

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION
BIOLOGIE

SERIE 18 · NUMMER 29 · 1986

FILM E 2748

Ips typographus (Ipidae)
Kopulation und Eiablage



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Stummfilm, 16 mm, farbig, 85 m, 8 min (24 B/s). Hergestellt 1981, veröffentlicht 1985.
Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt.
Veröffentlichung aus dem Institut für Forstzoologie der Universität Göttingen, Arbeitsgruppe
Ethologie, Dr. G. GRIES, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. D.
HAARHAUS; Kamera und Schnitt: H. WITTMANN.

Zitierform:

GRIES, G., und INST. WISS. FILM: *Ips typographus* (Ipidae) – Kopulation und Eiablage. Film E
2748 des IWF, Göttingen 1985. Publikation von G. GRIES, Publ Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 18,
Nr. 29/E 2748 (1986), 13 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. G. GRIES, Institut für Forstzoologie, Arbeitsgruppe Öko-Ethologie, Büsgenweg, D-3400
Göttingen.

Danksagung

Herrn Privatdozent Dr. W. SANDERS danke ich für wertvolle Anregungen, Herrn Graphik-De-
signer (grad.) W. TAMBOUR (Forstl. Fachber., Gö.) für die hervorragende zeichnerische Darstel-
lung, den Mitarbeitern des IWF, Herrn Dr. D. HAARHAUS und Herrn H. WITTMANN für vorbild-
liche Zusammenarbeit.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

Sektion MEDIZIN

NATURWISSENSCHAFTEN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Herausgeber: H.-K. GALLE · Redaktion: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung
zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematogra-
phica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitum-
stände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen
stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer
oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen
Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie
besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film

Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen

Tel. (05 51) 20 22 02

GERHARD GRIES und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film E 2748

Ips typographus (Ipidae) — Kopulation und Eiablage

Verfasser der Publikation: GERHARD GRIES

Mit 2 Abbildungen

Inhalt des Films:

Ips typographus (Ipidae) — Kopulation und Eiablage. Das Buchdrucker Männchen (*Ips typographus* L.) kopuliert in der Rammelkammer zweimal mit einem Weibchen. Nach der vom Männchen oder Weibchen ausgehenden Aufforderung folgen die Vereinigung und 10–30 Sekunden später die Trennung der Partner. Das Eiablageverhalten des Weibchens ist an 3 Beispielen gezeigt. Jeweils in der Gangspitze nagt das Weibchen die neue Einische. Dabei bilden Ober- und Unterkiefer eine funktionale Einheit. Zur Eiablage sucht das Weibchen die Nische rückwärts auf und legt das Ei unmittelbar in der Nische ab. Danach wird die Nische mit den in der Gangspitze bereitgelegten Krümeln verschlossen.

Summary of the Film:

Ips typographus (Ipidae) — Copulation and Egg-laying. In the mating chamber the typographus male copulates twice with a female. Copulation is initiated by either male or female. The mates separate 10–30 seconds after the union. The egg-laying behaviour of the female is shown in 3 examples. The female always gnaws the new egg-niche at the end of the gallery. Mandibles and maxillae form a functional unit for gnawing. To lay the egg, the female backs up to the niche and lays her egg directly into it. Afterwards she closes the niche with crumbs of phloem which she has already placed at the end of the gallery for this purpose.

Résumé du Film:

Ips typographus (Ipidae) — Copulation et dépôt des oeufs. Le bostryche mâle s'accouple deux fois avec une femelle dans la chambre de copulation. Après l'invitation partant du mâle ou de la femelle suivent l'union et 10–30 secondes plus tard la séparation des partenaires. Le comportement de la femelle concernant le dépôt des oeufs est montré à l'aide de trois exemples. La femelle ronge chaque fois dans le haut du conduit une nouvelle niche pour les oeufs. La mâchoire supérieure et la mâchoire inférieure forment à cette occasion une unité fonctionnelle. La femelle entre à reculons dans la cavité où elle y dépose l'oeuf immédiatement. Ensuite la niche est fermée avec les débris qui ont été déposés à l'extrémité du conduit.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Familie der Borkenkäfer (Ipidae) ist stammesgeschichtlich noch sehr jung, hat sich aber ernährungsphysiologisch bereits stark spezialisiert (ZWÖLFER [53]). Die in Europa vorkommenden Arten werden im wesentlichen in Rindenbrüter und Holzbrüter unterschieden (SCHEDL [36]). Letztgenannte legen ihre Brutsysteme im Holzkörper an. Imagines und Larven dieser Arten ernähren sich ausschließlich vom Mycel der die Gangwände auskleidenden Pilze. Der Buchdrucker (*Ips typographus* L.) gehört zur Gruppe der Rindenbrüter. Seine Brutsysteme entstehen in der Bastsschicht von Nadelbäumen, vorwiegend in Fichten (*P. abies*) höherer Altersklassen (BUTOVITSCH [10]). Auch die der Ernährung dienende Substanz wird ausschließlich dem Rindengewebe entnommen.

Die ökologische Nische des Buchdruckers im natürlichen Fichtenwald

Die ökologische Nische des Buchdruckers in der Biozönose des natürlichen Fichtenwaldes (*Calamagrostio villosae* Piceetum) ergibt sich aus seinen Ansprüchen an das Brutmaterial. So finden die Käfer die besten Vermehrungsmöglichkeiten in abgestorbenen, aber noch frischen Stämmen, z.B. solchen, die durch Schnee oder Wind gebrochen bzw. entwurzelt sind. Aber auch lebende, in ihrer Vitalität geschwächte Bäume werden befallen. Starker Befall tötet diese Bäume ab, da die Fraßgänge der Imagines und Larven Leitungsbahnen im Phloem unterbrechen und dadurch die Wurzeln nur noch unzureichend mit Assimilaten versorgt werden. Der Buchdrucker fördert somit durch seine Fraßstätigkeit die Remineralisierung toter organischer Substanz (SCHIMITSCHEK [41]). In der Terminal- und Zerfallsphase des Bestandes leistet er durch den Befall der (alters-)physiologisch geschwächten Bäume einen Beitrag zur Auflichtung des Kronendaches (NEUMANN [27]). Dies ist eine wichtige Voraussetzung für die Naturverjüngung, die Regeneration des Waldes.

Zur Bedeutung des Buchdruckers im Fichtenwirtschaftswald

Schnellwüchsigkeit und hoher Massenertrag der Fichte führten dazu, daß sie heute weit außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes – in Mitteleuropa i.d.R. Höhenlagen oberhalb 700 m (HARTMANN und JAHN [17]) – angebaut und nachhaltig bewirtschaftet wird. Als treuester Begleiter der Fichte (MERKER [25]) ist der Buchdrucker in die für ihn günstigeren Klimate gefolgt. Hier ermöglichen höhere Temperaturen eine schnellere Entwicklung der Käfer (SCHWERDTFEGER [39]) und damit meist 2 Generationen im Jahr (MERKER [23]). Auch die Palette der Brutmöglichkeiten ist im Wirtschaftswald in der Regel erweitert (Durchforstungsrückstände, unentrindetes, waldlagerndes Holz, Schlagabraum u.a.) (VITÉ und SAUERWEIN [49]). Unter den Faktoren, welche die Populationsdichte und somit die Schadwirkung der Käfer beeinflussen, spielen die Witterung und das Angebot bruttauglichen Materials die weitaus größte Rolle. Treffen beide Faktoren günstig zusammen, versetzen sie die Käfer in die Lage, in kurzer Zeit hohe Populationsdichten zu erreichen (MERKER [25]; SCHWERDTFEGER [40]; THALENHORST [43]). Im Zuge derartiger Massenvermehrungen können Bestände und ganze Waldgebiete den massierten Angriffen der Käfer erliegen. Zahlreiche Veröffentlichungen, vor allem aus der Nachkriegszeit, aber auch jüngeren Datums, belegen dies sehr eindrucksvoll (POSTNER [31]). So mußten in den Jahren 1944–1951 etwa 30 Millionen m³ Fichte eingeschlagen

werden, die vom Buchdrucker befallen waren (WELLENSTEIN [50]), 1978/79 etwa 7 Millionen Fichten in Südnorwegen (BAKKE [5]).

Als beste „Bekämpfung“ des Buchdruckers sollte daher die Entwicklung hoher Populationsdichten verhindert werden; das bedeutet im wesentlichen, die bruttauglichen Bäume rechtzeitig aufzuarbeiten (saubere Waldwirtschaft). Darüberhinaus gewinnt der Einsatz biotechnischer Verfahren, das Aufstellen von Borkenkäferfallen, zunehmend an Bedeutung. In diesen, mit synthetischem Lockstoff versehenen Fallen – (VITÉ et al. [48]; BAKKE et al. [4], [6]; KRAWIELITZKI et al. [21] haben das Pheromon des Buchdruckers entschlüsselt) – konnten z.T. große Käfermengen gefangen werden, in Norwegen 1978/79 2,9 Billionen Buchdrucker in 600 000 Fallen (BAKKE et al. [5]). Obgleich die Effektivität dieser Verfahren offenbar zunehmend gesteigert wird (BOMBOSCH et al. [9], NIEMEYER et al. [28]), läßt sich ihr Einfluß auf die Populationsdynamik der Käfer bisher nur schwer einschätzen (SAUERWEIN [34]). Ein Bekämpfungserfolg wird wahrscheinlich, wenngleich nicht direkt nachweisbar, sobald hohe Fangleistungen mit geringerem Schaden zusammentreffen (VITÉ [47]).

Brutprozeß

In Anlehnung an WOOD ([52]) läßt sich der Brutprozeß in mehrere Phasen einteilen:

1. Schwärmphase (Dispersions- und Suchphase) (GRIES [15], [16]),
2. Angriffsphase,
3. Gründung der Nachkommenschaft.

1. Schwärmphase

Der Buchdrucker ist Bewohner temporärer Habitats. Es ist deshalb im Verlauf des Lebens eine Schwärmphase erforderlich (ATKINS [2]; SOUTHWOOD [42]), die der Ausbreitung der Art und dem Auffinden neuer Habitats, neuer Wirtsbäume dient (RUDINSKY [32]). Diese Schwärmphase läßt sich beim Buchdrucker in zwei zeitlich aufeinanderfolgende Abschnitte einteilen: die Dispersions- und die Suchphase (GRIES [15], [16]). Während der Dispersionsphase bleiben bruttaugliche Stämme unbeachtet. Erst nachdem (während des meist viele Kilometer langen Dispersionsfluges) die interindividuell sehr unterschiedlichen Fettkörpergehalte auf ein bestimmtes Niveau abgebaut sind, erfolgt die Suchphase, in welcher die Käfer nach bruttauglichen Wirtsbäumen suchen (GRIES [15], [16]).

Der Wirtsbaum ist Futter-, Balz- und Brutplatz, Aufenthaltsort und Versteck für die längste Zeit des Lebens. Die Entwicklungsmöglichkeiten der Nachkommen (Eier, Larven, Puppen, Jungkäfer) sind unabänderlich von dem einmal gewählten Wirt abhängig (KANGAS [20]). Auch die Möglichkeit, Populationslockstoffe zu produzieren, ist von einem bestimmten physiologischen Zustand des Wirtes abhängig (VITÉ [46]). Es ist deshalb erforderlich, daß die Käfer aus der „ökologischen Marktsituation“ selektiv die Bäume auswählen können, die ihren Ansprüchen entsprechen. Sie nutzen dabei die von den Bäumen „angebotene“ Information (Geruch, Farbe, Struktur). Da Insekten während ihrer Phylogenese pflanzliche Informationen genetisch speichern und in der Evolution spezifischer Wirtswahlmechanismen auswerten (ZWÖLFER [53]), hat offenbar auch der Buchdrucker „gelernt“, den Gesundheitszustand der Pflanzen über deren Bukett zu

diagnostizieren und das volatile Stoffgemisch physiologisch geschwächter Fichten als attraktiv zu empfinden. Die anlockende Wirkung der von solchen Bäumen ausgehenden flüchtigen Substanzen ist untersucht (ADLUNG [1]; CHARARAS [11]; DICKENS [13]; RUDINSKY et al. [33]). Schließlich beruht auch das seit 1780 forstübliche Fangbaumverfahren zur Bekämpfung des Buchdruckers primär auf der Lockwirkung baumbürtiger Duftstoffe.

Entgegen bisheriger Vermutung scheinen bei der Wirtsfindung nicht nur olfaktorische, sondern auch farbliche Signale bedeutsam zu sein. So konnte SCHÄFER ([35]) das Farbsehvermögen des mit dem Buchdrucker häufig gemeinsam auftretenden Kupferstechers (*Pityogenes chalcographus* L.) nachweisen. Auch wenn die ökologische Bedeutung des Farbsehens noch weitgehend ungeklärt ist, ist doch kaum anzunehmen, daß ein derart komplizierter physiologischer Vorgang evolviert wäre, wenn er bei der Wirtsfindung keine Rolle spielte.

2. Angriffsphase

Das Harzvermögen der Bäume hat eine wichtige Abwehrfunktion gegenüber Borkenkäferangriffen. Beim Versuch, sich einzubohren, werden die Käfer durch mechanische Behinderung (Festkleben, Ertrinken im Harz) erfolgreich an der Besiedlung gehindert (SCHWERDTFEGGER [39]). Das Bukett gesunder, voll turgeszenter Bäume – es besteht eine Beziehung zwischen Wasserbilanz, Turgor, Harzdruck und Widerstandskraft der Bäume gegenüber Borkenkäferangriffen (MERKER [24]) – wird daher (?) auch als unattraktiv empfunden. Derartige Bäume werden nur im Zuge von Gradationen befallen. Die Käfermassen können hier solange abgewehrt werden, bis das Harzvermögen sich erschöpft. Danach wird eine Überwältigung der Bäume durch nachfolgende Käfer möglich.

In der endemischen Phase bevorzugen die den Wirtsbaum auswählenden Männchen physiologisch geschwächte Bäume. Diese Bäume riechen nicht nur attraktiv (s.o.), geringes Harzvermögen vermag häufig nicht einmal die Pionierkäfer abzuwehren. Diese Männchen bohren sich in die Rinde ein und legen in der Bastschicht einen Begattungsraum, die sog. Rammelkammer an. Bei ihrer Fraßtätigkeit produzieren sie Populationslockstoffe (s. 1.) (BAKKE [3], VITÉ [45]), welche, mit der Defäkation freigesetzt, den verstärkten Anflug schwärmender Männchen und Weibchen bedingen.

3. Gründung der Nachkommenschaft

a. Paarung

Nach Fertigstellung der Rammelkammer verschließt das Männchen – vom Weibchen äußerlich durch geringere Borstendichte zu unterscheiden (SCHLYTER et al. [38]) mit dem Flügelabsturz die Eingangspforte. Analog zum Kupferstecher (GRIES [14], [54], [55]) dringen die Weibchen gegen den Widerstand des Männchens – ein Verhaltensmuster, das als Qualitätskontrolle der Weibchen interpretiert wird – in die Rammelkammer ein. Dort erfolgt die Paarung. Die gleichen Partner (1 Männchen und durchschnittlich 2 Weibchen) kopulieren mehrfach (SCHEWYREUV [37]), wobei die Paarungsdauer wenige Sekunden bis 2 Minuten betragen kann. Da eine mehrfache Ergänzung der Samenvorräte

der Weibchen offenbar nicht erforderlich ist (NÜSSLIN [29]), könnte die wiederholte Paarung die Funktion eines bei Insekten ungewöhnlichen, bei anderen Tiergruppen aber mehrfach beobachteten „pair bonding“ haben (COULSON [12]; LAMPRECHT [22]; MILLS [26]; TRILLMICH [44]; WICKLER [51] u.a.). Wie bedeutsam die Anwesenheit des Männchens ist, zeigt die Tatsache, daß die Weibchen das Brutsystem sofort oder nach einem Regenerationsfraß verlassen, wenn sie nicht in kurzen Intervallen, etwa nach jeweils der Ablage von 6 Eiern, besamt werden (HENNING [19]; NÜSSLIN [29]). Die ständige Anwesenheit des Männchens allein damit zu begründen, das elterliche Investment (BARASH [8]) (Nagen des langen Mutterganges mit Einischen und bis 100 sehr großen Gameten einerseits, Nagen der vergleichsweise kleinen Rammelkammer und winzige Gameten andererseits) wäre sonst zu ungleich, bleibt unbefriedigend. Zutreffender ist wohl, daß das Männchen durch seine Schutzfunktion – Räubern und Parasiten wird der Zugang zum Brutsystem verwehrt, unbemerkt eingedrungene Gegenspieler werden z.T. tödlich verletzt (A. NIEPAGEN, mündl. Mitt.) – den Fortpflanzungserfolg beider Eltern optimiert (PARKER [30]).

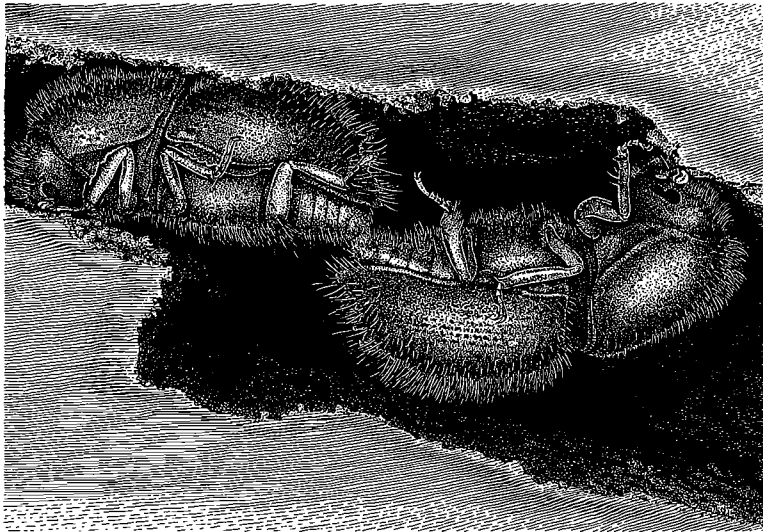


Abb. 1. *Ips typographus*. Kopula, links das Weibchen

Die Aufforderung zur Paarung kann von beiden Partnern ausgehen; durch das Weibchen, indem es das Männchen mit ruckenden, rückwärtsgerichteten Körperbewegungen anstößt; durch das Männchen, indem es den Flügelabsturz des Weibchens mit den Vorderbeinen „betrillert“. Nach dieser vom Männchen oder Weibchen ausgehenden Einleitung dreht sich das Männchen und „betrillert“ nun mit den Hinterbeinen das Abdomen des Weibchens. Vermutlich informieren diese Berührungen das Weibchen über die Körperstellung des Männchens. Denn während des „Betrillerns“ richtet es seinen Körper so aus, daß eine Vereinigung unmittelbar erfolgen kann. Gestützt würde diese Vermutung auch dadurch, daß sich beide Partner nach der Vereinigung ruhig verhalten. Während der Paarung sind die Dorsalseiten der Käfer voneinander abgewandt, die Körperachse bildet

einen stumpfen Winkel (Abb. 1). Nach unterschiedlicher Paarungsdauer (s.o.) trennen sich die Partner, ohne dabei ihre Körperstellung wesentlich zu verändern.

b. Eiablage

Von der Rammelkammer ausgehend, nagt jedes Weibchen in Faserlängsrichtung einen bis zu 15 cm langen Muttergang. Jeweils in der Spitze des Ganges, nach oben oder unten ausgerichtet, wird die neue Einische angelegt. Dabei bilden die Mundwerkzeuge eine funktionale Einheit. Die Oberkiefer schneiden Gewebe ab, das die Unterkiefer bereits erfassen, noch bevor es vollständig abgetrennt ist. Nährstoffreiches Gewebe führen sie in die Mundöffnung, nährstoffarmes formen sie zu einem Krümel. Während beim Kupferstecher das Weibchen alle beim Nagender Nische anfallenden Krümel aus dem Gang heraustransportiert (GRIES [14], [54], [55]), lagert sie das Buchdruckerweibchen in der Gangspitze ab. Mit diesen bereitgelegten Krümeln vermag es nach der Eiablage die Nische sehr rasch zu verschließen.

Nach Fertigstellung der Einische sucht das Weibchen die Rammelkammer auf – dabei kommt es nicht selten zur Paarung mit dem Männchen –, wendet dort, läuft rückwärts zur Einische zurück und legt, anders als von SCHEWERELV ([37]) beschrieben, das Ei unmittelbar in der Nische ab (Abb. 2). Während des Austritts nimmt das Ei an Volumen zu

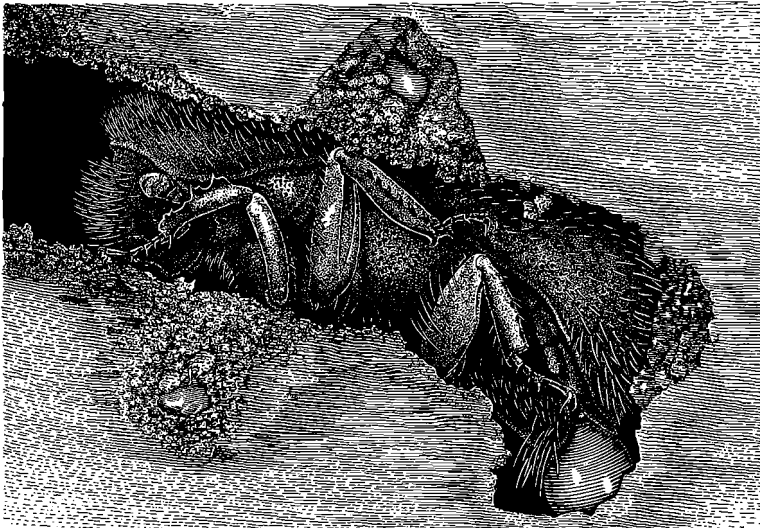


Abb. 2. *Ips typographus*. Eiablage. In der Spitze des Mutterganges: die zum Verschließen der Einische bereitgelegten Krümel

und geht von der zunächst runden in eine elipsoide Form über; die Hinterleibsspitze führt das Ei so, daß es erst nach größtmöglicher Berührungsfläche mit der Nischenwand die Vagina vollständig verläßt. Ohne mehrfach, wie beim Kupferstecher (GRIES [14], [54], [55]), mit der Hinterleibsspitze angedrückt zu werden, bleibt das Ei in der Nische haften.

Nach erneuter Körperdrehung in der Rammelkammer sucht das Weibchen das abgelegte Ei unverzüglich wieder auf. Das nun folgende Verschließen der Nische mit den zuvor bereitgelegten Krümeln (s.o.) — der Transport der Krümel erfolgt mit den Mundwerkzeugen und Vorderbeinen — kann als Gedächtnisleistung (aufgeschobene Handlung) interpretiert werden. Ähnlich der Sandwespe *Ammophila campestris* (BAERENDS [7]) vermag offensichtlich auch das Buchdruckerweibchen einen Arbeitsgang zu beginnen und erst nach einer (wenn auch nur kurzen) Zwischenhandlung, der Eiablage, zu beenden. Im Vergleich zum Kupferstecher erscheint die „Technik“ des Buchdruckers energetisch rationeller. Sie läßt wohl auch eine größere Einischendichte und somit bessere Ausnutzung des Brutssubstrates zu und dürfte im Hinblick auf die im Brutsystem vorhandenen Antagonisten adaptiv sein (GRIES [55]).

Filmbeschreibung

1. Buchdruckermännchen in der Rammelkammer.
2. Das Weibchen (im Muttergang) fordert durch ruckende rückwärts gerichtete Körperbewegungen das Männchen zur Paarung auf. Daraufhin dreht sich das Männchen und „betrillert“ mit den Beinen den Hinterleib des Weibchens. Währenddessen verändert das Weibchen seine Körperstellung so, daß die Vereinigung erfolgen kann. Ca. 30 Sekunden später trennen sich die Partner.
3. Das Männchen fordert das Weibchen zur Paarung auf, indem es dessen Flügelabsturz mit den Vorderbeinen „betrillert“. Dann dreht sich das Männchen und „betrillert“ nun mit den Hinterbeinen das Abdomen des Weibchens. Nachdem das Weibchen seinen Körper entsprechend ausgerichtet hat, folgen die Vereinigung und ca. 10 Sekunden später die Trennung der Partner.
4. An mehreren Einischen vorbei läuft das Buchdruckerweibchen in die Spitze des Mutterganges.
5. Dasselbe Weibchen beim Nagen einer Einische. Mit den Oberkiefern schneidet es Bastgewebe ab, welches die Unterkiefer übernehmen und in die Mundöffnung führen.
6. Abnagen und Fressen von Bastgewebe (s. Nr. 5). Weiteres Bastgewebe, von den Unterkiefern zu einem Krümel geformt, wird in der Gangspitze abgelegt.
7. Das Weibchen läuft rückwärts den Muttergang zurück.
8. Rückwärtslaufend erreicht das Weibchen die Einische, richtet die Hinterleibspitze zur Nische hin aus und legt wenige Sekunden später das Ei ab. Während des Austritts nimmt das Ei an Volumen zu und geht von der zunächst runden in eine elipsoide Form über; die Hinterleibspitze führt das Ei so, daß es erst nach größtmöglicher Berührungsfläche mit der Nischenwand die Vagina vollständig verläßt. Unmittelbar nach der Eiablage läuft das Weibchen den Muttergang zurück.
9. Nach erneuter Körperdrehung in der Rammelkammer (nicht gezeigt) sucht das Weibchen die Nische mit dem soeben abgelegten Ei wieder auf. Mit den Mundwerkzeugen und Vorderbeinen transportiert es die in der Gangspitze bereitgelegten Krümel in die Einische.
10. Die Krümel in der Nische werden mit den Mundwerkzeugen geordnet und fester zusammengedrückt.

11. Die Einische ist vollständig verschlossen, die Gangspitze leergeräumt. Die Krümel werden ein letztes Mal zusammengedrückt und geordnet.
12. Das Weibchen nagt eine weitere, nach oben ausgerichtete Einische.
13. Abgeschnittenes und zu einem Krümel geformtes Bastgewebe wird in der Spitze des Mutterganges abgelegt, daraufhin das Nagen der Einische fortgesetzt.
14. Das Weibchen stellt die nach oben ausgerichtete Einische fertig. Bevor es den Muttergang zurückläuft, drückt es die in der Gangspitze abgelegten Krümel nochmals zusammen.
15. Die Ablage des Eies (vergl. Nr. 8).
16. Mit den Mundwerkzeugen und Vorderbeinen transportiert das Weibchen die Krümel aus der Gangspitze in die Nische und ordnet dort die Krümel.
17. Ordnen der Krümel in der Einische (vergl. Nr. 16).
18. Das Weibchen ordnet die Krümel und drückt sie fester zusammen (vergl. Nr. 17).
19. Das Weibchen nagt eine neue, nach unten ausgerichtete Einische.
20. s. Nr. 19.
21. Die Ablage des Eies (vergl. Nr. 8 und Nr. 15).
22. Das Weibchen sucht die Einische mit dem soeben abgelegten Ei auf, transportiert die in der Gangspitze bereitgelegten Krümel in die Nische und ordnet sie dort.
23. Transport und Ordnen der Krümel (s. Nr. 22).
24. Ordnen der Krümel (s. Nr. 22).
25. Die Einische ist verschlossen. Ein letztes Mal ordnet das Weibchen die Krümel.

Literatur

- [1] ADLUNG, K.G.: Über die Ergebnisse der im Schwarzwald 1958 und 1959 durchgeführten Freilandversuche zur Anlockung von Borkenkäfern mit Lockstoffen. Z. angew. Ent. 45 (1960), 430–435.
- [2] ATKINS, M.D.: Behavioural variation among Scolytids in relation to their habitats. Can. Ent. 98 (1966), 285–288.
- [3] BAKKE, A.: Evidence of a population aggregation pheromone in *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). Contrib. Boyce Thompson Inst. 24 (13) (1970), 309–310.
- [4] BAKKE, A.: Spruce bark beetle, *Ips typographus*: Pheromone production and field response to synthetic pheromones. Naturw. 63 (1976), 92.
- [5] BAKKE, A.: Massenfang des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* (L.) im Rahmen einer integrierten Bekämpfung. Mitt. Ges. allg. angew. Ent. 2 (1981), 339–342.
- [6] BAKKE, A., P. FRØYEN and L. SKATTEBØL: Field response to a new pheromonal compound isolated from *Ips typographus*. Naturw. 64 (1977), 98–99.
- [7] BAERENDS, G.P.: Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jurr. Tijdschr. Entomol. 84 (1939), 68–275.
- [8] BARASH, D.P.: Soziobiologie und Verhalten. Berlin und Hamburg 1980, 338 S.
- [9] BOMBOSCH, S., M. JOHANN and H. RAMISCH: Versuche zur Verbesserung der Fangergebnisse von Borkenkäferfallen. Holzzentralblatt Nr. 129 (1982), 1852–1853.
- [10] BUTOVITSCH, V.: Über die Ökologie und das forstliche Verhalten von *Ips typographus* L. VII. Internationaler Kongreß für Entomologie 1938. 1922–1929.
- [11] CHARARAS, C.: Scolytides des Conifères. Edet. P. LECHEVALIER, Paris 1962, 556 pp.

- [12] COULSON, J.C.: The influence of pair bond and age of the breeding biology of the kittiwake gull *Rissa tridactyla*. *J. Anim. Ecol.* **35** (1966), 269–279.
- [13] DICKENS, I.C.: Olfactory perception of pheromone and host-odour enantiomers by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Ent. exper. appl.* **24** (1978), 336–343.
- [14] GRIES, G.: Ein Beitrag zur Brutbiologie des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L. . Diplomarbeit am Institut f. Forstzool. (Arbeitsgruppe Ethologie) der Univ. Göttingen 1981.
- [15] GRIES, G.: Zur Bedeutung des Reifungsfraßes für die Dispersion des Kupferstechers (*Pityogenes chalcographus* L., Col., Scolytidae) und zum Dispersionsverhalten des Buchdruckers (*Ips typographus* L., Col., Scolytidae). Diss. am Inst. f. Forstzool. Univ. Göttingen 1984.
- [16] GRIES, G.: Zur Frage der Dispersion des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). *Z. angew. Ent.* **99** (1985), 12–20.
- [17] HARTMANN, F.K., und G. JAHN: Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. Stuttgart 1967.
- [18] HENNINGS, C.: Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern. I. *Tomicus typographus* L. . *Naturw. Z. f. Land- und Forstwirtschaft.* 5. Jg. (1907), 66–77 u. 97–125.
- [19] HENNINGS, C.: Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern. II. Das Befruchtungsbedürfnis der Weibchen. *Naturw. Z. f. Land- und Forstwirtschaft.* 5. Jg. (1907), 602–608.
- [20] KANGAS, E.: Über die in der Orientierungsphase der Borkenkäfer auftretende Prinzipien. *Z. angew. Ent.* **77** (1977), 317–325.
- [21] KRAWIELITZKI, S., D. KLIMETZEK, A. BAAKE, I.P. VITÉ and K. MORI: Field and laboratory response of *Ips typographus* to optically pure pheromonal components. *Z. angew. Ent.* **83** (1977), 300–302.
- [22] LAMPRECHT, J.: Mechanismen des Paarzusammenhaltes beim Cichliden *Tilapia mariae*. *Z. Tierpsychol.* **32** (1973), 10–61.
- [23] MERKER, E.: Zur Biologie der Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer. *Archiv d. wissenschaftlichen Ges. f. Land- und Forstwirtschaft*; Nr. 1, (1949).
- [24] MERKER, E.: Der Massenwechsel des großen Fichtenborkenkäfers (*Ips typographus* L.) und seine Abhängigkeit vom Standort. *Beitr. z. Ent.* **5** (1955), 245–275.
- [25] MERKER, E.: Die ökologischen Ursachen der Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers in Südwestdeutschland, Freiburg/Brsg. (1957), 140 S.
- [26] MILLS, J.A.: The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the Red-billed Gull. *J. anim. Ecol.* **42** (1973), 147–162.
- [27] NEUMANN, M.: Waldbauliche Untersuchungen im Urwald Rothwald/Niederösterreich und im Urwald Corkova Uvala/Kroatien. Institut f. Waldbau, Universität f. Bodenkultur, Wien 1978.
- [28] NIEMEYER, H., TH. SCHRÖDER und G. WATZEK: Eine neue Lockstoff-Falle zur Bekämpfung von rinden- und holzbrütenden Borkenkäfern. *Der Forst- und Holzwirt*, 38J., Nr. 5 (1983), 105–112.
- [29] NÜSSLIN, D.: Einmalige oder wiederholte Begattung bei Borkenkäfern, insbesondere bei *Ips typographus* L. . *Naturw. Z. f. Land- und Forstwirtschaft.* 5. Jg. (1907), 600–613.
- [30] PARKER, G.A.: Evolution of competitive mate searching. *Ann. Rev. Entomol.* **23** (1978), 173–196.
- [31] POSTNER, M.: Scolytidae, Borkenkäfer. In SCHWENKE, W.: *Die Forstschädlinge Europas*, 2. Bd. Käfer (1974), 334–482.

- [32] RUDINSKY, I.A.: Ecology of Scolytidae. *Ann. Rev. Ent.* 7 (1962), 317–325.
- [33] RUDINSKY, I.A., V. NOVAK and P. SVIHRA: Attraction of the bark beetle *Ips typographus* L. to terpenes and a male-produced pheromone. *Z. angew. Ent.* 67 (1971), 179–188.
- [34] SAUERWEIN, P.: Untersuchungen zur Wirksamkeit von Pheromonfallen in der Überwachung und Bekämpfung der „Buchdrucker“ *Ips typographus* und *Ips amitinus*. Diss. (FZI), Forstwiss. Fak. Univ. Freiburg/Br., 124 pp. Hochschulsammlung Naturwissenschaft. Biologie, Bd. 13 (1981).
- [35] SCHÄFER, H.: Ethophysiologische Untersuchungen über das optische Sinnesvermögen des rindenbrütenden Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera: Scolytidae) unter besonderer Berücksichtigung farbreizspezifischer Spontantendenzen. Diss. am Inst. f. Forstzool. Univ. Göttingen, 1984.
- [36] SCHEDL, K.E.: Breeding habits of arboricole insects in Central Africa. *Verh. 10. Internat. Kongr. Ent. (Wien)* 1 (1958), 183–197.
- [37] SCHEWYREUV: L'énigme des Scolytiens (russisch) (1905); zitiert in [18], [19].
- [38] SCHLYTER, F., and J. CEDERHOLM: Separation of the sexes of living spruce bark beetles *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytidae). *Z. angew. Ent.* 92 (1981), 42–47.
- [39] SCHWERDTFEGGER, F.: Voraussetzungen für die Infektion von Fichten durch *Ips typographus* L. . *Internat. Kongr. d. forstl. Versuchsanstalten. Rom* 1954, 711–717.
- [40] SCHWERDTFEGGER, F.: Pathogenese der Borkenkäfer – Epidemie 1946–1950 in Nordwestdeutschland. *Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen* 13/14 (1955), 1–135.
- [41] SCHIMITSCHEK, E.: Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald, Teil I. *Z. angew. Ent.* 34 (1952), 178–215.
- [42] SOUTHWOOD, T.R.E.: Migration – an evolutionary necessity for denizens of temporary habitats. *Proc. Internat. Congr. Ent., 11th, Vienna* 1960.
- [43] THALENHORST, W.: Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. . *Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen* 21 (1958), 1–126.
- [44] TRILLMICH, F.: Spatial proximity and mate specific behaviour in a flock of Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*, Aves, Psittacidae). *Z. Tierpsychol.* 41 (1976), 307–331.
- [45] VITÉ, J.P.: Ist die vorbeugende Begiftung von Fangbäumen zweckmäßig? *AFZ.* 20 (1965), 438–439.
- [46] VITÉ, J.P.: Insektenhormone im Waldschutz: Erreichtes und Erreichbares. *Biologie in unserer Zeit*, 8. Jg., 4 (1978), 112–119.
- [47] VITÉ, J.P.: Forschungsberichte 1980, Schwerpunkt: Borkenkäferpheromone. *Freiburger Waldschutz – Abhandlungen* Bd. 3, daraus: Anwendung von Pheromonen gegen Buchdrucker, 129–162.
- [48] VITÉ, J.P., A. BAKKE and J.A.A. RENWICK: Pheromones in *Ips* (Coleoptera: Scolytidae): Occurrence and Production, *Can. Ent.* 104, 12 (1972), 1967–1975.
- [49] VITÉ, J.P., and P. SAUERWEIN: Zum Einsatz von Lockstoff-Fallen gegen Borkenkäfer. *Gesunde Pflanzen* 31 (1979), 213–217.
- [50] WELLENSTEIN, G.: Die große Borkenkäferkalamität in Südwestdeutschland 1944–1951. *Ringingen: Selbstverlag Forstschutzstelle* (1954), 7–164.
- [51] WICKLER, W.: The ethological analysis of attachment. Sociometric, motivational and sociophysiological aspects. *Z. Tierpsychol.* 42 (1976), 12–28.
- [52] WOOD, D.L.: The role of pheromones, kairomones and allomones in the first selection and colonisation behavior of bark beetles. *Ann. Rev. Ent.* 27 (1982), 411–446.

- [53] ZWÖLFER, H.: Mechanismen und Ergebnisse der Co-Evolution von phytophagen und entomophagen Insekten und höheren Pflanzen. Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, 2. 20. Phylogenetisches Symposium: Coevolution 1978, 8–50.

Filmveröffentlichungen

- [54] GRIES, G., und INST. WISS. FILM: *Pityogenes chalcographus* (Ipidae) – Lebenszyklus. Film E 2564 des IWF, Göttingen 1981. Publikation von G. GRIES, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 30/E 2564 (1981), 12 S.
- [55] GRIES, G., und INST. WISS. FILM: Brutbiologie von Kupferstecher und Buchdrucker. Film C 1450 des IWF, Göttingen 1983. Publikation von G. GRIES, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 16, Nr. 16/C 1450 (1983), 15 S.

Abbildungsnachweis

Abb. 1 u. 2: Zeichnung W. TAMBOUR.