©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

—, Biozönotik und angewandte Entomologie. Beitr. Ent., **3**, Sonderheft, p. 86—162, 1953 (b).
Schwerdtfeger, F., Das Ende des Kiefernspannerfraßes in der Letzlinger Heide 1930. Ztschr. Forst- u. Jagdw., **63**, 273—293, 1931.
—, Untersuchungen über die Mortalität der Forleule (*Panolis flammea Schiff.*) im Krisenjahr einer Epidemie. Hannover 1935.
—, Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Ztschr. angew. Ent., **28**, 254—303, 1941.
—, Untersuchungen über den „Eisernen Bestand" von Kiefernspanner (*Bupalus piniarius L.*), Forleule (*Panolis flammea Schiff.*) und Kiefernschwärmer (*Hyloicus pinastri L.*). Ztschr. angew. Ent., **34**, 216—283, 1952.
Stellwaag, F., Die Schmarotzerwespen (Schlupfwespen) als Parasiten. Monogr. angew. Ent., Nr. 6, Berlin, 1921.
Subklew, W., Untersuchungen über die Bevölkerungsbewegung des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius L.*). Der Kiefernspanner 1937. Herausgeg. von F. Schwerdtfeger. Hannover, p. 10—51, 1939.
Thalenhorst, W., Zur Biologie des Kiefernspannerparasiten *Ichneumon nigritarius Grav.* Ztschr. angew. Ent., **26**, 185—208, 1939.
—, Die Koinzidenz als gradologisches Problem. Ztschr. angew. Ent., **32**, 1—48, 1950.
—, Vergleichende Betrachtungen über den Massenwechsel der Kiefernbuschhornblattwespen. Ztschr. angew. Ent., **35**, 168—182, 1953.
Thompson, W. R., A Catalogue of the Parasites and Predators of Insect Pests. Imp. Agric. Bureau, Inst. Ent., Parasite Service, Belleville, Ont., Sect. 1: Parasite Host Catalogue, Part. 5—10: Parasites of the Lepidoptera, 1944—1950.
Zabel, J., Die Kamelhals-Fliege. Natur und Volk, **71**, 187—196, 1941.
Zwölfer, W., Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kieferneule *Panolis flammea Schiff.* Ztschr. angew. Ent., **17**, 475—562, 1931.

Das Reifen der Geschlechtsdrüsen bei dem großen Fichtenborkenkäfer und sein Einfluß auf das Verhalten der Tiere

Von Ernst Merker & Maria Wild

Forstzoologisches Institut der Universität Freiburg i. Brg.

(Mit 8 Textfiguren)

Inhalt:

1. Einleitung 452
2. Der Bau der Gonaden 453
3. Das Reifen der Gonaden und die Farbe des Chitinpanzers 453
4. Der wechselnde Zustand der Gonaden im Laufe des Jahres 460
a) Die Beschaffenheit der Gonaden beim Erscheinen der Käfer im Frühjahr . . 460
b) Im Sommer 461
c) Im Herbst beim Aufsuchen der Winterverstecke 461
5. Die Abhängigkeit des Brutfluges der Käfer von der Gonadenreife und der Temperatur 463
6. Zusammenfassung 467
7. Literatur 468

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

1. Einleitung

Die Gonaden der Fichtenborkenkäfer sind beim Schlüpfen aus der Puppe noch unreif. Sie brauchen eine gewisse Zeit zur Ausreifung. Die Jungkäfer machen hierzu den sogenannten Reifefraß, Altkäfer nach der Brunft den Regenerationsfraß. Das Reifen der Gonaden dauert bei frisch geschlüpften Tieren etwa ⅓ der Gesamtentwicklungszeit (Wild 1953), während die alten Käfer ihr Fortpflanzungsvermögen schneller wiedererlangen.

Die vorliegenden Untersuchungen erbringen den Nachweis, daß man aus den Ausfärbungsstufen des Körperchitins der Tiere auf ihr Alter und den Zustand ihrer Geschlechtsreife schließen kann. Das Chitin eines eben geschlüpften Käfers ist leicht blaßgelb angefärbt, das eines alten Tieres tief schwarzbraun. Zwischen diesen beiden Färbungen liegen viele Stufen von Strohgelb über Braungelb, Hellbraun bis Dunkelbraun. Diese Farbtöne entsprechen einem bestimmten Reifezustand der Gonaden. Vor Erreichen der Geschlechtsreife fliegen die Käfer nicht. Man kann also beispielsweise aus einer lederbraunen bis dunkelbraunen Chitinfärbung auf den baldigen Brutflug der erstmalig geschlechtsreifen Käfer schließen.

Liste 1. Das Verhältnis der Männchen zu den Weibchen bei *Ips typographus L.*

Untersuchte Käferzahl	Männchen	Weibchen	Verhältnis M:W	Bemerkungen
100	56	44	1,2:1	schwärmende Käfer
100	55	45	1,2:1	
100	42	58	1 :1,3	nach der Eiablage
100	50	50	1 :1	Jungkäfer aus dem Brutbaum
100	51	49	1 :1	
100	48	52	1 :1,1	Bodenüberwinterer

Bei vielen Untersuchungen wäre eine leichte Unterscheidung der Geschlechter vorteilhaft gewesen. Eine Angabe von Reitter (1916), wonach die Männchen auf dem 3. Zahn des Flügeldeckenabsturzes einen Knopf tragen, während derjenige der Weibchen stumpf kegelförmig ist (Fig. 1a u. b), hat sich leider nicht bestätigen lassen. Von 594 Jungkäfern aus Brutbildern, bei denen das Geschlechtsverhältnis 1:1 gefunden wurde (Liste 1 u. Seitner 1923), waren 525 mit zwei geknöpften 3. Zähnen, 44 mit einem und einem zugespitzten Zahn (Fig. 1c) und 25 mit zwei zugespitzten Zähnen zu finden. Prüfte man die Geschlechtsverhältnisse durch Sektionen nach, so waren von 18 Käfern nur 6 mit zwei geknöpften Zähnen Männchen, 7 dagegen Weibchen. 1 Männchen und 1 Weibchen hatten einen geknöpften und einen kegelförmigen, 2 Weibchen und 1 Männchen zwei zugespitzte 3. Zähne.

Somit bleibt die Sektion der Tiere die einzige Unterscheidungsmethode der Geschlechter des Buchdruckers.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

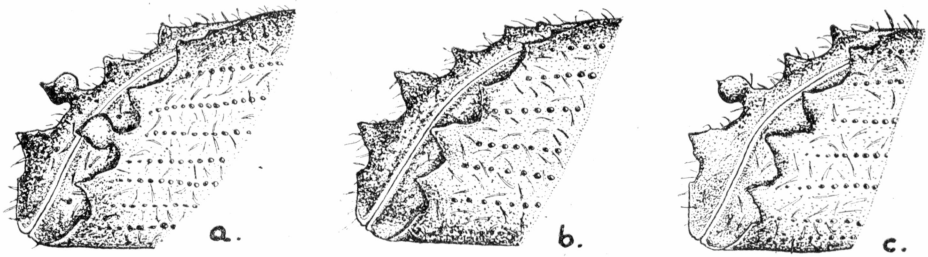

Fig. 1. Die Bezahnung der Flügeldeckenabstürze bei *Ips typographus L.*

2. Der Bau der Gonaden

Die Beschreibung der Geschlechtsorgane folgt im wesentlichen den Angaben von Nüsslin (1922). Fig. 8 zeigt die nahezu regenerierten, also reifen Gonaden schwarzer Altkäfer. Die paarigen Keimdrüsen des Weibchens enden in Eiröhren (Ovariolen), die in die Eileiter (Oviducte) münden. Diese vereinigen sich zum unpaaren Endgang (Oviductus communis), der durch die Vagina nach außen führt. An der Grenze zwischen beiden entsteht als Wandausstülpung der Ausführungsgang der Samentasche (Ductus receptaculi). Nahe der Geschlechtsöffnung münden noch die paarigen Kittdrüsen (accessorische Drüsen, Glandulae sebaceae) in die Vagina. Die Samentasche (Receptaculum seminis) mit ihrer chitinösen Wand und einer besonders starken Muskulatur trägt eine Anhangsdrüse (Glandula receptaculi) deren Sekret der Lebenderhaltung der Spermien in der Samentasche dient. Die Begattungstasche (Bursa copulatrix), die bei vielen Insekten ausgebildet ist, fehlt bei *Ips typographus*. Ihre Funktion wird hauptsächlich vom Endabschnitt des Ductus communis und teilweise vom Ductus receptaculi und der Samentasche selbst übernommen (Eidmann 1941). Der Befestigung der Gonaden im Abdomen dienen sogenannte Terminalfäden, die sich zu je einem Endstrang (Terminalstrang) vereinigen. Er ist am dorsalen Diaphragma festgeheftet.

Die männlichen Gonaden (Fig. 8) bestehen aus den paarigen Hoden (Testes), den Samenleitern (Vasa deferentia), dem unpaaren Samengang (Ductus ejaculatorius) und dem ausführenden Kopulationsapparat (Penis mit Anhängen). Die Samenleiter erweitern sich kurz hinter den Hoden zu den Samenblasen (Vesicula seminalis), die als Anhangsorgan je eine Schleimdrüse tragen. Samenblase und Schleimdrüse bilden das sogenannte Kugelorgan.

3. Die Reife verschieden alter Käfer und die Farbe des Chitinpanzers

Während der Zeit des Reifungs- bzw. Regenerationsfraßes vollzieht sich das Reifen der inneren Organe zusammen mit der Ausfärbung des Chitins. Je dunkler dieses wird, desto weiter sind die Gonaden der Jung-

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

käfer entwickelt. Somit kann die Farbe des Außenpanzers, wie eingangs erwähnt, als Zeichen für die Stufe der Geschlechtsreife gelten.

Die Farbtöne des Chitinpanzers wurden nach OSTWALD (STRELLER & OSTWALD 1939) festgelegt. Bei der Benennung bedeutet die Ziffer die Buntnummer, der erste Buchstabe den Weißanteil und der zweite Buchstabe den Schwarzanteil der zu bestimmenden Farbe. Ein geschlechtsreifer dunkelbrauner Jungkäfer hat danach die Körperfarbe 6—7 pn, ein mittelreifer hellbrauner 5—6 pg, ein eben geschlüpfter blaßgelber 3 ga usw. Es ist einleuchtend, daß gewisse Abweichungen von den genannten OSTWALDschen Bezeichnungen eintreten. Z. B. ist das Halsschild der Tiere in der Regel dunkler als die Flügeldecken. Bei „dunkelbraunen" Jungkäfern wurde für den schwärzlichen Schild die Farbe 6 pn am ähnlichsten gefunden, für die braunen Flügeldecken der gleichen Tiere der hellere Farbton 5 pl. Wir wählten daher bei unseren Bestimmungen jeweils einen Mittelwert für die Farbe des Halsschildes und ebenso auch für den Farbton der Flügeldecken aus einer Anzahl Käfer gleichen Alters aus.

Einige innere Merkmale für die Reife der Gonaden stellte NÜSSLIN (1922) in einer Tabelle zusammen.

Die Organe eben geschlüpfter blaßgelber Jungkäfer (Farbe 3 ga) zeigen im Totalpräparat beim Vergleich mit denjenigen der Puppe (Fig. 2) nur einen kleinen Fortschritt in der Entwicklung. Die Keimfächer haben die typische Form des unreifen Organs. Sie sind sehr schmal und zeigen auch am

Liste 2. Merkmale für die Geschlechtsreife der Borkenkäfer
(Nach NÜSSLIN 1922)

unreif:	reif:
I. Die männlichen Gonaden	
Spermatozoen noch nicht gesondert und noch nicht in die Samenleiter oder Samenblasen eingetreten.	Spermatozoen frei im Innern der Ausführgänge.
Schleimdrüsen kurz und eng.	Schleimdrüsen lang und prall mit Sekreten gefüllt.
Kugelorgan (Samenblasen) klein	Kugelorgan stark erweitert.
II. Die weiblichen Gonaden.	
Eiröhren nicht in Eifächer gegliedert, kurz.	Eiröhren gegliedert, lang.
Samentasche leer, Anhangsdrüse klein	Samentasche und Anhangsdrüse prall gefüllt.
Corpora lutea nicht vorhanden.	Corpora lutea nach vollzogenem Eidurchgang vorhanden (auch bei noch nicht regenerierten Eiröhren überwinterter Weibchen).

Über die Größenverhältnisse der verschieden reifen Gonaden gibt Liste 3 Aufschluß.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Liste 3. Die durchschnittliche Größe der Gonaden von Borkenkäfern verschiedener Reifestufen in mm

Untersuchte Käfer	Gesamtlänge der Gonaden in mm				
	Weibchen		Männchen		
	Länge	größte Breite der Keimfächer	Länge m. Penis	größter Durchmesser der Hoden	größter Durchmesser der Samenblase
helle Jungkäfer	2,6	0,1	2,5	0,69	0,15
lederbraune Jungkäfer	3,3	0,25	3,0	0,69	0,15
dunkelbraune Jungkäfer	3,4	0,25—0,3	3,0	0,8	0,2
schwarze Altkäfer beim Regenetarionsfraß	3,3	0,15	3,1	0,8	0,25

Übergang in die noch ungegliederten kurzen Eiröhren keine größeren Keimzellen (Fig. 3). Das hellgelbe Receptaculum seminis sieht schmal und leer aus.

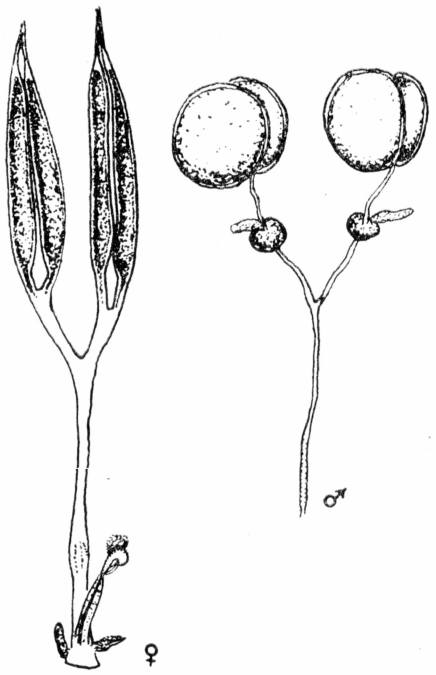

Fig. 2. Gonaden aus 12 Tage alten Puppen (Vergr. ca. 30-fach)

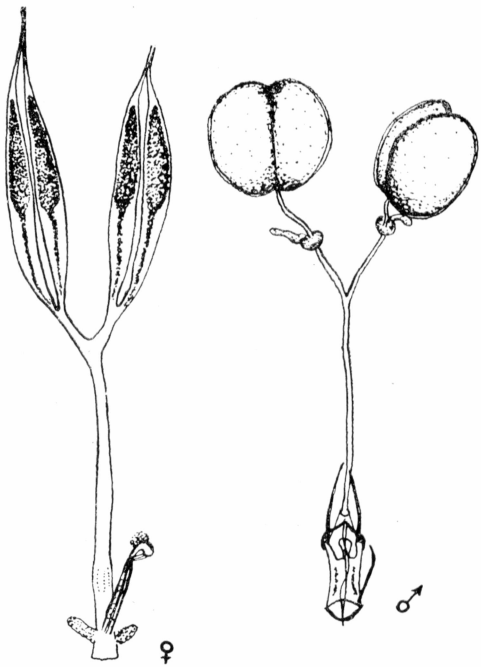

Fig. 3. Gonaden blaßgelber bis strohgelber Jungkäfer (Vergr. ca. 30-fach)

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

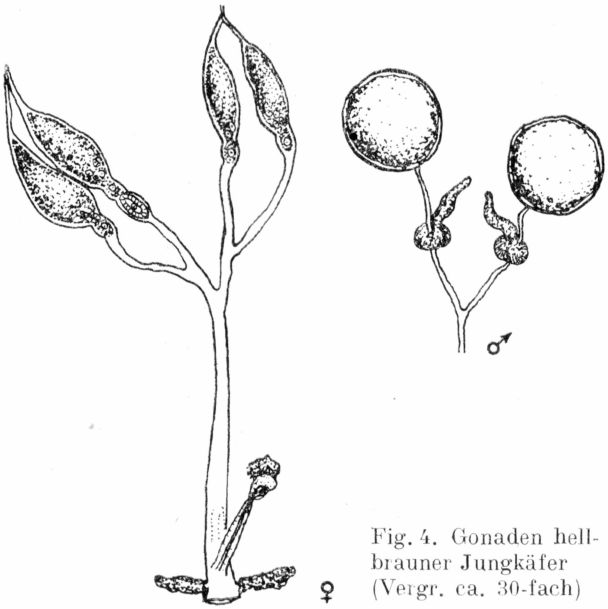

Fig. 4. Gonaden hellbrauner Jungkäfer (Vergr. ca. 30-fach)

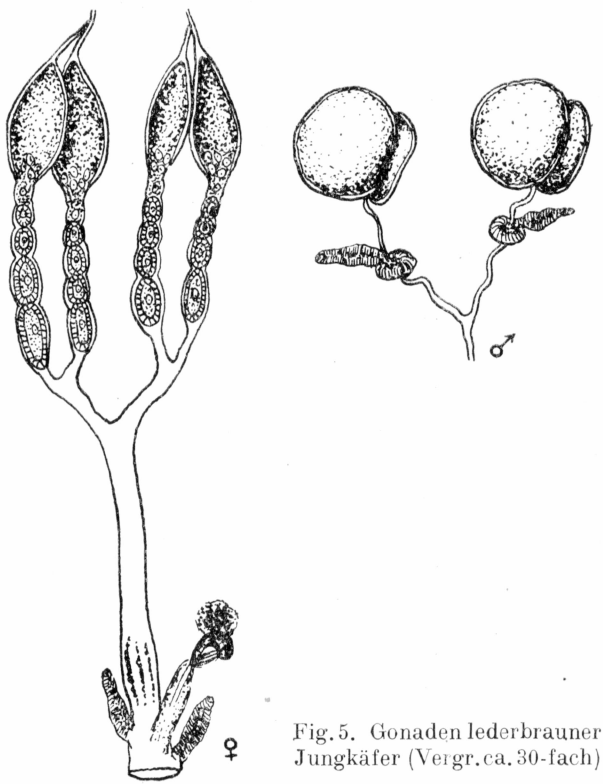

Fig. 5. Gonaden lederbrauner Jungkäfer (Vergr. ca. 30-fach)

Es hat, wie alle chitinösen Teile der weiblichen Geschlechtsorgane, den gleichen Farbton wie der noch weiche und stellenweise durchsichtige Chitinpanzer. Die dem Receptaculum aufsitzende Anhangsdrüse ist klein und nur wenig größer als die Samenblase selbst (Liste 3). Auch die Kittdrüsen an der Vagina lassen deutlich erkennen, daß sie noch nicht funktionstüchtig sind. Es kann kein Binnenraum festgestellt werden. Sekretzellen sind nicht sichtbar, während man sie bei reiferen Käfern, vor allem bei und nach der Eiablage, deutlich erkennt (Fig. 7, 8).

An den männlichen Organen ist Entsprechendes zu beobachten. Die chitinösen Teile des Kopulationsapparates haben dieselbe Farbe wie die Körperdecke, nur die Gabel erscheint etwas dunkler. Die Hoden erreichen noch nicht ihre volle Größe. Samenleiter und Samenblase enthalten keine Spermatozoen, da diese erst auf späteren Entwicklungsstufen entstehen (Eidmann 1941). Die Samenblasen sind noch klein und regelmäßig kugelig, die Schleimdrüsen kurz und eng

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

(Liste 3). Sie lassen, wie die Kittdrüsen des Weibchens, in diesem Stadium noch keinen Binnenraum erkennen (Fig. 3).

Die Generationsorgane strohgelber Käfer (Farbe 4—5 pe) sind gegenüber denen der vorhergegangenen Entwicklungsstufe nur wenig reifer geworden. Die Weibchen haben lediglich breitere Keimfächer, doch kann noch keine Gliederung in den Eiröhren festgestellt werden. Die Anhangs- und Kittdrüsen zeigen eine schwache Anschwellung.

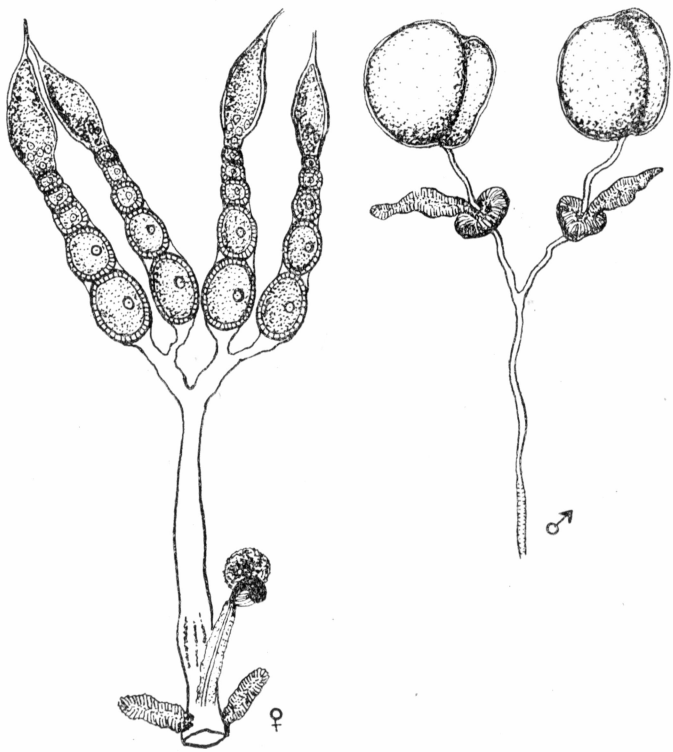

Fig. 6. Gonaden dunkelbrauner Jungkäfer, reif (Vergr. ca. 30-fach)

Beim Männchen wird eine Vergrößerung der Schleimdrüsen erkennbar. Die Hoden haben sich äußerlich kaum verändert.

Bei den hellbraunen Borkenkäferweibchen (Farbe 5—6 pg) beginnen sich die Eiröhren zu gliedern (Fig. 4). Am Übergang der Keimfächer in die Ovariolen sind die jungen Eizellen deutlich erkennbar. Sie gelangen von hier aus in die Eiröhren, wo sie nacheinander zu legereifen Eiern heranreifen. Die Samentasche ist hellbraun und die Drüsen sind gewachsen. Beim Männchen haben sich die Schleimdrüsen merklich vergrößert.

Lederbraune Jungkäfer (Farbe 5—7 pl) zeigen bedeutend reifere Gonaden. Sie beginnen den Hinterleib, in einen starken Fettkörper eingebettet, mehr und mehr auszufüllen. Die prall erscheinenden Keimfächer

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

sind wenig länger, aber breiter geworden (Fig. 5, Liste 3). Nunmehr sind die Eiröhren vollständig gegliedert und enthalten jederseits 4—6 noch unreife Eier. Die Gliederung der Ovariolen erfolgt entsprechend der Eibildung im allgemeinen in etwa 5—10 Tagen. In der größer gewordenen Glandula receptaculi und in den Kittdrüsen lassen sich die Sekretzellen deutlich erkennen.

Die Hoden und Samenblasen lederbrauner Jungkäfer sind größer geworden (Liste 3). Außerdem haben die Schleimdrüsen bedeutend an Länge und Breite zugenommen. Sie erscheinen prall. Einen sekrethaltigen Binnenraum kann man noch nicht deutlich erkennen. Nach Nüsslin (1922) ist die Form des Kugelorgans das einzige sichtbare Merkmal für die zunehmende Reife des männlichen Borkenkäfers (Liste 2, Fig. 5).

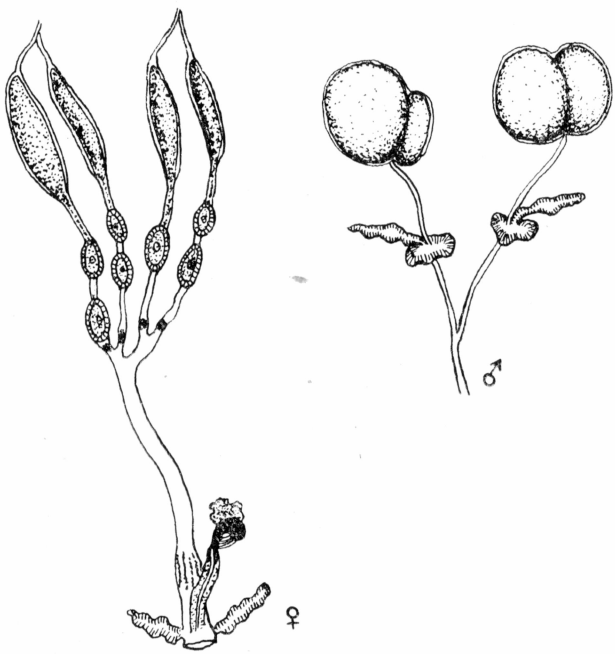

Fig. 7. Gonaden schwarzer Altkäfer nach der Eiablage (Vergr. ca. 30-fach)

Im Körper der dunkelbraunen Käfer (Farbe 7—6 pn) sind die Gonaden nunmehr völlig ausgereift (Fig. 6). Das Weibchen hat legereife Eier in den Ovariolen, die zum Teil bereits in die Ovariolenstiele und den Oviductus communis weitergewandert sind, wo sie bis zur Ablage aufbewahrt bleiben. Kittdrüsen und Anhangsdrüsen am Receptaculum seminis sind groß und weit geworden. Die Keimfächer sehen prall aus. Weibchen aus Rammelkammern hatten die gleiche Körperfarbe und denselben Reifezustand. Sie beweisen, daß mit dieser Entwicklungsstufe die Geschlechtsreife der Käfer beginnt. Kleine Farbvarianten traten nur vereinzelt auf. Dennoch besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen den aus Rammelkammern entnommenen Weibchen und den noch nicht geflogenen, gleich gefärbten, reifen Weibchen. Die Tiere aus den Brutgängen hatten nach vollzogener Begattung eine mit Spermien gefüllte Samentasche, während sie bei den noch jungfräulichen leer war.

Im Geschlechtsapparat dunkelbrauner Weibchen aus Muttergängen erkennt man nach vollzogener Eiablage deutlich das gelbe Corpus luteum an der

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Grenze zwischen Eiröhre und Eiröhrenstiel (Fig. 7a). Es besteht aus dem zurückbleibenden Follikelepithel eines abgelegten Eies. Diese Zellen degenerieren und werden fetthaltig. Bis zum Durchstoßen des nächsten Eies bleiben die Follikelreste erhalten und sind daher ein Nachweis für die erfolgte Eibablage.

Beim Männchen (Fig. 6) ist als sichtbares Zeichen der Weiterentwicklung das Kugelorgan noch größer geworden. Die Hoden erscheinen

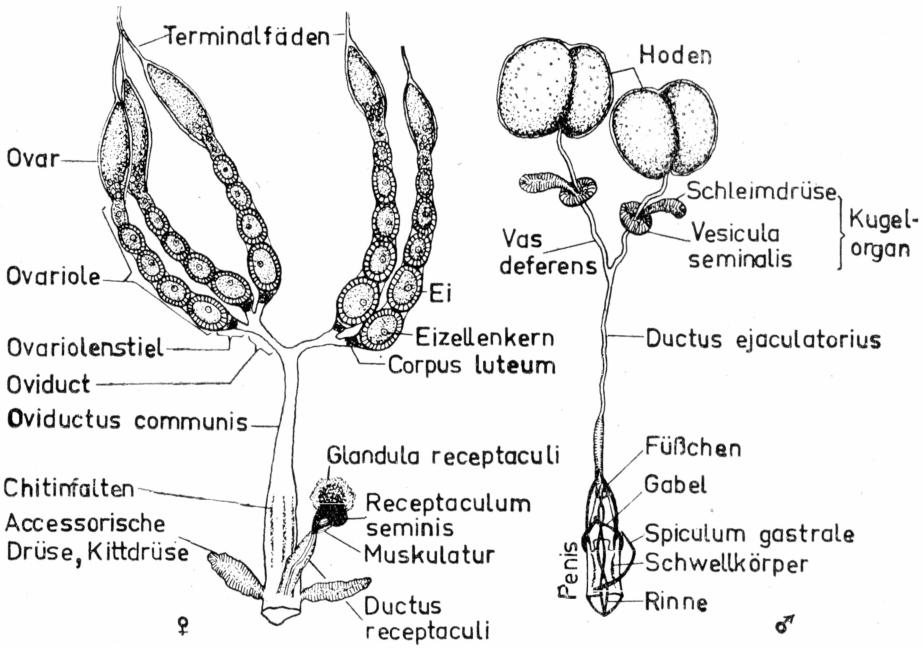

Fig. 8. Gonaden fast vollständig regenerierter Altkäfer (Vergr. ca. 24-fach)

besonders prall, Samenleiter und Samenblasen der geschlechtsreifen Tiere enthalten Spermatozoen. Der chitinöse Kopulationsapparat hat die dunkelbraune Farbe des Körperpanzers.

Die Gonaden braunschwarzer und schwarzer Altkäfer (Farbe 10 bis 12 pn und noch dunkler) erscheinen nach Vollzug der Eiablage stark zurück gebildet. Alle Teile sind schmal und klein geworden. Sie sehen erschlafft aus. Fig. 7 zeigt die Gonaden eines solchen Altkäferweibchens. Keimfächer und Eiröhren sind so dünn geworden wie bei völlig unentwickelten Käfern (Fig. 2 und Liste 3). Die Ovariolen enthalten häufig noch restliche unreife oder verkümmerte Eier. Am Ende des Eiröhrenstiels ist das Corpus luteum vom letzten Eidurchgang noch vorhanden (Fig. 7). Dieses und die restlichen Eier unterscheiden diese Organe von denjenigen der unreifen Jungkäfer. Das Corpus luteum bleibt auch bei überwinterten Weibchen bis zur erneuten Eiablage im nächsten Frühjahr erhalten. Es

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ermöglicht die Feststellung, ob ein Käfer zum ersten oder zweiten Male Eier legt, solange man ihn aus der Rammelkammer entnehmen und untersuchen kann. Sobald aber die Jungkäfer auch schon Eier gelegt haben, ist ihre Unterscheidung nur noch durch die Färbung möglich. Die alten Mutterkäfer des Vorjahres sind, wie erwähnt, schwarz, die Jungkäfer der letzten Generation dunkelbraun. — Die Kittdrüsen und die Glandula receptaculi der zurückgebildeten Generationsorgane behalten einen stark erweiterten Binnenraum und eine deutlich zellige Wand mit mehr oder weniger starken Schrumpffalten (Fig. 7).

Der männliche Altkäfer ist nach der Brunft an den großen, erschlafften Hoden und am veränderten Kugelorgan zu erkennen. Es erscheint weitlumig und entleert (Fig. 7). Die Schleimdrüsen sind im Vergleich zu denen geschlechtsreifer Jungkäfer enger, zeigen aber ebenfalls einen deutlichen Binnenraum, woran die regenerationsbedürftigen Altkäfer von Jungkäfern ähnlichen Reifegrades unterscheidbar sind (Fig. 4 u. 7).

In Fig. 8 werden die Gonaden noch nicht völlig regenerierter Altkäfer dargestellt. Sie gleichen dem Reifegrad lederbrauner Jungkäfer, zeigen aber alle genannten Symptome vollzogener Bruttätigkeit. Bei den Weibchen wird das Corpus luteum allmählicher kleiner; es verschwindet aber, wie erwähnt, bis zur erneuten Geschlechtsreife der Tiere nicht.

4. Der wechselnde Zustand der Gonaden im Laufe des Jahres

Die Reifungsperioden der Gonaden innerhalb eines Jahres werden durch den Lebenszyklus der Borkenkäfer festgelegt. Da je nach Witterung eine bis drei Generationen im Sommer entstehen können, werden auch Reifungsvorgänge in der gleichen Zahl beobachtet. Dazu kommt noch die Regeneration der Elternkäfer, so daß beide, Reifungsfraß und Regenerationsfraß nebeneinander vorkommen.

a) Die Beschaffenheit der Gonaden beim Erscheinen der Käfer im Frühjahr

Im ersten Frühjahr findet man im Boden hauptsächlich braune und schwarze, unter der Baumrinde gelbe bis hellbraune und wenige dunkelbraune Buchdrucker. Sie alle besitzen noch keine funktionstüchtigen Gonaden. Mitunter haben diese erst einen geringen Reifegrad erreicht. Bei schwarzen Tieren kann aufgrund der Farbe nicht auf den Gonadenzustand geschlossen werden. Doch erwies sich bei Präparationen, daß auch sie in keinem Falle fortpflanzungsfähig waren, sondern erst noch mehr oder weniger stark regenerieren mußten. Frühgeschlüpfte braune bis dunkelbraune Käfer der letzten Generation hatten in der Regel am weitesten entwickelte Keimdrüsen, waren also am schnellsten reif. Sie gingen im weitest entwickelten Zustand in den Winter, da sie im Herbst noch länger unter der Rinde fressen konnten als spätergeborene Jungkäfer der letzten Generation. Je früher im Jahr man die Fichtenborkenkäfer aus dem Winterversteck untersucht, desto unreifer findet man

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

ihre Gonaden. Mit zunehmender Wärme und Fraßlust macht auch das Ausreifen der Organe rasche Fortschritte. Bis Mitte April fliegen die ersten reif gewordenen dunkelbraunen und schwarzen Tiere zum Brutfraß.

Im Frühjahr erscheinen zuerst die unreifen Bodenüberwinterer aus ihren Verstecken. Hohe Temperaturen in den oberen Erdschichten locken sie schon im März aus dem Boden. Diejenigen, die Gelegenheit haben im Boden Reifefraß zu machen, kommen später, im April, zum Vorschein und fliegen bei geeigneter Witterung sofort zum Brüten an die Bäume. Da die Beweglichkeit der Käfer auf dem Boden infolge der in den Frühjahrsmonaten meist noch niedrigen Lufttemperaturen beschränkt ist, suchen sie laufend nahegelegene Fraßplätze auf und bleiben dort, bis ihre unreifen Keimdrüsen funktionstüchtig geworden sind. Erst dann fliegen sie bei günstigen Temperaturen zum Brutfraß. Hieraus ergibt sich, daß man im Februar und März selbst bei Hochdruckwetter mit Tagestemperaturen von 20°C und darüber nirgendwo fliegende Käfer und Brutfraß beobachten kann. Man trifft nur laufende Kerfe und Ernährungsfraß an. Die Tiere sind zum Fliegen noch nicht reif genug.

In Bäumen und Wurzelstöcken überwinternde Fichtenborkenkäfer bleiben bis zur Reife in ihrem Versteck, fressen bei günstiger Witterung weiter und fliegen dann unmittelbar zum Brutfraß an liegende oder stehende Fichten an.

b) Im Sommer

Im Laufe der warmen Jahreszeit findet man in Brutbildern und Gängen des Reifungsfraßes Fichtenborkenkäfer in jeglicher Färbung vom blaßesten Gelb bis zum tiefen Schwarz. Daher kommen auch Tiere mit ganz verschieden reifen Gonaden nebeneinander vor.

c) Die Entwicklungsstufen der Gonaden im Herbst beim Aufsuchen der Winterverstecke durch die Kerfe

Die Käfer, die sich im Herbst zur Überwinterung anschicken, gehören im wesentlichen drei Reifestadien an. Zu ihnen rechnet man die schwarzen Elternkäfer, die alle Eier bis auf wenige restliche oder verkümmerte abgelegt haben, ihre frühen Nachkommen, deren Chitinpanzer bereits lederbraun geworden und deren Keimdrüsen in ihrer Entwicklung am weitesten vorgeschritten sind (Fig. 5), sowie ihre späten noch hellgelben Nachkommen mit völlig unreifen Gonaden (Fig. 3). Die beiden ersten Gruppen verlassen im Herbst die Brutbäume und suchen anderswo ihren Winterunterschlupf. Die spätgeschlüpften hellen Tiere müssen am Geburtsort überwintern. Bei der Zerteilung der Käfermengen nach ihren Winterverstecken spielt neben dem Reifezustand der Tiere auch die Witterung eine Rolle. Aus den Brutbäumen wandern zuerst die schwarzen Altkäfer ab. Je nach Witterung gelingt ihnen der Regenerationsfraß zur Neuentwicklung ihrer Keimdrüsen entweder noch teilweise, oder wegen der fortgeschrittenen Kühle garnicht mehr.

Die Jungkäfer verlassen in der Regel ihren Brutbaum später. Die braunen Tiere sind die ersten der jungen Generation, denen es gelingt, sich

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

durch die Rinde zu bohren. Findet das Abwandern aus der Geburtsstätte so frühzeitig statt, daß die Temperatur es den Käfern noch erlaubt, sich an anderen Orten unter die Rinde zu bohren, dann entwickeln sich bei günstiger Witterung und Örtlichkeit ihre Gonaden weiter. Bohren sie sich aber später noch aus, vielleicht bei sonnenwarmer Brutbaumrinde, und finden sie Lufttemperaturen unter 12°C, so wird ihnen das Einarbeiten in andere Rindenstellen verwehrt (Bender 1948, Wild 1953). Es bleibt ihnen nur noch der Boden als letzter Unterschlupf für den Winter übrig und sie beginnen ohne Zögern sofort mit dem Einkriechen in das Erdreich.

Somit sind die Winterunterschlupfe der Kerfe bei mehr als über 15°C Lufttemperatur Stöcke, untere Stammabschnitte von Brutbäumen, Wurzelanläufe, mitunter auch gesunde Stämme von Fichten sowie Reisig. Unterhalb dieser Temperatur, besonders aber unter 12°C, kann ihnen, wie erwähnt, nur noch der Boden Schlupfwinkel für den Winter bieten. In warmen Zeitabschnitten werden darin bei entsprechenden Temperaturen Rindenstücke, Fichtenzapfen und vor allem auch Wurzeln besiedelt. Bei der Wahl der Winterverstecke des Fichtenborkenkäfers spielt demnach die Temperatur eine entscheidende Rolle (Merker 1949, 1953).

Alle spätgeborenen gelben bis hellbraunen Käfer müssen dagegen an ihrer Geburtsstätte im Brutbaum überwintern. Ihr geringer Reifezustand und die damit verknüpfte Weichheit ihres Chitins, erlaubt ihnen das Ausbohren durch die Rinde nicht. Auch einige dunkelbraune bis schwarze Käfer bleiben gewöhnlich in den Brutgängen zurück. Teils sind sie zu matt zum Auswandern und gehen bald zugrunde, teils haben sie aber die günstige Ausbohrtemperatur verpaßt.

Zum Verlassen der Brutbäume benötigen die Tiere eine bestimmte Reife, die äußerlich durch die lederbraune bis dunkelbraune Farbe gekennzeichnet wird. Vorher gelingt das Ausbohren nicht. Im Herbst findet die Ausfärbung bei sinkender Temperatur statt, im Frühjahr dagegen bei steigender. Daraus darf geschlossen werden, daß eine bestimmte Mindesttemperatur zu diesem Vorgang nötig ist. Wenn ein Nachreifen der Tiere im Herbst bis in den Dezember hinein bei günstiger Temperatur möglich ist, bohren sie sich mitunter in der wärmegünstigen Ebene noch im Dezember aus und verschwinden im Boden (Bender 1948). Auf dem Gebirge dagegen wurde das Auswandern der Käfer aus den Brutbäumen nur bis längstens Ende November beobachtet (Wild 1953).

In warmen Herbstzeiten können bei günstigen Ernährungs- und Temperaturbedingungen alle Käfer das Fressen fortsetzen, sich weiter entwickeln und nachreifen. Je tiefer indessen die Temperaturen sinken, desto langsamer vollziehen sich diese Vorgänge (Merker 1952). Ein völliges Reifwerden tritt daher in der kalten Jahreszeit nicht mehr ein.

Aus den erwähnten Gründen werden im Boden hauptsächlich lederbraune bis dunkelbraune Jungkäfer und schwarze Altkäfer beim Überwintern gefunden. Sie haben alle noch keine funktionstüchtigen Gonaden.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die am weitesten entwickelten besitzen gegliederte Eiröhren, jedoch sind noch keine legereifen Eier in die Eikelche und den Oviductus communis vorgewandert. Daraus ergibt sich, daß alle Bodenkäfer im Frühjahr noch des Reifungs- oder Regenerationsfraßes bedürfen. Ein Unterschied besteht nur dort, wo sie die Möglichkeit finden werden, ihre Entwicklung zur Reife zu vollenden. Helle Käfer werden nur in geringer Zahl im Boden beobachtet. Sie sind passiv durch Spechthiebe und abfallende Rinde aus dem Brutbaum gekommen, auf die Erde gefallen und eingewandert. Zwischen Käfern gleicher Farbe, die im Boden, Bäumen, oder Stöcken überwintern, kann kein Unterschied im Reifezustand ihrer Keimdrüsen festgestellt werden. Es ist aber, wie erwähnt, sicher, daß sich Käfer verschiedener Unreife in die Winterverstecke verkriechen. Im folgenden Frühjahr werden daher reifere und weniger reife Käfer im Winterlager die Zeit des Auswanderns erwarten. Während des Winters war nur an sehr stark wärmebegünstigten Orten eine beschränkte Weiterentwicklung möglich. Denn unter 12° C kann kein Käfer einen nachhaltigen Reifefraß beginnen.

Die Überwinterer in Bäumen und Stöcken finden vielfach so viel Nahrung, daß sie zum Reifefraß keinen Ortswechsel nötig haben. Das Gleiche gilt auch bis zum gewissen Grad für die gelben Käfer in den Brutgängen der Brutbäume. Mitunter müssen sie bei stark zerfressener Rinde im Frühjahr ihre Geburtsstätte verlassen und fallen dann den Stammfuß zum weiteren Reifungsfraß an.

Die Bodenüberwinterer, die in ihrem Unterschlupf keine Fraßgelegenheit gefunden haben, verlassen frühzeitig in sehr hungrigem Zustand den Boden und wandern zu Fuß zu den Stämmen von Brutbäumen oder auch gesunden Fichten, zu Stöcken, Reisig oder Knüppeln, bohren sich ein und vollenden ihre Entwicklung zur Geschlechtsreife. Nur, wenn es den Käfern im Boden, wie erwähnt, an günstigen Orten und bei ausreichender Temperatur möglich war, den Reifungsfraß durchzuführen, so verlassen sie erst später in geschlechtsreifem Zustand das Erdreich. Bei Flugtemperatur fallen sie dann unmittelbar die Bäume an (Merker 1953).

5. Die Abhängigkeit des Brutflugs der Käfer von der Gonadenreife und der Temperatur

Die Flugbereitschaft der Borkenkäfer hängt, wie bereits erwähnt, mit dem Reifezustand der Keimdrüsen eng zusammen. Erst von einer bestimmten Entwicklungsstufe an, vermögen sie die Flügeldecken zu heben und schließlich auch zu fliegen. Witterung und Zustand der Gonaden der Käfer müssen zusammen wirken, um den Brutflug zu ermöglichen.

Als Schwellenwerte für den Schwarmbeginn brutreifer Käfer gelten 20° C Lufttemperatur (Pauly 1888, Schimitschek 1931, Bender 1948, Franz 1948, Merker 1947, 1949). Dabei muß die Körpertemperatur der Tiere zum Fliegen durch Sonnenstrahlung und Muskeltätigkeit auf ca. 23° C gebracht werden (Merker 1952). Später im Jahr, Ende April, fliegen manche auch bei niedrigeren Temperaturen als 20° C.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Fuchs (1907) hatte sie bei 15—18° C schwärmen gesehen, während sie bei Hennings (1907—1908) im Thermostat bei 14—17° C flogen. Die geringste Luftwärme, bei der im Schwarzwald 6 fliegende Fichtenborkenkäfer beobachtet wurden, betrug an einer besonnten Stelle im April 1949 16° C um 16 Uhr MEZ (Tagesmaximum 20,8° C), wobei sie selbst jedenfalls durch Sonnenstrahlung und Muskeltätigkeit erhöhte Eigenwärme hatten und aus wärmeren Gebieten kamen. Die Kambialtemperatur des beflogenen Baumes betrug 24,8° C. Im allgemeinen liegt die für *Ips typographus* gefundene optimale Baumtemperatur bei 27—30° C (Bender 1948, Merker 1949), Vité (1952) hat als günstigste Bohrtemperatur der Käfer ebenfalls 27—30° C gefunden.

Der Einfluß schlechter Witterung auf die Flugzeiten der Buchdrucker wurde besonders 1950 und 1951 beobachtet, wo die ersten Schwärme im Hochschwarzwald nicht vor Mitte Mai begannen. Für gewöhnlich sammeln sich die Käfer zum Brutflug in Südwestdeutschland schon Mitte April. Die damalige Hochdruckwetterlage brachte zum ersten Mal in jenem Frühjahr Lufttemperaturen über 20°C. Dies bedeutete eine Verschiebung des Entwicklungsbeginns um 4—5 Wochen. Sie wurde im Laufe des Jahres auch durch hohe Sommerwärme nicht mehr ausgeglichen. Die Zahl der Generationen blieb daher auf eine beschränkt. Durch die Lufttemperatur läßt sich die Flugtemperatur der Käfer nicht genau bestimmen. Daher kommt es, daß die verschiedensten Angaben darüber in der Literatur zu finden sind. Zur Klärung dieser Frage wurden nach früheren noch weitere Untersuchungen durchgeführt.

In einem Glasaquarium konnten durch einen elektrischen Heizkörper von außen her verschieden hohe Temperaturen erzeugt werden. In der Wanne waren Borkenkäfer ungleichen Alters und Reifegrades einmal einer rasch über die Zimmerwärme, zum andern Mal einer langsam ansteigenden Temperatur ausgesetzt. Mit der Angleichung der Körpertemperatur der Kerfe an die Umgebung konnte in jedem Fall gerechnet werden. Das Verhalten der Käfer wurde bei zunehmender Wärme wie auch bei sinkender beobachtet.

Blaßgelbe Fichtenborkenkäfer hoben in keinem Falle die Flügeldecken und machten auch nicht im geringsten den Versuch zum Fliegen. Die Käfer begannen lediglich bei mehr als 20—23°C rascher und hastiger umher zu laufen.

Strohgelbe und hellbraune Käfer verhielten sich wie die blaßgelben (S. auch Polster 1948).

Lederbraune bis dunkelbraune Fichtenborkenkäfer mit nahezu reifen Gonaden verhielten sich sehr verschieden. Die einen flogen bei rascher Erwärmung gar nicht und hoben nicht einmal die Flügeldecken. Die andern flogen sofort, ohne vorheriges Spreizen der Flügeldecken, das vielfach als eine Art Vorübung zum Flug stattfand. Häufig krochen die Käfer auf die kleinen Papierberge, die ihnen durch Zusammenschieben des Filtrierpapierteppichs geboten wurden, oder sie bestiegen das in der Wanne liegende Thermometer und flogen von den erhöhten Stellen ab.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Die Käfer richteten sich vor dem Abflug etwas auf, wobei die Vorderbeine gestreckt und die Hinterbeine stärker gewinkelt waren. Meist folgte darauf ein kurzes Spreizen der Flügel und Abfliegen. Die niederste Temperatur, bei der in den Versuchen nahezu reife Käfer die Flügel spreizten, betrug 15,8°C. Diese Tiere waren bereits mehrere Tage im Raum gehalten worden und hatten hier auch schon höhere Wärmegrade erlebt. Die weitaus meisten Käfer spreizten aber ihre Flügel erst, nachdem sie 18—23°C warm waren. Ausnahmen, wo braune und sogar dunkelbraune Tiere nicht durch Flügelbewegungen auf höhere Eigenwärme reagierten, kamen mehrfach vor. Die Käfer flogen dann in der Regel auch nicht bei sehr hohen Temperaturen, sondern liefen nur aufgeregt umher und beruhigten sich erst wieder nach dem Absinken der Erwärmung. Die Stimmulierung durch das Tageslicht des Zimmers war diesen Käfern wahrscheinlich nicht hoch genug. Stieg die Temperatur längere Zeit über 45 bis 50°C, so starben die reiferen Borkenkäfer, ähnlich wie die gelben Jungkäfer. Rasches oder langsames Ansteigen der Temperatur, was ja auch im Freien vorkommt, hatte keinen unterschiedlichen Einfluß auf die Ergebnisse. Es mußte nur so vor sich gehen, daß die kleinen Körper der Tiere die Raumtemperatur angenommen hatten. Die Beobachtung des Verhaltens der Tiere wurde bei langsamerem Ansteigen der Temperatur erleichtert und das Mitgehen der Körpertemperatur auf jeden Fall gesichert. Einige Käfer flogen erstmals bei 19,5°C, nachdem vorher 15,8°C geherrscht hatten. Hierbei begannen die Tiere bereits die Flügeldecken zu heben. Die meisten flogen dagegen erst bei Wärmegraden über 23°C. Der Flug wurde von einzelnen bis zu 45°C Lufttemperatur fortgesetzt.

Schwarzbraune Jungkäfer, deren Gonaden reif waren, hoben die Flügeldecken ebenfalls erstmals bei 15,8°C, einzelne fliegende Käfer wurden bei 20,8°C beobachtet, die Hauptmenge dagegen erst bei mehr als 22—23°C.

Bei Versuchen mit schwarzen Altkäfern konnte die äußere Farbe nicht mehr als Hinweis für den Reifezustand der Gonaden verwandt werden. Nachträgliche Präparation erwies, ob es sich um unreife, regenerierende oder wieder ausgereifte Tiere handelte. Unreife, noch nicht regenerierte, schwarze Borkenkäfer flogen ebensowenig wie die gelben bis hellbraunen Jungkäfer. Sie spreizten nicht einmal die Flügeldecken.

Von den regenerierten Käfern hob einer bereits bei 15,8°C die Deckflügel und flog bei 17,5°C.

Diese Flugversuche wurden durch entsprechende Beobachtungen im Dunkeln erweitert. Es zeigte sich, daß die Tiere zum Fliegen nicht unbedingt des Tages- oder Sonnenlichtes bedürfen. Sie fliegen auch bei völliger Dunkelheit, wenn die erforderliche Reife und Wärme der inneren Organe erreicht ist. Diese Tatsache konnte dadurch festgestellt werden, daß man die Käfer, die im Tageslicht des Zimmers geflogen waren, auch zu Versuchen im Dunkeln auswählte. Die nach dem Verdunkeln fliegenden Tiere

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

konnten in dem äußerst schwachen roten Licht der elektrischen Heizquelle eben noch als Schatten erkannt werden. Außerdem verursachten die fliegenden Kerfe beim Auftreffen auf die Glaswand oder den Boden ein leises knackendes Geräusch, das kriechenden Käfern niemals gelang. Die Fluglust der Tiere blieb im Dunkeln wesentlich geringer als im Tages- und gar im Sonnenlicht. Von den Käfern, die im Hellen gerade geflogen waren, erhoben sich im Dunkeln durchschnittlich nur noch 20—30% in die Luft. Beim Hochziehen der Verdunkelung wurde des öfteren beobachtet, daß im gerade wieder einfallenden Tageslicht mehrere Käfer sofort mit dem Fliegen begannen. Franz (1948) vermutete ebenfalls, daß die Fichtenborkenkäfer durch die Tageshelligkeit und die Sonne zum Fliegen verlockt werden. Unsere Ergebnisse beweisen diesen Zusammenhang. Es wird außerdem nachgewiesen, daß Dunkelheit und Dämmerung einen Teil der Borkenkäfer nicht am Fliegen hindert, was auch im Freien in dämmrigen Waldabschnitten mitunter noch spät am Abend zu beobachten war.

Die tödliche Gefahr, die hohe Temperaturen für Borkenkäfer darstellen, konnte im Zusammenhang mit den eben geschilderten Versuchen ebenfalls näher studiert werden. Es ergab sich folgendes:

Bei steigenden Temperaturen wurden die Käfer nicht nur sehr unruhig, auch ihre Bewegung erlitt Störungen. Die blaßgelben Käfer starben bei 42—45° C, die strohgelben und hellbraunen um 45° C. Die gleiche Temperatur hielten braune Jungkäfer noch 2—25 Stunden aus. Hierbei starben trocken und feuchtgehaltene Tiere zu verschiedenen Zeiten. Käfer in feuchten Petrischalen lebten bis zu 25 Stunden, solche in trockenen Schalen durchschnittlich nur 7—10 Stunden. In den feuchten Schalen wurde durch besprühtes Filtrierpapier eine relative Feuchte von 75—90% erzielt. Die trockenen Schalen enthielten kein angefeuchtetes Filtrierpapier. Ihre relative Feuchte lag bei 50%. Die dunkelbraunen Käfer hielten in einer Temperatur von 47° C in der Feuchte noch 5—15 Stunden und bei 48° C noch 8—10 Stunden aus. Stieg die Temperatur auf 50° C oder darüber, so lebten die Kerfe nur noch 5 Minuten in trockenen und bis zu 10 Minuten in feuchten Schalen. Bei einem Versuch mit 60° C waren alle Tiere, die auf feuchtem, wie auf trockenem Filtrierpapier, nach 5 Minuten tot. Die Käfer wurden bei zunehmender Hitze, wie erwähnt, lebhafter, aufgeregter und in steigendem Maße im Ablauf ihrer Bewegungen gestört, bis sie schließlich starben. Hellere Käfer lebten gewöhnlich weniger lange als dunklere, wogegen aber ganz schwarze, nicht regenerierte und wohl auch überalterte Altkäfer ebenso wenig widerstandsfähig waren wie die jungen hellen Tiere.

Entsprechende Versuche wie die eben für *Ips typographus* geschilderten wurden auch mit *Ips cembrae* angestellt. Sie ergaben im wesentlichen dasselbe. Von den hellbraunen Käfern hob einer erst bei 28° C die Flügeldecken, geflogen ist keiner. Braune spreizten die Flügel bei etwa 20° C. Fliegend erhob sich der erste bei einer Mindesttemperatur von 23° C.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

Dunkelbraune Käfer verhielten sich ebenso. Braune Käfer blieben 4 bis 16 Stunden bei 43° C am Leben. In Vergleichsversuchen wurden die Kerfe in der Wohnrinde gelassen und erwärmt. Dieser Aufenthaltsort hatte ungünstige Folgen für die Tiere. Nur einzelne lebten so lange wie diejenigen auf Filtrierpapier. Die meisten starben früher. Temperaturen von 45° C ertrugen die Lärchenborkenkäfer mehr als 20 Stunden lang, die von 48 Grad noch 1—4 Stunden und die über 48° C weniger als 1 Stunde.

6. Zusammenfassung der Ergebnisse

Der Reifezustand der Fichtenborkenkäfer ist größtenteils für ihr Verhalten im Laufe des Jahres maßgebend. Die verschiedenen Grade der Reife lassen sich am Bau der Gonaden erkennen (Fig. 8). Ihr zunehmendes Ausreifen wird äußerlich an dem dunklerwerdenden Chitinpanzer angezeigt. Der Reifezustand schwarzer Altkäfer läßt sich nur durch Sektion feststellen.

Im Frühjahr und Herbst ist das Verhalten der Kerfe in besonders strenger Weise von der Gonadenreife abhängig. Die überwinterten Fichtenborkenkäfer haben auf alle Fälle im Frühjahr einen Reifungsfraß nötig. Sie vollziehen ihn entweder in ihren Winterverstecken (Bäumen, Stöcken und unterirdischen Wurzeln) oder sie müssen nach dem Verlassen des Bodens zu Fuß an bestimmte Fraßorte gelangen (Reisig, Stöcke, stehende Bäume oder Fangbäume). Unreife Käfer fliegen nicht und machen auch bei hohen Temperaturen im Frühjahr vor völliger Reife weder einen Brutflug, noch einen Brutfraß. Zum Brutflug, Mitte April in Süddeutschland, bedarf es außerdem einer Schönwetterlage mit Temperaturen über 20° C.

Im Herbst verlassen die schwarzen Altkäfer ihre Brutgänge und die halb- bis dreiviertelreifen lederbraunen Jungkäfer ihren Geburtsort. Sie suchen sich andere Winterunterschlupfe.

Blaßgelbe und strohgelbe Käfer müssen dagegen im Brutbaum bleiben, weil sie sich wegen des zu weichen Chitins noch nicht durch die Borke arbeiten können.

Gleichfarbige Käfer haben stets den gleichen Reifegrad ihrer Geschlechtsdrüsen, einerlei wo sie sich aufhalten. Ob hungernde Käfer ebenfalls mit dem Ausfärben des Chitins zurückbleiben, wurde nicht beobachtet.

Die Körpertemperatur der Käfer beim Flugbeginn ließ sich durch Versuche im Zimmer ohne Sonne und Versuche im Dunkeln feststellen. Unreife gelbe bis hellbraune Käfer flogen nie, mochten die Temperaturen auch ungewöhnlich hoch sein. Manche dunkelbraune reife Käfer verzichteten mitunter trotz hoher Temperaturen ebenfalls auf das Fliegen.

Vereinzelte andere flogen aber bereits bei knapp 18° C Körperwärme, während die große Mehrzahl bei einer Körperwärme von 23° C zu fliegen begann. In unreifem Zustand flogen auch die schwarzen Elternkäfer nicht, die bereits einen Brutflug ausgeführt hatten. Von den reifen schwarzen Käfern flogen einige bereits unter 20° C. In der Mehrzahl warteten sie ebenfalls eine Körperwärme von 23° C ab. Das Fliegen der Käfer wird nicht nur von der Temperatur, sondern auch vom Licht und seiner Stärke gesteuert. In der Dunkelheit flogen weniger Tiere als im Tageslicht des Zimmers und im Sonnenlicht mehr als im Zimmer. So läßt sich verstehen, daß manche reife Käfer in unseren Zimmerversuchen nicht zum Fliegen gebracht werden konnten.

Bei Temperaturen von 50 und mehr Grad starben alle Käfer rasch. Auch bei Temperaturstufen um 45° C starben sie. Es zeigte sich aber, daß die unreifen hellen Käfer empfindlicher waren als die reiferen dunklen Tiere. Auch schwarze regenerierende Altkäfer waren so empfindlich wie die hellen jungen.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

©www.senckenberg.de/; download www.contributions-to-entomology.org/

7. Literaturverzeichnis

Bender, K., Studien über die Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers, Diss. a. d. Forstzool. Institut Univ. Freiburg, 1948.

Eidmann, H., Lehrbuch der Entomologie. Berlin, 1941.

Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas, **2**. Berlin, 1923.

Franke-Grosmann, H., Über Kopulation, Eiablage und Gelbkörperbildung beim Riesenbastkäfer *Dentroctonus micans* Kug. Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent. 1949, p. 142 bis 153, 1951.

Franz, J., Ökologische Beobachtungen am Buchdrucker (*Ips typographus L*). Teil I. Zool. Jahrb., Syst. **77**, Syst. **77**, 426—442, 1948.

Fuchs, G., Über die Fortpflanzungsverhältnisse der rindenbrütenden Borkenkäfer. München, 1907.

Hennings, C., Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfern. I. *Tomicus typographus*. Naturw. Ztschr. Land. u. Forstwirtsch. **5**, 66—75, 97—125, 221—222, 1907.

Merker, E., Nachrichten aus dem Forstzoologischen Institut Freiburg zur Borkenkäferbekämpfung, 1—14, 1946—48.

—, Zur Biologie der Massenvermehrung der Fichtenborkenkäfer. Archiv Wiss. Ges. Land.- & Forstw. Freiburg/Br., Nr. 1, S. 1—12, 1949.

—, Das Wetter der Jahre 1939—1950 und sein Einfluß auf die Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers in Südbaden. Allg. Forst. u. Jgdztg., **123**, 213—233, 1952; **124**, 1—22, 1953.

—, Lockstoffe und Nährstoffe in Wirtspflanzen einiger Waldschädlinge. Allg. Forst u. Jgdztg., **124**, 138—144, 1953.

Nüsslin, O., Die Generationsfrage bei den Borkenkäfern. Forstw. Centralbl., **48**, 1—15, 1904.

—, Einmalige oder wiederholte Begattung bei Borkenkäfern, insbesondere bei *Ips typographus. L.* Natw. Ztschr. Land.- u. Forstwirtsch., **5**, S. 610—613, 1907.

Nüsslin-Rhumbler, Leitfaden der Forstinsektenkunde. 4. Aufl. Berlin, 1927.

Pauly, A., Über die Generation der Bostrychiden. Allg. Forst- u. Jagdztg., **64**, 373—376, 1888.

Polster, H., Bewegungsvermögen und Flugfähigkeit des Fichtenborkenkäfers. Forstwirtsch.-Holzwirtsch., **2**, 161—163, 1948.

Reitter, E., Fauna Germanica, **5**, Stuttgart, 1916.

Schimitschek, E., Forstentomologische Untersuchungen aus dem Gebiet von Lunz. I. Standortsklima und Kleinklima in ihren Beziehungen zum Entwicklungsablauf und zur Mortalität von Insekten. Ztschr. angew. Ent., **18**, 460—491, 1931.

Schwerdtfeger, F., Ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus L.* Ztschr. angew. Ent., **15**, 335—427, 1929.

Seitner, M., Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähnigen Fichtenborkenkäfers (*Ips typographus L.*) in Österreich und Steiermark in den Jahren 1921 bis einschl. 1922. Zentralbl. ges. Forstwes. **49**, 1—11, 149—162, 270 bis 277, 1923; **50**, 2—23, 1924.

Streller, G. & Ostwald, G., Die Kleine Farbmeßtafel nach Ostwald. Göttingen, 1939.

Vité, J. B., Temperaturversuche an *Ips typographus L.* Zool. Anz., **141**, 195—206, 1952.

Wild, M., Klima und Entwicklung des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus L.* im Hochschwarzwald zwischen 1000 und 1200 m. ü. M., 1947—1950. Diss. a. d. Forstzool. Institut Univ. Freiburg, 1953.

DOI: 10.21248/contrib.entomol.4.3-4.451-468

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Entomologie = Contributions to Entomology

Jahr/Year: 1954

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Merker Ernst, Wild M.

Artikel/Article: Das Reifen der Geschlechtsdrüsen bei dem großen Fichtenborkenkäfer und sein Einfluß auf das Verhalten der Tiere. 451-468