

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 16 · NUMMER 16 · 1983

FILM C 1450

**Brutbiologie von Kupferstecher
und Buchdrucker**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Tonfilm, (Komm., deutsch oder engl.), 16 mm, farbig, 246 m, 22½ min (24 B/s). Hergestellt 1979–1982, veröffentlicht 1983.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus der Arbeitsgruppe Ethologie am Institut für Forstzoologie der Universität Göttingen, 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: 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.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

G. GRIES, Institut für Standortlehre und Waldhygiene, Abteilung für Forstzoologie, Arbeitsgruppe Ethologie, Büsgenweg, 3400 Göttingen.

Danksagung:

Besonderer Dank gilt Herrn Privatdozent Dr. W. SANDERS, meinem Doktorvater, für wertvolle Anregungen; den Mitarbeitern des IWF, Herrn BERTRAM, Herrn Dr. HAARHAUS und Herrn WITTMANN für vorbildliche Zusammenarbeit.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände 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

FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

GERHARD GRIES, Göttingen, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1450

Brutbiologie von Kupferstecher und Buchdrucker

Verfasser der Publikation: GERHARD GRIES

Inhalt des Films:

Brutbiologie von Kupferstecher und Buchdrucker. Die Fortpflanzungsbiologie der Fichtenwald bewohnenden Borkenkäfer Buchdrucker (*Ips typographus* L.) und Kupferstecher (*Pityogenes chalcographus* L.) wird detailliert, z.T. in Zeitraffung dargestellt; u.a.: das Einbohren der Männchen, die Anlage des Begattungsraumes, Paarungen, das Entstehen der Muttergänge und Einischen, Eiablagen, Bohrmehltransport, Larvenentwicklung, Puppenstadium und das Verlassen der Rinde. Darüberhinaus werden Befallsherde und Schadbilder im Freiland vorgestellt sowie die Bedeutung der Käfer im natürlichen Fichtenwald und Wirtschaftswald angesprochen. Am Beispiel des Ameisenbunkkäfers (*Thanasimus formicarius* L.) wird der Einfluß räuberischer Gegenspieler erläutert.

Summary of the Film:

Breeding Biology of *Ips typographus* L. and *Pityogenes chalcographus* L. The biological propagation of the *Ips typographus* L. and the *Pityogenes chalcographus* L. in the pine forest is shown in detail in part in time compression among others the boring action of the male, the preparation of the mating place, mating, creation of the female's passage and egg niches, egg laying, transportation of boring dust, larvae development, pupa stage and leaving the bark. In addition places attacked by the insect and damage in the open are shown as well as the significance of the beetle in natural pine woods and commercial forests. The influence of preying opponents is shown on the *Thanasimus formicarius* L.

Résumé du Film:

Biologie de couvée des bostryches chalcographe et typographe. La biologie de reproduction du bostryche typographe (*Ips typographus* L.) et du bostryche chalcographe (*Pityogenes chalcographus* L.) qui habitent la forêt de pins, est présentée en détail, partiellement en accéléré; entre autres: enfoncement des mâles dans le bois, préparation de la chambre nuptiale, accouplements, formation de galeries pour les mères et des niches pour les œufs, la ponte des œufs, le développement des larves, le transport de la poussière de forage, le stade de nymphe et la sortie de l'écorce. Des colonies dévastatrices et les dommages qu'elles causent sont en outre montrés en extérieur, et l'importance des coléoptères dans la forêt de pins naturelle et la forêt cultivée est abordée. L'influence d'adversaires rapaces est expliquée avec l'exemple du coléoptère fourmilier (*Thanasimus formicarius* L.).

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Familie der Borkenkäfer (Ipidae) ist stammesgeschichtlich noch sehr jung, hat sich aber ernährungsphysiologisch bereits stark spezialisiert (ZWÖLFER [43]). Die in Europa vorkommenden Arten werden im wesentlichen in Rindenbrüter und Holzbrüter unterschieden (SCHEDL [28]). Letztgenannte legen ihre Brutsysteme im Holzkörper an. Imagines und Larven dieser Arten ernähren sich ausschließlich vom Mycel der die Gangwände auskleidenden Pilze.

Buchdrucker (*Ips typographus* L.) und Kupferstecher (*Pityogenes chalcographus* L.) gehören zur Gruppe der Rindenbrüter. Ihre Brutsysteme entstehen in der Bast-schicht der Bäume. Auch die der Ernährung dienende Substanz wird ausschließlich dem Rindengewebe entnommen. Beide Käfer befallen vornehmlich die Fichte (*P. abies*), wobei der Buchdrucker die dickborkigen Stämme der höheren Altersklassen bevorzugt (BUTOVITSCH [8]).

In der Lebensgemeinschaft des natürlichen Fichtenwaldes besetzen diese beiden Rindenbrüter ähnliche ökologische Nischen. Dies ergibt sich aus den Ansprüchen an das Brutmaterial. So finden sie 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 die Wurzeln somit nur noch unzureichend mit Assimilaten versorgt werden.

Buchdrucker und Kupferstecher fördern somit durch ihre Fraßtätigkeit als Wegbereiter die Remineralisierung toter organischer Substanz (SCHIMITSCHEK [33]). In der Terminal- und Zerfallsphase des Bestandes leisten sie durch den Befall der (alters-) physiologisch geschwächten Bäume einen Beitrag zur Auflichtung des Kronendaches (NEUMANN [20]). Dies ist eine wichtige Voraussetzung für die Naturverjüngung, die Regeneration des Waldes.

Autochthoner Fichtenwald stockt in Mitteleuropa mit wenigen Ausnahmen in Höhenlagen oberhalb 700 m (HARTMANN und JAHN [12]). Schnellwüchsigkeit und hoher Massenertrag der Fichte führten dazu, daß sie heute weit außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes angebaut und nachhaltig bewirtschaftet wird.

Als treueste Begleiter der Fichte (MERKER [19]) sind Buchdrucker (und auch Kupferstecher) in die für sie günstigeren Klimate gefolgt. Hier ermöglichen höhere Temperaturen eine schnellere Entwicklung der Käfer (SCHWERDTFEGER [31]) und damit meist 2 Generationen im Jahr (MERKER [17]). Auch die Palette der Brutmöglichkeiten ist im Wirtschaftswald in der Regel erweitert (Durchforstungsrückstände, unentrindetes, waldlagerndes Holz, Schlagabraum u.a.) (VITÉ und SAUERWEIN [40]). Unter den Faktoren, welche die Populationsdichte und somit die Schadwirkung der Käfer, vornehmlich die des Buchdruckers, 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 [19]; SCHWERDTFEGER [32]; THALENHORST [35]). 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 [23]). So mußten in den Jahren 1944–1951 etwa 30 Millionen m³ Fichte eingeschlagen werden, die vom Buchdrucker befallen waren (WELLENSTEIN [41]), 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. ([39]) BAKKE et al. [4], [6], KRAWIELITZKI et al. ([16]) haben das Pheromon des Buchdruckers entschlüsselt – konnten z.T. große Käfermengen gefangen werden, in Norwegen 1978/79 2,9 Billionen Buchdrucker in 600 000 Fällen [5]. Obgleich die Effektivität dieser Verfahren offenbar zunehmend gesteigert wird (BOMBOSCH et al. [7], NIEMEYER et al. [21]), läßt sich ihr Einfluß auf die Populationsdynamik der Käfer bisher nur schwer einschätzen (SAUERWEIN [26]). Ein Bekämpfungserfolg wird wahrscheinlich, wenngleich nicht direkt nachweisbar, sobald hohe Fangleistungen mit geringerem Schaden zusammentreffen (VITÉ [38]).

Brutprozeß

In Anlehnung an WOOD ([42]) läßt sich der Brutprozeß in mehrere Phasen einteilen:

1. Dispersionsphase
2. Angriffsphase
3. Gründung der Nachkommenschaft

1. Dispersionsphase

Buchdrucker und Kupferstecher sind Bewohner temporärer Habitate. Es ist deshalb im Verlauf des Lebens eine Dispersionsphase erforderlich (ATKINS [2]; SOUTHWOOD [34]), die der Ausbreitung der Art und dem Auffinden neuer Habitate, neuer Wirtsbäume dient (RUDINSKY [24]). 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 [15]). Auch die Möglichkeit, Populationslockstoffe zu produzieren, ist von einem bestimmten physiologischen Zustand des Wirtes abhängig (VITÉ [37]). 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 [43]), haben offenbar auch diese beiden Käfer „gelernt“, den Gesundheitszustand der Pflanzen über deren Bukett zu diagnostizieren und das volatile Stoffgemisch physiologisch geschwächer Fichten als attraktiv zu empfinden. Die anlockende Wirkung der von solchen Bäumen ausgehenden flüchtigen Substanzen ist untersucht (ADLUNG [1]; CHARARAS [9]; DICKENS [10]; RUDINSKY et al. [25]). Schließlich beruht auch das seit 1780 forstübliche Fangbaumverfahren zur Bekämpfung des Buchdruckers primär auf der Lockwirkung pflanzenbürtiger Duftstoffe.

Entgegen bisheriger Vermutung scheinen bei der Wirtsfindung nicht nur olfaktorische, sondern auch farbliche Signale bedeutsam zu sein. So konnte SCHÄFER [27] das Farbsehvermögen des Kupferstechers nachweisen. Auch wenn die ökologische Bedeutung diese Phänomens noch weitgehend ungeklärt ist, ist doch kaum anzunehmen, daß ein derart komplizierter physiologischer Vorgang elvolviert 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 (SCHWERTFEGER [31]). Das Bukett gesunder, voll turgeszenter Bäume – es besteht eine Beziehung zwischen Wasserbilanz, Turgor, Harzdruck und Widerstandskraft der Bäume gegenüber Borkenkäferangriffen (MERKER [18]) – 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 an. Bei ihrer Fraßtätigkeit produzieren sie Populationslockstoffe (s. 1.) (BAKKE [3], VITÉ [36]), welche, mit der Defäkation freigesetzt, den verstärkten Anflug schwärmender Männchen und Weibchen bedingen.

3. Gründung der Nachkommenschaft

a. Paarung

Im Brutsystem des Buchdruckers finden sich durchschnittlich 2 Weibchen, in dem des Kupferstechers 5–6. Beim Kupferstecher genügt eine Begattung – Dauer jeder Paarung 2–3 Minuten –, um sämtliche vom Weibchen abzulegenden Eier zu befruchten (SCHWERTFEGER [30]). Dennoch wird wiederholt kopuliert. Auch beim Buchdrucker kopulieren die gleichen Partner mehrfach (SCHEWYREUV [29]), obwohl eine Ergänzung der Samenvorräte des Weibchens offenbar nicht erforderlich ist (NÜSSLIN [22]).

Im Gegensatz zum Kupferstecher unterbrechen die Weibchen des Buchdruckers ihr Brutgeschäft, wenn sie nicht in kurzen Intervallen, etwa nach der Ablage von 6 Eiern, erneut begattet werden (HENNIGS [14]). Sie machen dann einen Regenerationsfraß und/oder verlassen das Brutsystem (NÜSSLIN [22]).

b. Eiablage

Ausgehend vom Begattungsraum nagen die Weibchen ihre Muttergänge, wobei die Anordnung, Anzahl, Länge und Breite der Gänge den Brutbildern arttypisches Aussehen verleihen. Bei der Anlage der Einische, jeweils in der Gangspitze, ergeben sich interessante, arttypische Unterschiede. Die beim Nagen der Nische anfallenden Krümel transportiert das Kupferstecherweibchen aus dem Gang heraus, beim Buchdrucker werden sie in der Gangspitze abgelegt. Anders als bei SCHEWYREUV ([29]) beschrieben, legen die Weibchen beider Arten das Ei unmittelbar in die Nische (GRIES [11], [44]). Zum Zustopfen der Einische verwendet das Buchdruckerweibchen nun die Krümel, die es in der Gangspitze bereitgelegt hat. Im Gegensatz zum Kupferstecher erfolgt das Verschließen der Nische daher sehr schnell.

Bei vergleichender Betrachtung erscheint die „Technik“ des Buchdruckers energetisch rationaler. Sie läßt wohl auch eine größere Einischendichte und somit bessere Ausnutzung des Brutsstrats zu und dürfte im Hinblick auf die im Brutsystem vorhandenen Antagonisten adaptiv sein.

c. Postembryonale Entwicklung

Nach Abschluß der Embryonalentwicklung zerbeißt die Eilarve das Chorion und nimmt ihre Fraßfähigkeit auf. Im Gegensatz zur Imago frißt sich die Larve regelrecht durch das Substrat hindurch. Das sich hinter ihr ansammelnde Material besteht daher ausschließlich aus Faeces. Die Larvengänge entstehen mehr oder minder senkrecht zum Muttergang. Sie enden in einer Erweiterung, der sog. Puppenwiege. Hier erfolgen die Puppen- und Imaginalhäutung. Nach Beendigung des sich anschließenden Reifungsfraßes ist das alte Brutsubstrat häufig nur noch wenig für erneute Besiedlung geeignet (temporäres Habitat). Meist müssen deshalb neue Wirtsbäume aufgesucht werden. Dazu dient ein mehr oder minder ausgedehnter Dispersionsflug.

Erläuterungen zum Film

Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Der Fichtenwald ist Lebensraum von Buchdrucker und Kupferstecher. Die Fichte bietet ihnen Versteck, Nahrung und Substrat zur Fortpflanzung.

Die Wahl des geeigneten Wirtsbaumes obliegt den Männchen. Ein hochentwickeltes Suchvermögen befähigt sie, disponierte Bäume aufzufinden.

In der Regel sind diese Stämme bereits durch äußere Einwirkungen – wie Wind oder Schnee – geschädigt. Dicke Stämme werden von beiden Käfern befallen, wobei der Buchdrucker die unteren Regionen besiedelt, während der Kupferstecher den dünnrindigen Kronenbereich bevorzugt.

Dieses Kupferstechermännchen hat einen bruttauglichen Wirtsbaum gefunden.

Der ca. 2 mm große Käfer sucht nun eine günstige Stelle zum Einbohren.

In dieser Phase ist der Kupferstecher durch Räuber, wie zum Beispiel den Ameisenbuntkäfer, besonders gefährdet.

Der erbeutete Kupferstecher wird gefressen.

Auch der Buchdrucker gehört zum Beutespektrum des Ameisenbuntkäfers.

Der energetische Aufwand, einen Buchdrucker zu überwältigen, ist jedoch wesentlich größer.

Der Buntkäfer dreht den Buchdrucker in die Rückenlage, beißt ihm die Beine ab und macht ihn dadurch nahezu wehrlos. Ausgehöhlt fällt die Vorderbrust ab.

Die wirtschaftliche Bedeutung der Räuber als Vertilger forstlicher Schadinsekten bleibt jedoch unerheblich. Nur wenige Prozent einer Borkenkäferpopulation werden von ihnen erbeutet.

Die Mehrzahl der Käfer – hier zwei Kupferstecher – entgeht den Räufern.

Das Männchen bohrt sich in die Rinde ein und schafft anfallende Krümel – das Bohrmehl – nach außen.

In der Bastschicht des Baumes legt das polygame Männchen einen Begattungsraum – die Rammelkammer – an. Dieser Vorgang – hier stark zeitgerafft – dauert mehrere Tage.

Nach Fertigstellung der Rammelkammer verschließt das Männchen den Eingang mit seinem Hinterleib.

Lockstoffhaltige Bastkrümel kennzeichnen dem Weibchen die Eingangspforte. Es versucht, in die Rammelkammer vorzudringen.

Das Männchen leistet von innen jeweils so heftig Widerstand, daß nur kräftige Weibchen einzudringen vermögen. Diese „Qualitätskontrolle“ scheint dazu beizutragen, daß sich vornehmlich vitale Partner fortpflanzen.

Wiederholungen dieses Ablaufs dienen wahrscheinlich dazu, Verhaltensweisen von Männchen und Weibchen aufeinander abzustimmen.

Nach dem Eindringen des ersten Weibchens wird der Eingang erneut verschlossen.

Ein weiteres Weibchen erscheint. Es bahnt sich den Weg zur Eingangspforte und dringt ebenfalls gegen den Widerstand des Männchens in die Rammelkammer ein.

Die bei der Nagetätigkeit der Weibchen angefallenen Krümel werden vom Männchen übernommen und durch scharrende Bewegungen der Beine nach außen geführt.

Zur Einleitung der Kopula reibt das Männchen den Kopf am Hinterleib des Weibchens.

Bei suchenden Bewegungen des Hinterleibes betrillert es ausdauernd den weiblichen Abdominalbereich.

Erst als das Weibchen seine Körperstellung entsprechend verändert, kann die Vereinigung erfolgen. Außerhalb der Vagina schwillt ein Teil des männlichen Kopulationsorgans rhythmisch an. Zur Beendigung der Kopula zieht das Männchen das Weibchen an sich heran, streckt den Kopf weit vor und trennt sich vom Weibchen.

Ausgehend von der Rammelkammer fressen die Weibchen – hier zeitgerafft dargestellt – die Muttergänge. Jeweils an der Spitze des Ganges entstehen die Einischen, die nach rechts oder links angelegt werden. Die Anzahl der Muttergänge entspricht der Zahl der fressenden Weibchen.

Ein Weibchen läuft an drei Einischen vorbei in die Spitze des Mutterganges und beginnt zu nagen. Mit den kräftigen Mandibeln trennt es von der Rinde Gewebe ab und frißt es. Das Weibchen legt an der Spitze des Ganges eine Einische an. Zu Krümeln geformtes Material wird am Körper vorbeigeführt und mit Hilfe des Flügelabsturzes im Muttergang zurückgeschoben.

Das Männchen beteiligt sich an der Reinigung des Brutsystems. Es übernimmt die Krümel und befördert sie aus dem Gang.

Die Einische wird fertiggestellt. Zur Eiablage muß das Weibchen die Nische rückwärts aufsuchen können. Angesammelte Krümel werden deshalb erneut aus dem Gang transportiert.

Die Ablage des Eies.

Nach erneuter Körperdrehung in der Rammelkammer sucht das Weibchen das abgelegte Ei unverzüglich wieder auf. Es nagt nun Krümel, die ausschließlich für das Verschließen der Einische bestimmt sind. Die Krümel werden mit Hilfe der Mundwerkzeuge geformt und in der Nische abgelegt. In unregelmäßigen Abständen ordnet das Kupferstecherweibchen die Krümel.

Der etwa 5 mm große Buchdrucker bevorzugt dickborkige Rinde. Wie der Kupferstecher legt auch er seine Brutsysteme in der Bastschicht an.

Zur Paarung sucht das Weibchen die Rammelkammer auf. Der Bewegungsablauf bei der Paarung entspricht dem des Kupferstechers. Auch beim Buchdrucker kopulieren die gleichen Partner mehrfach. Die Kopulationsdauer ist jedoch kürzer.

Nochmals die einzelnen Phasen: Betrillern des weiblichen Hinterleibes, Vereinigung und Trennung der Partner. Das Weibchen hat eine neue Einische fertiggestellt und sucht sie zur Eiablage rückwärts laufend auf.

Zum Verschließen der Nische verwendet das Weibchen Krümel, die es zu diesem Zweck in der Spitze des Ganges bereitgelegt hat.

Eine weitere Einische entsteht. Mit den kräftigen Mandibeln schneidet das Weibchen Bastgewebe ab. Das abgeschnittene Gewebe wird jeweils von den Unterkiefern zu einem Krümel geformt und in der Gangspitze abgelegt. Ober- und Unterkiefer bilden bei der Nagetätigkeit eine funktionale Einheit. Die Oberkiefer schneiden Gewebe ab, die Unterkiefer übernehmen es. Die Einische wird fertiggestellt. Die Eiablage kann erfolgen.

Da die Krümel schon bereitliegen, kann das Weibchen die Nische sehr schnell verschließen. Der Transport der Krümel erfolgt dabei mit den Mundwerkzeugen und Vorderbeinen.

Das Anlegen und das Zustopfen der Einische erinnern an das Phänomen der „aufgeschobenen Handlung“: Es werden Krümel bereitgelegt, die erst nach einer Zwischenhandlung – der Eiablage – verarbeitet werden.

Eine Eiablage des Kupferstechers verdeutlicht nochmals die Unterschiede zum Buchdrucker. Im Verhältnis zum Körpervolumen ist das Ei des Kupferstechers sehr groß. Es wird nach dem Ablegen mehrfach mit der Hinterleibspitze angedrückt. Zum Verschließen der Einische sind keine Krümel bereitgelegt. Erst jetzt schneidet das Weibchen aus der Gangspitze Gewebe ab, formt es zu Krümeln und lagert sie einzeln in der Nische ab. Das Zustopfen dauert dementsprechend länger.

Die Embryonalentwicklung ist unter günstigen Bedingungen nach ca. 5 Tagen abgeschlossen. Die Eilarve zerbeißt die Eihaut und beginnt zu fressen.

Die Larvengänge entstehen – zeitgerafft dargestellt – etwa senkrecht zum Muttergang. Sie zeigen einen geschlängelten Verlauf, überschneiden sich aber nur selten.

Die Larven entwickeln sich sehr schnell, da sie ständig fressen.

Die Larvengänge enden in einer Erweiterung, der Puppenwiege. Nach einer Vorpuppenphase – hier die Larve rechts – erfolgt die Verpuppung. Während der Puppenruhe erhalten imaginale Teile ihre endgültige Ausgestaltung, gut sichtbar im Bereich des Kopfes.

Mit dem Schlüpfen der Imago ist die Jugendentwicklung abgeschlossen.

Von der Puppenwiege ausgehend hat der Käfer einen Reifungsfraß durchgeführt. Er ist so geschlechtsreif und flugfähig geworden. Jetzt nagt er eine Öffnung, um die Rinde zu verlassen. Der erste Versuch abzufliegen, mißlingt. Für einen weiteren Startversuch werden die Unterflügel wieder sorgfältig gefaltet.

Der Käfer wird nun besonders in jüngeren Beständen neue Brutbäume suchen. Diese sind in der Regel physiologisch geschwächt. Durch seine Fraßtätigkeit vermag er geschwächte Bäume abzutöten, in bereits abgestorbene liefert er – zusammen mit anderen Insekten – erste Beiträge zur Zersetzung der Bastschicht.

Auch das bei Durchforstungen anfallende nicht verwertete Material, dessen Aufarbeitung aus wirtschaftlichen Gründen unterbleibt, wird befallen.

Der Buchdrucker besetzt eine ähnliche ökologische Nische. Er bevorzugt jedoch Stämme der höheren Altersklassen, vornehmlich solche an warmen, sonnigen Bestandsrändern. Die dickere Rinde dieser Stämme sagt ihm als Brutssubstrat besonders zu.

Lagerndes Holz, das vom Käufer nicht rechtzeitig abgefahren wird, bietet ebenfalls ideale Vermehrungsmöglichkeiten.

Der Forstmann schneidet ein Rindenstück heraus und löst es vom Holzkörper. Die Rinde ist von Buchdruckern dicht besiedelt.

Typisch für das Fraßbild: Die in der Rinde verborgene Rammelkammer, längs der Faser verlaufende Muttergänge, sowie kurze, geschlängelte Larvengänge.

Ein Befallsherd des Buchdruckers. Die Fraßgänge der Imagines und Larven haben Leitungsbahnen im Phloem unterbrochen und durch den starken Befall die Fichten vorzeitig absterben lassen.

Ein Befall im Bestand macht den Einschlag der Käferstämme erforderlich. Dadurch wird das Bestandsgefüge zerstört und so der verbleibende Bestand durch abiotische Einflüsse – wie zum Beispiel Wind – gefährdet.

Auch im natürlichen Fichtenwald gibt es Befallsherde. Hier wird der Befallsherd zum Ausgangspunkt der Naturverjüngung, eine Regenerationsquelle des Waldes.

English Version of the Spoken Commentary

The spruce forest is the environment of the typographus and chalcographus beetles. Spruce trees provide them with hiding places, food and a substrate for reproduction.

The choice of a suitable host-tree is the task of the male. A highly developed searching ability enables them to find suitable trees.

Normally these trunks are already damaged by external influences, such as wind or snow. Thick trunks are attacked by both species: the typographus beetle colonizes the lower regions, whereas the chalcographus beetle prefers the crown region with its thinner bark.

This chalcographus male has found a tree suitable for breeding.

The roughly 2 mm large beetle is now searching for a favourable place for boring.

In this phase the chalcographus beetle is especially vulnerable to predators, for example the thanasimus beetle.

The captured chalcographus beetle is eaten.

The typographus beetle also belongs to the prey spectrum of the thanasimus beetle.

The energy expenditure needed to overwhelm a typographus beetle is, however, much greater.

The thanasimus turns the typographus beetle over on its back, bites off its legs and thus makes it nearly defenceless. The empty prothorax falls off.

The economic importance of the predators as exterminators of forest insect pests remains, however, irrelevant. Merely a few percent of a bark beetle population is captured by them.

The majority of the beetles – here two chalcographus beetles – escape the predators.

The male bores into the bark and carries accumulating debris – the boring dust – out of the hole.

The polygamous male prepares a mating chamber in the phloem of the trunk. This procedure – shown here in time lapse photography – takes several days.

After completing the mating chamber, the male closes the entrance with his abdomen.

Pheromone-containing phloem crumbs mark the entrance for the female, which attempts to enter the mating chamber.

The male resists so strongly that only powerful females can force their way in. This "quality control" appears to help ensure that primarily vital partners reproduce.

Repetition of this procedure probably serves to harmonize the behaviour of the male and female.

Following the forced entry of the first female, the entrance is again blocked.

Another female appears. She makes her way to the entrance. She also forces her way into the mating chamber against the resistance of the male.

The crumbs accumulating through the gnawing of the female are taken over by the male and pushed out of the tunnel with scraping movements of his legs.

To initiate copulation, the male rubs his head on the abdomen of the female.

While searching for the end of the female abdomen with his posterior end, the male touches her abdomen repeatedly with his legs.

Only when the female orients her body suitably can copulation take place. Outside the vagina a part of the male's copulation organ swells rhythmically. To end the copulation the male pulls the female towards him, stretches his head far forward and then separates from the female.

Starting from the mating chamber, the females bore the side galleries – here shown in time lapse photography. At the end of each gallery, the egg-niches are hollowed out. They extend to the right or left. The number of side galleries corresponds to the number of tunneling females. A female passes three egg-niches on her way to the end of the main gallery and begins to gnaw. With her powerful mandibles she separates tissue from the bark and eats it. The female prepares an egg-niche at the end of the gallery. Material which has been shaped into crumbs is slid along the body and pushed further back along the gallery with the help of the flattened tips of her elytras.

The male participates in the cleaning of the brood system. He receives the crumbs and removes them from the gallery.

The egg-niche is completed. To lay the eggs, the female must back into the niche. Accumulated crumbs are, therefore, again transported out of the gallery.

The egg is laid.

Having turned around in the mating chamber, the female returns immediately to the egg. It now chews crumbs that are only to be used for closing the egg-niche. The crumbs are formed with the mouth parts and placed in the niche. At irregular intervals the chalcographus female rearranges the crumbs.

The roughly 5 mm long typographus beetle prefers thick bark. Like the chalcographus beetle, it also locates its brood system in the phloem.

The female returns to the mating chamber for pairing. The sequence of movements in copulation is equivalent to that of the chalcographus beetle. The same typographus partners also copulate several times. However copulation doesn't last as long. Again, the individual phases. Repeated touching of the female's abdomen – union, and separation of the mates.

The female has completed a new egg-niche and backs up to it to lay her egg.

To close the niche, the female uses crumbs of wood, which she has already placed at the end of the gallery for this purpose.

A further egg-niche is begun. The female cuts the phloem tissue with her powerful mandibles. Each cut-off piece of tissue is shaped into a crump with the maxilla, and placed at the end of the gallery.

Mandibles and maxilla form a functional unit for gnawing. The mandibles cut off the tissue, the maxilla receive it. The egg-niche is completed. Now egg-laying can take place.

Since the crumbs are already available, the female can close the niche very quickly. The crumbs are transported with the mouth parts and front legs.

The preparation and closure of the egg-niches illustrates the phenomenon of a "delayed

action”: crumbs are prepared which will not be used before an intermediate action – egg laying – is completed.

Another look at the oviposition of the chalcographus beetle makes the difference to the typographus beetle more clear.

In relation to its body volume, the chalcographus egg is very large. After being deposited, it is pressed down several times with the tip of the abdomen. No crumbs have been prepared to close the egg-niche. The female now cuts tissue from the end of the gallery, shapes into crumbs and places each piece in the niche separately. The closure, therefore, takes longer. Under favourable conditions, the embryonic development is concluded within about 5 days. The larva in the egg bites through the egg-skin and begins to feed.

The larval galleries arise – as shown here in time lapse photography – roughly perpendicular to the main gallery. Their paths are curved, but seldom cross one another.

Since they eat continually, the larvae develop very rapidly.

The larval galleries widen at their end forming the pupal cell. After a prepupal stage – here, the larva on the right – pupitation occurs. During the pupitation the structures of the imago attain their final form. This is clearly visible in the head region.

The hatching of the imago ends its juvenile development.

Beginning in the pupal cell, the beetle has now completed the feeding necessary for maturation. It is sexually mature and able to fly. Now it gnaws an opening for leaving the bark. The first attempt at flying is unsuccessful. Before a further attempt is made, the wings are carefully folded.

The beetle will now search for new breeding trees – especially in younger stands. Chosen trees are usually physiologically weak. Through its feeding it can kill weakened trees. In dead trees – along with other insects – it makes the first contribution towards decomposition of the phloem.

The brash from harvested timber is also infested.

The typographus beetle occupies a similar ecological niche. However, it prefers the trunks of older trees, especially those on the warm, sunny edges of stands. The thicker bark is very suitable as a substrate for breeding.

Timber that has not been picked up promptly by the buyer also offers an ideal opportunity for reproduction.

The forester cuts out a piece of bark and removes it from the trunk. The bark is heavily colonized by typographus beetles.

Typical for the gallery pattern: the mating chamber hidden in the bark; the main galleries running with the grain, short, curving larval galleries.

An infestation centre of the typographus beetle: the feeding galleries of the imagines and the larvae have interrupted the sieve tubes in the phloem. Because the infestation is so dense, these spruces have died prematurely.

Infestation in a stand has made it necessary to cut down the fir trees. This destroys the structure of the stand; thus, the remaining trees are more endangered by abiotic influences – for example, wind.

There are also heavy infestations in natural spruce forests. In this case the infestations become the focal point of natural forest rejuvenation.

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*: Pheromon 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. dtsh. 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] BOMBOSCH, S., M. JOHANN and H. RAMISCH: Versuche zur Verbesserung der Fangergebnisse von Borkenkäferfallen. *Holzzentralblatt* Nr. 129 (1982), 1852–1853.
- [8] BUTOVITSCH, V.: Über die Ökologie und das forstliche Verhalten von *Ips typographus* L.. VII. Internationaler Kongreß für Entomologie 1938. 1922–1929.
- [9] CHARARAS, C.: Scolytides der Conifères. *Edet. P. Lechevalier*, Paris 1962, 556 pp.
- [10] DICKENS, I.C.: Olfactory perception of pheromone and host – odour enantiomers by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Ent. exper. appl.* **24** (1978), 336–342.
- [11] GRIES, G.: Ein Beitrag zur Brutbiologie des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L.. Diplomarbeit am Institut f. Forstzoologie (Arbeitsgruppe Ethologie) der Univ. Göttingen, 1981.
- [12] HARTMANN, F.K. und G. JAHN: Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. Stuttgart 1967.
- [13] HENNINGS, C.: Experimentell – biologische Studien an Borkenkäfern. I. *Tomicus typographus* L.. *Naturw. Z. f. Land- und Forstwirtschaft.* 5. Jg. (1907), 66–75 u. 97–125.
- [14] HENNINGS, C.: Experimentell – biologische Studien an Borkenkäfern. II. Das Befruchtungsbedürfnis der Weibchen. *Naturw. Z. f. Land- und Forstwirtschaft.* 5. Jg. (1907), 602–608.
- [15] KANGAS, E.: Über die in der Orientierungsphase der Borkenkäfer auftretenden Prinzipien. *Z. angew. Ent.* **77** (1977), 317–325.
- [16] KRAWIELITZKI, S., D. KLIMETZEK, A. BAKKE, I.P. VITĚ and K. MORI: Field and laboratory response of *Ips typographus* to optically pure pheromonal components. *Z. angew. Ent.* **83** (1977), 300–302.
- [17] MERKER, E.: Zur Biologie der Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer. *Archiv d. wissenschaftlichen Ges. f. Land- und Forstwirtschaft*; Nr. 1, (1949).
- [18] MERKER, E.: Der Massenwechsel des großen Fichtenborkenkäfers (*Ips typographus* L.) und seine Abhängigkeit vom Standort. *Beitr. z. Ent.* **5** (1955), 245–275.
- [19] MERKER, E.: Die ökologischen Ursachen der Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers in Südwestdeutschland, Freiburg/Brsg. (1957), 140 S.
- [20] NEUMANN, M.: Waldbauliche Untersuchungen im Urwald Rothwald/Niederösterreich und im Urwald Čorkova Uvala/Kroatien. Institut für Waldbau, Universität für Bodenkultur, Wien 1978.
- [21] NIEMEYER, H., TH. SCHRÖDER und G. WATZEK: Eine neue Lockstoff-Falle zur Bekämpfung von rinden- und holzbrütenden Borkenkäfern. *Der Forst- und Holzwirt*, 38 Jg., Nr. 5 (1983), 105–112.

- [22] NÜSSLIN, D.: Einmalige oder wiederholte Begattung bei Borkenkäfern, insbesondere bei *Ips typographus* L. . Naturw. Z. f. Land- und Forstwirtschaft. 5. Jg. (1907), 600–613.
- [23] POSTNER, M.: Scolytidae, Borkenkäfer, in: SCHWENKE, W.: Die Forstschädlinge Europas, 2. Bd. Käfer (1974), 334–482.
- [24] RUDINSKY, I.A.: Ecology of Scolytidae. Annw. Rev. Ent. 7 (1962), 317–325.
- [25] 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.
- [26] 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).
- [27] SCHÄFER, H.: in prep.: Ethophysiologische Untersuchungen über das optische Sinnesvermögen des rindenbrütenden Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera: Scolytidae) unter besonderer Berücksichtigung farbreizspezifischer Spontan Tendenzen. Dissertation, Abteilung Forstzoologie (Arbeitsgruppe Ethologie) der Univ. Göttingen, 1983.
- [28] SCHEDL, K.E.: Breeding habits of arboricole insects in Central Africa. Verh. 10. Internat. Kongr. Ent. (Wien) 1 (1958), 183–197.
- [29] SCHEWYREUV: L'énigme des Scolytiens (russisch)(1905); zitiert in [13], [14].
- [30] SCHWERTFEGGER, F.: Ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L.. Z. angew. Ent. 15 (1929), 335–427.
- [31] SCHWERTFEGGER, F.: Voraussetzungen für die Infektion von Fichten durch *Ips typographus* L.. Internat. Kongr. d. forstl. Versuchsanstalten. Rom 1954, 711–717.
- [32] SCHWERTFEGGER, F.: Pathogenese der Borkenkäfer – Epidemie 1946–1950 in Nordwestdeutschland. Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen 13/14 (1955), 1–135.
- [33] SCHIMITSCHEK, E.: Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald, Teil I. Z. angew. Ent. 34 (1952), 178–215.
- [34] SOUTHWOOD, T.R.E.: Migration – an evolutionary necessity for denizens of temporary habitats. Proc. Internat. Congr. Ent., 11th, Vienna 1960.
- [35] THALENHORST, W.: Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. . Schriftenr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen 21 (1958), 1–126.
- [36] VITÉ, J.P.: Ist die vorbeugende Begiftung von Fangbäumen zweckmäßig? AFZ. 20 (1965), 438–439.
- [37] VITÉ, J.P.: Insektenhormone im Waldschutz: Erreichtes und Erreichbares. Biologie in unserer Zeit, 8. Jg., 4 (1978), 112–119.
- [38] VITÉ, J.P.: Forschungsberichte 1980. Schwerpunkt: Borkenkäferpheromone. Freiburger Waldschutz – Abhandlungen Bd. 3, daraus: Anwendung von Pheromonen gegen Buchdrucker, 129–162.
- [39] 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.
- [40] VITÉ, J.P., and P. SAUERWEIN: Zum Einsatz von Lockstoff-Fallen gegen Borkenkäfer. Gesunde Pflanzen 31 (1979), 213–217.
- [41] WELLENSTEIN, G.: Die große Borkenkäferkalamität in Südwestdeutschland 1944–1951. Ringingen: Selbstverlag Forstschutzstelle (1954), 7–164.
- [42] WOOD, D.L.: The role of pheromones, kairomones and allomones in the first selection and colonisation behavior of bark beetles. Annw. Rev. Ent. 27 (1982), 411–446.

- [43] 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.

Filmveröffentlichung

- [44] 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.