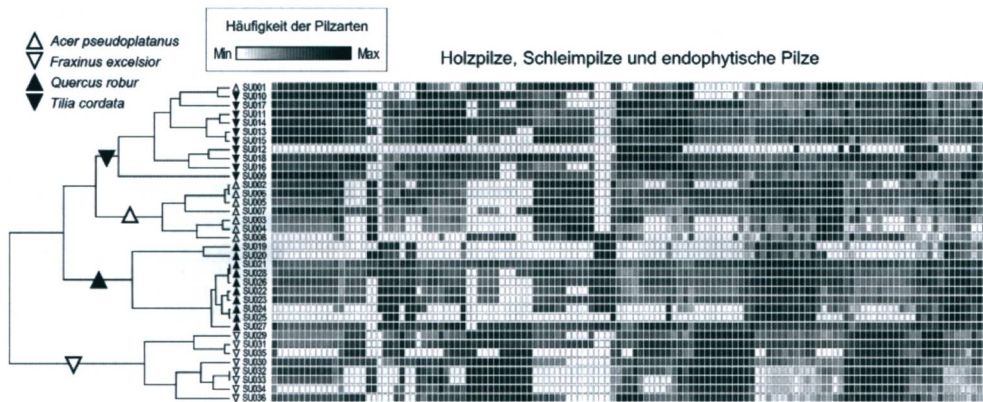


Abb. 5: Ergebnis einer Clusteranalyse. Die Häufigkeiten der Pilze an den vier Baumarten *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* und *Tilia cordata* lassen sich anhand unterschiedlicher Graustufen miteinander vergleichen. Am Kladogramm auf der linken Bildseite lässt sich erkennen, dass sich die Baumarten hinsichtlich der Artenzusammensetzung ihrer Pilze deutlich voneinander abgrenzen. Eiche und Esche bilden dabei deutlichere Einheiten als Ahorn und Linde.

liche Verteilung der Pilze im Wald ebenfalls (UNTERSEHER & TAL 2006). In Abb. 5 ist die Häufigkeitsverteilung der Pilze auf einzelnen Bäumen in Form von kleinen Quadraten mit unterschiedlichen Graustufen dargestellt. Dunkle Quadrate zeigen an, dass der Pilz häufig am entsprechenden Baum gefunden wurde, weiße Quadrate weisen den Pilz als nicht vorhanden aus. In dieser Abbildung ist das Vorkommen der Pilzarten mit einem Kladogramm kombiniert, das die Ähnlichkeit der Baumindividuen hinsichtlich ihrer pilzlichen Bewohner verdeutlichen soll. Das Kladogramm auf der linken Bildseite zeigt eine deutliche Gruppierung der Bäume nach Baumarten. Die Häufigkeitsverteilung der Pilze liefert ebenfalls klar erkennbare Graustufenmuster, das sich mit dem Kladogramm hinsichtlich der Baumartenzugehörigkeit deckt.

Einfluss der genauen Position im Kronenbereich und der Jahreszeiten auf die pilzliche Biodiversität

Der Einfluss der genauen Position im Kronenraum wurde bereits am Beispiel der Holzpilze verdeutlicht (Abb. 4). Jahreszeitliche Aspekte konnten weder für Holzpilze noch für Schleimpilze ermittelt werden. Grund dafür war die Inkubation in Feuchtkammern, die einen erkennbaren Einfluss der Jahreszeit auf das Vorkommen von Fruchtkörpern deutlich verzerrte. Die Vielfalt von endophytischen Pilzen wurde hinsichtlich dieses Aspekts allerdings detailliert untersucht. Abbildung 6 zeigt die Häufigkeitsverteilung ausgewählter abundanter Endophyten im Frühjahr und im Herbst (a) sowie in Sonnen- und Schattenblättern (b).

Diskussion

Die kritische Bewertung der Ergebnisse muss sich im Folgenden auf wenige wichtige Fragen beschränken. Dabei werden die mykologischen Erkenntnisse in einem breiteren ökologischen Kontext diskutiert.

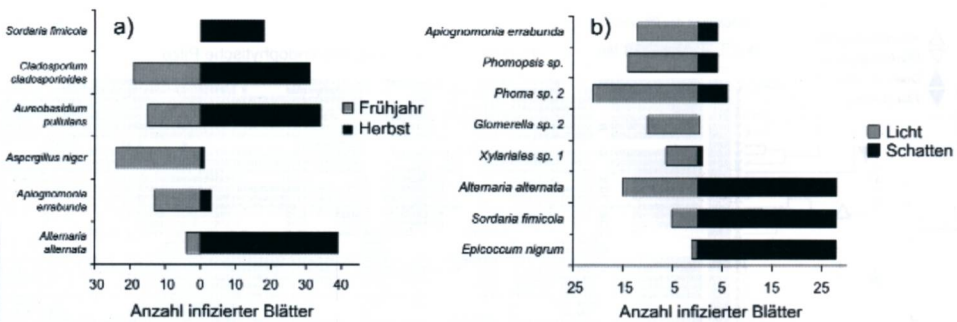


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung ausgewählter Endophyten aus dem Leipziger Untersuchungsgebiet. a) zeigt einen Vergleich von Frühjahr und Herbst, b) von Licht- und Schattenkrone.

Gibt es eine baumkronenspezifische Pilzflora?

Diese Frage kann klar mit einem "Ja" beantwortet werden. Wie oben bereits beschrieben, besteht ein Wald aus mehreren Schichten vom Waldboden bis über die höchsten Bäume. Stammzone, Schatten- und Lichtkrone, äußere und innere Kronenbereiche sind durch unterschiedliche klimatische und strukturelle Bedingungen gekennzeichnet, die unterschiedliche ökologische Nischen bereitstellen (UNTERSEHER & TAL 2006). Weiterhin unterscheiden sich Stoffflüsse wie z.B. der Verlauf der Holzzersetzung oder die Wasserverdunstung – deutlich von denen am Waldboden (BASSET et al. 2003). Diese vertikale Zonierung des Waldes spiegelt sich dadurch auch in der organismischen Vielfalt wider, deren Komponenten (z.B. Artenzusammensetzung von Vögeln) sich oftmals nicht miteinander mischen (BAWA et al. 1985, TERBORGH 1990). In temperaten Wäldern kommt weiterhin eine klar definierte zeitliche Komponente hinzu. Die Jahreszeiten sind für weitere Diversitätsmuster in Baumkronen verantwortlich (TAL 2007, UNTERSEHER et al. 2007b). Global gesehen, geht man davon aus, dass etwa 40 % der bedrohten Tierarten vorwiegend in Baumkronen leben und dass etwa 10 % der Lebewesen auf den Lebensraum Baumkrone spezialisiert sind (OZANNE et al. 2003). Ähnliche Verhältnisse sind auch für Pilze zu erwarten (RYVARDEN & NUÑEZ 1992, NUÑEZ & RYVARDEN 1993, LODGE & CANTRELL 1995, NUÑEZ 1996), obwohl viele Arten sehr plastisch auf Umweltveränderungen reagieren können, und somit eine breite ökologische Amplitude zeigen.

Ein eindruckliches Beispiel für solch einen opportunistischen Pilz ist *Sordaria fimicola* (Roberge ex Desm.) Ces. & De Not. Die Art wurde häufig als Endophyt aus Blättern isoliert (Abb. 6). *S. fimicola* ist als vorwiegend koprophiler Erstbesiedler bekannt (LUNDQVIST 1972). Bei optimalen Bedingungen dauert die Entwicklung und Ausreifung der Fruchtkörper nur acht Tage, ein vergleichsweise sehr schneller Vorgang bei Pyrenomyzeten. (Lundqvist 1972). Die Fähigkeit zum schnellen Wachstum und zur schnellen Entwicklung könnte für den Organismus ein Konkurrenzvorteil gegenüber anderen Pilzen sein, da er sich auch bei unsteten Umweltbedingungen etablieren und ausbreiten kann. Blätter eines Baumes können als unstete Lebensräume bezeichnet werden, da dort sowohl die Wasserverfügbarkeit (auf Blattoberflächen und als rel. Luftfeuchtigkeit), als auch die Temperatur starken Schwankungen unterliegt. Es ist anzunehmen, dass *S. fimicola* die Blätter über die Stomata infiziert, Beweise hierfür fehlen bislang.

Wichtige Faktoren für Verbreitungsmuster von Holzpilzen in Baumkronen sind die Baumart, der Zersetzungsgrad des Holzes, der Substratdurchmesser und diverse kleinklimatische Parameter wie rel. Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Sonneneinstrahlung (UNTERSEHER & TAL 2006). Vergleichende Studien zur pilzlichen Diversität am Waldboden fehlen bislang, doch zeigten spontane Begehungen des Leipziger Untersuchungsgebiets (z.B. im Rahmen der Jahrestagung der AG Sächsischer Mykologen im Herbst 2004), dass der Waldboden eine andere Artenzusammensetzung aufweist als der Kronenraum. CHAPELA & BODDY (1988) beobachteten einen deutlich erkennbaren Austausch von Erstbesiedlern an toten Ästen ohne Bodenkontakt bei weiterer Zersetzung des Substrats auf dem Waldboden. Bei unseren Studien dominierten Arten mit Anpassungen an Xeroresistenz und Xerotoleranz (UNTERSEHER et al. 2005), wie sie von tremelloiden, pyrenoiden und corticioiden Pilzen bekannt sind. Solche Pilze prägten deutlich das makroskopische Erscheinungsbild des toten Holzes (Abb. 2). Detaillierte Informationen zum Thema Pilze und Trockenheit findet der interessierte Leser außerdem auf der DVD "In Vivo Veritas" der Kollegen H.O. BARAL und G. MARSON (2006).

Welche Bedeutung haben Pilze in Baumkronen für das gesamte Ökosystem Wald?

Die Sukzession von saproben Pilzen ist bereits in vollem Gange, wenn ein Ast zu Boden fällt. Somit können Diversitätsmuster von Bodenpilzen erst richtig verstanden werden, wenn Unterwuchs und Kronenbereich in Untersuchungen mit einbezogen werden. Ein Beispiel soll diesen Zusammenhang verdeutlichen. Viele Ahornäste im Kronenraum des Untersuchungsgebiets waren flächendeckend mit dem Ahorn-Kohlekrustenzpilz *Eutypa acharii* Tul. & C. Tul. besiedelt. Die Stromata waren oft schon zu Beginn der Holzzersetzung unter der intakten Rinde vorhanden. Am Baum hängend schien der Pilz wirksam die Etablierung anderer Pilze zu blockieren und überzog bis zur absoluten Finalphase der Holzzersetzung die gesamte Astoberfläche. Fiel solch ein Ast im Initialstadium der Zersetzung zu Boden, wurden die Stromata oft rasch und intensiv von Schnecken abgeweidet. Durch diese offensichtliche Schwächung konnten sich nun weitere Pilze des Substrats bemächtigen, indem sie z.B. mittels Rhizomorphen vom Boden aus den Ast kolonisierten. Weiterhin ist zu vermuten, dass Pilze, die als Ruhestadien schon lange Zeit im Holzkörper vorhanden sind (z. B. Xylariaceen) nun in eine aktive, saprotrophe Phase eintreten, durch das durchlässig gewordene Stroma von *E. acharii* zur Astoberfläche durchdringen und zur Fruktifikation kommen können (z.B. wurde *Xylaria longipes* Nitschke häufig an liegenden Ahornästen gefunden, z.T. auch auf alten Stromata von *E. acharii*, nie aber im Kronenbereich).

In Auwäldern, also in Überflutungsgebieten kommt allen oberirdischen Komponenten zweifellos eine essentielle funktionelle Bedeutung zu. Durch regelmäßige Überschwemmungen werden große Teile des Waldbodens aus dem Gebiet entfernt bzw. seine Struktur nachhaltig zerstört, so dass Kronenbereiche als Rückzugsgebiete für viele Tiere eine besondere Bedeutung haben. Bodenbewohnende Pilze haben in Überschwemmungswäldern sicherlich ebenfalls die Fähigkeit entwickelt, oberirdische Teile des Waldes (Blätter) mit windverbreiteten Sporen zu kolonisieren und als Depot zu nutzen. Bei Bedarf (nach einer Überschwemmung) können sie den ursprünglichen Lebensraum rasch auf sehr kurzem Weg erneut besiedeln. Der Waldboden regeneriert dadurch schneller, als wenn das Inokulum immer wieder neu mit dem Wind angeweht werden müsste.

Entwicklung der Pilzdiversität bei Veränderung der Waldstruktur

Unsere Untersuchungen zeigten, dass Baumarten in unterschiedlichem Maße von Pilzen besiedelt werden. Das gilt sowohl für den Artenreichtum, als auch für die Artenzusammensetzung. Alte

Winterlinden mit einem hohen Totholzanteil garantieren die hohe pilzliche Artenvielfalt im Untersuchungsgebiet. Ihr weiches Holz und der vergleichsweise geringe Anteil an Gerbstoffen und gerbstoffhaltigen Substanzen (PEARCE 1996) erleichtert nicht nur Pilzen das Eindringen ins Holz, sondern bietet auch zahlreichen xylobionten Insekten einen geeigneten Lebensraum (SCHMIDT et al. 2007). Ähnlich bedeutsam für den pilzlichen Artenreichtum waren alte Eichenbäume. Ihr hoher Gerbstoffanteil (PEARCE 1996) bedingt, dass an Eichenholz eine wirtsspezifische Pilzgemeinschaft nachgewiesen werden konnte, die auf anderen Baumarten nicht zu finden war.

Im Rahmen des Leipziger Auwald Kran Projekts, wurden unter anderem Keimlingsuntersuchungen durchgeführt, um Regenerationsdynamiken des Waldes zu beleuchten (SCHÖNE & JENTSCH 2007). Dabei zeigte sich, dass sich Linden- und Eichenpopulationen nicht mehr selbstständig vermehren und abgesehen von wenigen mächtigen Altbäumen aus dem Waldgebiet verschwunden sind. Diese Altbäume waren allerdings maßgeblich für die beobachtete pilzliche Diversität verantwortlich. Ganz anders stellten sich die Verhältnisse bei Ahorn (*A. pseudoplatanus* und *A. platanoides*) dar. Zahlreiche vitale Bäume mit einem geringen Totholzanteil bilden über weite Bereiche ein geschlossenes Kronendach, in dessen Schutz unzählige Keimlinge und Jungbäume mit Macht nach oben drängen. Die wenigen Pilzarten, die *A. pseudoplatanus* besiedelten, waren uniform auf viele Individuen verteilt, wodurch ihre Baumkronen durch die mit Abstand ärmste pilzliche Vielfalt charakterisiert sind.

Ginge die Sukzession des Waldgebiets weiter in diese Richtung, so würde sich die Zahl der Baumarten in einigen Jahrzehnten drastisch verringern (SICKERT et al. 2003). Insbesondere Eichen und Linden würden aus dem Waldstück verdrängt werden, was unweigerlich einen starken Verlust nicht nur der pilzlichen Biodiversität nach sich ziehen würde.

Danksagung

Wir danken herzlich H. O. Baral (Tübingen) für die Determination von inoperculaten Becherlingen sowie F. Dämmrich (Limbach-Oberfrohna) für die von corticioiden Pilzen. Dank gebührt außerdem dem im Jahr 2007 verstorbenen Leiter des Lehrstuhls Spezielle Botanik der Universität Leipzig, Herrn Prof. Dr. Wilfried Morawetz, sowie dem Leiter der Abteilung Stadforsten des Grünflächenamts Leipzig, Herrn Dipl. Ing. Andreas Sickert, ohne deren großen Einsatz das Leipziger Auwaldkran Projekt nie realisiert und durchgeführt worden wäre. Das Forschungsprojekt wurde größtenteils vom Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung UFZ finanziert (Projekt-Nr. UFZ-16/2000 und UFZ-04/2004).

Literatur

- ANHUF, D. & R. ROLLENBECK (2001): Canopy structure of the Rio Surumoni rain forest (Venezuela) and its influence on microclimate. – *Ecotopica* 7: 21-32.
- BALDAUF, S.L. (2003): The deep roots of Eukaryotes based on combined protein data. – *Science* 300: 1703-1706.
- BARAL, H.O., & G. MARSON (2006): In Vivo Veritas. 3rd edition Tübingen, Germany.
- BARDELE, C.F., W. FOISSNER & R.L. BLANTON (1991): Morphology, morphogenesis and systematic position of the sorocarp forming ciliate *Sorogena stoianovitchae*. BRADBURY & OLIVE, 1980. – *J. Protozool.* 38: 7-17.
- BASSET, Y., V. HORLYCK & S.J. WRIGHT (2003): Forest canopies and their importance. In Y. BASSET, V. HORLYCK & S.J. WRIGHT (Hrsg.): Studying Forest Canopies from Above: The International Canopy Crane Network. Smithsonian Tropical Research Institute (Panama) United Nations Environmental Programme (UNEP), Panama.

- BAWA, K.S., S.H. BULLOCK, D.R. PERRY, R.E. COVILLE & M.H. GRAYUM (1985): Reproductive Biology of Tropical Lowland Rain Forest Trees. II. Pollination Systems. – Amer. J. Bot. **72**: 346-356.
- BODDY, L. & A.D.M. RAYNER (1984): Fungi inhabiting oak twigs before and at fall. – Trans. Brit. Mycol. Soc. **82**: 501-505.
- BUTIN, H. & T. KOWALSKI (1983a): The natural pruning of branches and their biological conditions 1. the fungal flora of beech (*Fagus sylvatica*). – Europ. J. Forest Pathol. **13**: 322-334.
- BUTIN, H. & T. KOWALSKI (1983b): The natural pruning of branches and their biological conditions. II. the fungal flora of english oak (*Quercus robur* L.). – Europ. J. Forest Pathol. **13**: 428-439.
- BUTIN, H. & T. KOWALSKI (1986): The natural pruning of branches and their biological conditions 3. The fungal flora of common maple, gray alder, silver hornbeam and common ash. – Europ. J. Forest Pathol. **16**: 129-138.
- CARROLL G.C. (1997): Fungus/plant interactions – an overview. In G. CARROLL & P. TUDZYNSKI (Hrsg.): The Mycota V – Plant Relationships Part A. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- CARROLL G.C. (2006): Host specificity among endophytes in transient plant communities. 8th International Mycological Congress 2006 in Cairns, Australia. Congress handbook & abstracts book **1**: 310.
- CHAPELA, I.H. & L. BODDY (1988): The fate of early fungal colonizers in beech branches decomposing on the forest floor. – FEMS Microbiol. Ecol. **53**: 273-284.
- CLAYDON, N., J.F. GROVE & M. POPLÉ (1985): Elm bark beetle boring and feeding deterrents from *Phomopsis oblonga*. – Phytochemistry **24**: 937-943.
- CUBIT, J.D. (1974): Interactions of seasonally changing physical factors and grazing affecting high intertidal communities on a rocky shore. (Doktorarbeit an der University of Oregon, USA, 1974).
- DIAMANDIS, S. (1981): *Elytroderma torres-juanii* Diamandis and Minter. A serious attack on *Pinus brutia* L. in Greece. In C.S. MILLER (Hrsg.): Current research on conifer needle diseases. Aberdeen University Press, Aberdeen, Scotland.
- DUFRÊNE, M. & P. LEGENDRE (1997): Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. – Ecol. Monographs **67**: 345-366.
- FINSTERMEIER, K. (2006): Artenvielfalt, vertikale Verteilung und Wirtsspezifität von blattbewohnenden endophytischen Pilzen im Kronenraum eines mitteleuropäischen Hartholzauwaldes (Diplomarbeit an der Universität Leipzig).
- FRANKLAND, J.C. (1998): Fungal succession – unravelling the unpredictable. – Mycological Research **102**: 1-15.
- GAMBOA, M.A., S. LAUREANO & P. BAYMAN (2002): Measuring diversity of endophytic fungi in leaf fragments: Does size matter? – Mycopathologia **156**: 41-45.
- HELPER, W. & H. SCHMID (1990): Das Vorkommen holzbewohnender Pilze in Abhängigkeit vom Substratdurchmesser. – Z. Mykol. **65**: 173-198.
- HONG, Q., K. KLINKA & X. SONG (1999): Cryptogams on decaying wood in old-growth forests of southern coastal British Columbia. – J. Veg. Sci. **10**: 883-894.
- HUHNDOERF, S.M., D.J. LODGE, C.-J. WANG & J.N. STOKLAND (2004): Macrofungi on woody substrata. In G.M. MUELLER, G.F. BILLS & M.S. FOSTER (Hrsg.): Biodiversity of Fungi – Inventory and monitoring methods. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- JOHNSTON, P.R., P.W. SUTHERLAND, S. JOSHEE (2006): Detection of hyphae of endophytic fungi in leaf tissue. 8th International Mycological Congress 2006 in Cairns, Australia. Congress handbook & abstracts book **1**: 181.
- KELLER, H.W., M. SKRABAL, U.H. ELIASSON & T.W. GAITHER (2004): Tree canopy biodiversity in the Great Smoky Mountains National Park: ecological and developmental observations of a new myxomycete species of *Diachea*. – Mycologia **96**: 537-547.
- H. KREISEL & F. SCHAUER (1987): Methoden des mykologischen Laboratoriums. Gustav Fischer Verlag, Jena.

- KUULUVAINEN, T. & T. PUKKALA (1989): Simulation of within-tree and between-tree shading of direct radiation in a forest canopy: Effect of crown shape and sun elevation. – *Ecol. Modelling* **49**: 89-100.
- LINDBLAD, I. (1997): Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. – *Nord. J. Bot.* **18**: 243-255.
- LODGE, D.J. & S. CANTRELL (1995): Fungal communities in wet tropical forests: variation in time and space. – *Can. J. Bot.* **73**: S1391-S1398.
- LOWMAN, M.D. & M. MOFFETT (1993): The ecology of tropical rain forest canopies. – *Tree* **8** (3): 104-107.
- LOWMAN, M. & H.B. RINKER (2004): *Forest Canopies*. 2nd Edition. Elsevier Academic Press.
- MCCUNE, B. & M.J. MEFFORD (2006): *PC-ORD*. Multivariate analysis of ecological data. Version 5. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- MCCUNE, B., R. ROSENTERER, J.M. PONZETTI & D.C. SHAW (2000): Epiphyte habitats in an old conifer forest in Western Washington, U.S. A. – *The Bryologist* **103**: 417-427.
- MORAWETZ, W. (1998): The Surumoni Project: The botanical approach toward gaining an interdisciplinary understanding of the functions of the rain forest canopy. In W. BARTHOLOTT & M. WINIGER (Hrsg.): *Biodiversity – A challenge for development research and policy*. Springer Verlag, Berlin, Germany.
- MORAWETZ, W. & P.J. HORCHLER (2002): Leipzig Canopy Crane, Germany. In A.W. MITCHELL, K. SECOY & T. JACKSON (Hrsg.): *The Global Canopy Handbook*. Techniques of access and study in the forest roof. Global Canopy Programme, Oxford, UK.
- MORAWETZ, W. & P.J. HORCHLER (2003): Leipzig Canopy Crane Project (LAK), Germany. In Y. BASSET, V. HORLYCK & S.J. WRIGHT (Hrsg.): *Studying Forest Canopies from Above: The International Canopy Crane Network*. Smithsonian Tropical Research Institute (Panama) United Nations Environmental Programme (UNEP), Panama.
- MUELLER, G.M., G.F. BILLS & M.S. FOSTER (2004): *Biodiversity of Fungi - Inventory and monitoring methods*. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- NADKARNI, N.M., G.G. PARKER, H.B. RINKER & D.M. JARZEN (2004): The nature of forest canopies. In M.D. LOWMAN & H.B. RINKER (Hrsg.): *Forest Canopies*. 2nd edition. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- NÚÑEZ, M. & L. RYVARDEN (1993): Basidiomycetes on twigs at ground level and in the canopy: a comparison. In S. ISAAC, J.C. FRANKLAND, R. WATLING & A.J.S. WHALLEY (Hrsg.): *Aspects of tropical mycology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- NÚÑEZ, M. (1996): Hanging in the air: a tough skin for a tough life. – *The Mycologist* **10**: 15-17.
- OZANNE, C.M.P., D. ANHUF, S.L. BOULTER, M. KELLER, R.L. KITCHING, C. KÖRNER, F.C. MEINZER, A.W. MITCHELL, T. NAKASHIZUKA, P.L.S. DIAS, N.E. STORK, S.J. WRIGHT & M. YOSHIMURA (2003): Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. – *Science* **301**: 183-186.
- PEARCE R.B. (1996): Antimicrobial defences in the wood of living trees. – *New Phytol* **132**: 203-233.
- PENNISI, E. (2005): Sky-High Experiments: Using construction cranes to reach above towering treetops, scientists are achieving a better overview of forest ecology and how trees contribute to global climate change. – *Science* **309**: 1314-1315.
- REIHER, A. (2006): Diversität, vertikale Verteilung und saisonale Aspekte von blattbewohnenden endophytischen Pilzen im Kronenraum des Leipziger-Auwaldkran Untersuchungsgebietes (Diplomarbeit an der Universität Leipzig).
- RIEGER, I. & P. NAGEL (2007): Vertical stratification of bat activity in a deciduous forest. In M. UNTERSEHER, W. MORAWETZ, S. KLOTZ & E. ARNDT (Hrsg.): *The canopy of a temperate floodplain forest – Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. University Leipzig, Leipzig, Germany.
- ROHRSCHEIDER, M., P.J. HORCHLER & W. MORAWETZ (2007): Measurement of the canopy height and visualisation of its surface structure. In M. UNTERSEHER, W. MORAWETZ, S. KLOTZ & E. ARNDT (Hrsg.): *The canopy of a temperate floodplain forest – Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. University Leipzig, Leipzig, Germany.

- RUHNKE, H., M. SCHÄDLER, D. MATTHIES, S. KLOTZ & R. BRANDL (2006): Are sawflies adapted to individual host trees? A test of the adaptive deme formation hypothesis. – *Evol. Ecol. Res.* **8**: 1039-1048.
- RYVARDEN, L. & M. NUÑEZ (1992): Basidiomycetes in the canopy of an African rain forest. In F. HALLÉ & O. PASCAL (Hrsg.): *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale*. Lyon.
- SAIKKONEN K., S.H. FAITH, M. HELANDER & T.J. SULLIVAN (1998): Fungal endophytes: a continuum of interactions with host plants. – *Ann Rev Ecol Syst* **29**: 319-343.
- SCHMIDT C., D. BERNHARD & E. ARNDT (2007): Ecological examinations concerning xylobiontic Coleptera in the canopy of a *Quercus-Fraxinus* forest. In M. UNTERSEHER, W. MORAWETZ, S. KLOTZ & E. ARNDT (Hrsg.): *The canopy of a temperate floodplain forest – Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. University Leipzig, Leipzig, Germany.
- SCHNITTLER, M. (2001): Ecology of myxomycetes of a winter-cold desert in western Kazakhstan. – *Mycologia* **93**: 653-669.
- SCHNITTLER, M. & S.L. STEPHENSON (2002): Inflorescences of Neotropical herbs as a newly discovered microhabitat for myxomycetes. – *Mycologia* **94**: 6-20.
- SCHNITTLER, M., C. LADO & S.L. STEPHENSON (2002): Rapid biodiversity assessment of tropical myxomycete assemblage - Maquipucuna Cloud Forest Reserve, Ecuador. – *Fungal Diversity* **9**: 135-167.
- SCHNITTLER, M., M. UNTERSEHER & J. TESMER (2006): Species richness and ecological characterization of myxomycetes and myxomycete-like organisms in the canopy of a temperate deciduous forest. – *Mycologia* **98**: 223-232.
- SCHNITTLER, M., S.L. STEPHENSON & Y.K. NOVOZHILOV (2000): Ecology and world distribution of *Barbyrella minutissima* (Myxomycetes). – *Mycol. Res.* **104**: 1518-1523.
- SCHÖNE, C. & A. JENTSCH (2007): Tree seedling establishment and pattern formation-regeneration dynamics of a floodplain forest in central Europe (Germany). In M. UNTERSEHER, W. MORAWETZ, S. KLOTZ & E. ARNDT (Hrsg.): *The canopy of a temperate floodplain forest – Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. University Leipzig, Leipzig, Germany.
- SCOTT, B. (2001): *Epichloe* endophytes: fungal symbionts of grasses. – *Curr. Opin. Microbiol.* **4**: 393-398.
- SEELE, C. (2007): Tree species composition at the LAK investigation site. In M. UNTERSEHER, W. MORAWETZ, S. KLOTZ & E. ARNDT (Hrsg.): *The canopy of a temperate floodplain forest – Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane*. University Leipzig, Leipzig, Germany.
- SICKERT, A., R. SCHILLER, B. MESSING & S. NEUMANN (2003): *Der Stadtwald Leipzigs – der Leipziger Auenwald. Begleit- und Informationsmaterial für Fachexkursionen der Abteilung Stadtförsten*. Stadt Leipzig, Leipzig, Germany.
- SIEBER, T. & C. HUGENTOBLE (1987): Endophytic fungi in leaves and twigs of healthy and diseased beech trees (*Fagus sylvatica* L.). – *Europ. J. Forest Pathol.* **17**: 411-425.
- SNELL, K.L. & H.W. KELLER (2003): Vertical distribution and assemblages of corticolous myxomycetes on five tree species in the Great Smoky Mountains National Park. – *Mycologia* **95**: 565-576.
- SPIEGEL, F.W., S.L. STEPHENSON, H.W. KELLER, D.L. MOORE & J.C. CAVENDER (2004): Mycetozoans. In G.M. MUELLER, G.F. BILLS & M.S. FOSTER (Hrsg.): *Biodiversity of fungi – Inventory and monitoring methods*. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- STONE, J.K., J.D. POLISHOOK & J.F. WHITE (2004): Endophytic fungi. In G.M. MUELLER, G.F. BILLS & M.S. FOSTER (Hrsg.): *Biodiversity of fungi – Inventory and monitoring methods*. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- SWANSON, A.R., F.W. SPIEGEL & J.C. CAVENDER (2002): Taxonomy, slime molds, and the question we ask. – *Mycologia* **94**: 968-979.
- SWOFFORD, D.L. (2003): PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- TAL, O. (2007): Comparative flowering ecology of *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus* and *Tilia cordata* in the canopy of Leipzig's floodplain forest (Doktorarbeit der Universität Leipzig).

- TERBORGH, J., S.K. ROBINSON, T.A. PARKER, C.A. MUNN & N. PIERPONT (1990): Structure and organization of an amazonian forest bird community. – *Ecol. Monographs* **60**: 213-238.
- TESMER, J., B. RULIK, F.W. SPIEGEL & M. SCHNITTLER (2005): Protostelids from German Beech forests. – *Mycol. Prog.* **4**: 266-271.
- UNTERSEHER, M., P. OTTO & W. MORAWETZ (2005): Species richness and substrate specificity of lignicolous fungi in the canopy of a temperate, mixed deciduous forest. – *Mycol. Prog.* **4**: 117-132.
- UNTERSEHER, M. & O. TAL (2006): Influence of small scale conditions on the diversity of wood decay fungi in a temperate, mixed deciduous forest canopy. – *Mycol. Res.* **110**: 169-178.
- UNTERSEHER, M., W. MORAWETZ, S. KLOTZ & E. ARNDT (2007a): The canopy of a temperate floodplain forest. Results from five years of research at the Leipzig Canopy Crane. Universität Leipzig, Leipzig, Germany.
- UNTERSEHER, M., A. REIHER, K. FINSTERMEIER, P. OTTO & W. MORAWETZ (2007b): Species richness and distribution patterns of leaf-inhabiting endophytic fungi in a temperate forest canopy. – *Mycol. Prog.* DOI 10.1007/s11557-007-0541-1.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigegebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: [74_2008](#)

Autor(en)/Author(s): Unterseher Martin, Reiher Almut, Otto Peter, Schnittler Martin

Artikel/Article: [Pilze im Kronenraum lebender Bäume - 5 Jahre mykologische Biodiversitätsforschung am Leipziger Auwald Kran 203-220](#)