



Vermehrungspotential von Geschwisterbruten des Buchdruckers, *Ips typographus* (LINNAEUS, 1758)

ALEXANDER GASPLMAYR, CHRISTIAN STAUFFER & MARTIN SCHEBECK

Abstract: Reproductive potential of sister broods in the European spruce bark beetle, *Ips typographus* (LINNAEUS, 1758). The European spruce bark beetle *Ips typographus* is the most destructive pest of Norway spruce and mass outbreaks usually occur after abiotic disturbances. Here, we studied the reproductive potential of sister broods, i.e. an additional brood established by re-emerging females, and how this might affect population dynamics. We compared the length of mother tunnels, number of eggs and larvae, and egg mortality among first-generation broods and two consecutive sister broods. Males and females were exposed to spruce logs at 25 °C and long-day (L:D 16:8) under laboratory conditions and brood parameters were evaluated after 14 days. The percentage of females that established a brood was 75 % in the first generation, 100 % in the first sister brood and 75 % in the second sister brood. Average lengths of mother tunnels ranged between 7.47 cm and 10.97 cm and did not differ significantly among each other. Overall, the mean number of eggs was between 16.7 and 49.9, with significant differences between first generation and second sister brood. The mean number of larval tunnels showed a similar pattern. We discuss the importance of sister broods for the population dynamics of *I. typographus* and the evolutionary background of this part of its reproductive biology.

Keywords: *Ips typographus*, Scolytinae, sister broods, bark beetle, reproduction

Citation: GASPLMAYR A., STAUFFER C. & SCHEBECK M. 2021: Vermehrungspotential von Geschwisterbruten des Buchdruckers, *Ips typographus* (LINNAEUS, 1758). – Entomologica Austriaca 28: 7–23.

Einleitung

Der Buchdrucker, *Ips typographus* (LINNAEUS, 1758) (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae), gilt gemeinsam mit dem Kupferstecher, *Pityogenes chalcographus*, als der bedeutendste Borkenkäfer Europas. *Ips typographus* präferiert als Fraß- und Brutbaum die Gemeine Fichte (*Picea abies*), besiedelt aber auch die Waldkiefer (*Pinus sylvestris*), die Europäische Lärche (*Larix decidua*) und andere Koniferen (CHRISTIANSEN & BAKKE 1988, WOOD & BRIGHT 1992, PFEFFER 1995), wobei überwiegend der untere Stammabschnitt befallen wird (SCHWERDTFEGER 1970). Der Buchdrucker ist in weiten Teilen Eurasiens beheimatet, in Habitaten mit geeigneten Wirtsbäumen (WERMELINGER 2004).

Ips typographus gilt als Sekundärparasit und Besiedler von geschwächten und frisch abgestorbenen Bäumen (ANDERBRANT 1989, SCHWENKE 1996). Mit der steigenden Häufigkeit von abiotischen Störungen ändert sich auch das Besiedlungsverhalten des Buchdruckers.

Er wechselt von einer kleinen Population mit wenigen Individuen, die absterbende Bäume befallen, zu einer hohen Anzahl an Käfern, die aktiv gesunde Bäume befallen und zum Absterben bringen können (CHRISTIANSEN & BAKKE 1988, CHRISTIANSEN 2008; SEIDL et al. 2011). Das exponentielle Wachstum von Populationen ist überwiegend auf abiotische Störungen zurückzuführen, die durch Windwurf sowie Wind- und Schneebruch ausgelöst werden (WERMELINGER 2004, SEIDL et al. 2011). Weiters können langanhaltende Trockenperioden, die die Bäume in ihrer Abwehr schwächen und für einen Befall prädisponieren können, zu Massenvermehrungen führen (SEIDL et al. 2016, MARINI et al. 2017).

Der Buchdrucker ist ein polygyner Rindenbrüter. Männchen sind hierbei die Erstbesiedler eines nicht befallenen Baumes, der aufgrund visueller, olfaktorischer und gustatorischer Merkmale ausgewählt wird. Danach fressen sich die männlichen Käfer durch die äußere Rinde und legen im Phloem eine Begattungskammer an. Währenddessen werden Aggregationspheromone ausgesendet, die Artgenossen beiderlei Geschlechts anlocken. Ein Männchen paart sich anschließend mit einem bis drei, selten vier, Weibchen. Diese legen individuelle Muttergänge in der Faserrichtung des Baumes an. An beiden Seiten eines Mutterganges werden bis zu ~80 Eier in Einischen abgelegt und die daraus schlüpfenden Larven fressen in rechtwinkliger Richtung zum Muttergang. Nach der Larvalentwicklung durch drei Larvenstadien erfolgt die Verpuppung in Puppenwiegen. Die Käfer der Filialgeneration führen im angrenzenden Phloem einen Reifungsfraß zur Entwicklung der Gonaden und Flugmuskulatur durch. Danach verlassen die Jungkäfer das Brutsystem, um eine neue Generation anzulegen (SCHWERDTFEGER 1970, POSTNER 1974, WERMELINGER 2004).

Neben der hohen Fekundität und der Kommunikation mit Aggregationspheromonen ist die Ausbildung mehrerer Generationen pro Jahr (i.e. Multivoltinismus) für das Populationswachstum von *I. typographus* von großer Bedeutung. In Jahren günstiger Witterung können bis zu drei Generationen angelegt werden. Nach der Anlage einer Generation kann ein Weibchen die Energiereserven mit einem Regenerationsfraß erneuern, um eine Geschwisterbrut anzulegen (ANDERBRANT 1986, NETHERER et al. 2001).

Geschwisterbruten treten bei verschiedenen Arten der Scolytinae auf. Die Anlage von weiteren Bruten desselben Weibchens wurde zum Beispiel bei *Tomicus piniperda* (SAUVARD 1993), *Ips sexdentatus* (JACTEL & LIEUTIER 1987), *Dendroctonus frontalis* (WAGNER et al. 1981), *Dendroctonus rufipennis* (HANSEN & BENTZ 2003) sowie bei *I. typographus* (ANDERBRANT 1988, 1989; ANDERBRANT & LÖFQVIST 1988) beschrieben.

Hierbei beendet ein Weibchen die Eiablage der ersten Brut, führt einen Regenerationsfraß durch, verlässt das Brutsystem und legt am selben oder einem anderen Baum ein neues Brutsystem an (ANDERBRANT 1986, 1988; WERMELINGER & SEIFERT 1999). Untersuchungen an *I. typographus* von ZOLUBAS & BYERS (1995) zeigten, dass sich wieder ausbohrende Weibchen eine geringere Ausbreitungsdistanz aufweisen, um eine Geschwisterbrut anzulegen, als Individuen, die ihren Überwinterungsort verlassen, um eine erste Brut zu bilden. Der Regenerationsfraß zur Erneuerung der Energiereserven ist optional durchführbar und abhängig von der Vitalität des Weibchens (SCHWERDTFEGER 1970, WERMELINGER 2004). Weiters ist keine erneute Kopulation mit einem Männchen nötig,

damit Geschwisterbruten angelegt werden können (ANDERBRANT & LÖFQVIST 1988). Das Aufsuchen eines Männchens bringt für das Weibchen hingegen gewisse Vorteile mit sich: einerseits die Zeitersparnis durch eine bereits angelegte Begattungskammer durch ein Männchen und andererseits eine geringere Vulnerabilität gegenüber der natürlichen Abwehr eines Baumes. Ein Nachteil, den das frühzeitige Ausbohren aus dem Brutbaum mit sich bringt, kann zum Beispiel eine frühe erneute Aussetzung gegenüber Antagonisten sein (KIRKENDALL 1983).

Große Brutsystemdichten in einem Baum führen zu hoher intraspezifischer Konkurrenz um das vorhandene Substrat, was ein frühzeitiges Verlassen des Baumes auslösen kann (KIRKENDALL 1983). *Ips typographus* verringert die steigende Mortalität durch innerartliche Substratkonkurrenz durch das Aufsuchen eines anderen Brutbaumes und die anschließende Anlage einer Geschwisterbrut (KIRKENDALL 1983, ANDERBRANT et al. 1985). Eine weitere mögliche Strategie, die mit der Anlage von Geschwisterbruten verfolgt wird, kann das Senken der Gefahr vor Krankheiten, Parasiten und Prädatoren innerhalb eines Brutbaumes sein (KIRKENDALL 1983, WESLIEN & REGNANDER 1992, WERMELINGER 2002). Zusätzlich wird vermutet, dass niedrige Energiereserven der weiblichen Parentalkäfer diese zum Ausbohren und zu einem Regenerationsfraß bewegen (ANDERBRANT 1989).

Die Anzahl der Nachkommen in den Geschwisterbruten des Buchdruckers wird von ANDERBRANT & LÖFQVIST (1988) als unabhängig von der Fekundität der ersten Brut beschrieben und kann mit einer gleich großen Anzahl angelegt werden. Die Überlebensfähigkeit von *I. typographus* nimmt mit der Verweildauer in der ersten Brut, durch die Abnahme der Substratqualität, immer weiter ab. Somit sind Individuen, welche eine große Nachkommenschaft in der Filialgeneration angelegt haben, weniger in der Lage eine große zweite Brut (Geschwisterbrut) anzulegen (ANDERBRANT 1988).

Weibchen in niedrigen Höhenlagen sind aufgrund moderater Witterungsbedingungen stärker dazu in der Lage Geschwisterbruten auszubilden als Weibchen in größeren Seehöhen. In Tieflagen mit langen Vegetationszeiten und günstigen Umweltbedingungen können bis zu drei Geschwisterbruten angelegt werden (NETHERER et al. 2001). Zusätzlich kann das Vorhandensein männlicher Individuen die Chance auf eine erfolgreiche Geschwisterbrut erhöhen. Weibliche Individuen sind aber durchaus in der Lage, ohne weitere Befruchtung erfolgreiche Geschwisterbruten anzulegen (ANDERBRANT & LÖFQVIST 1988, NETHERER et al. 2001). Die Bereitschaft zur Anlage einer Geschwisterbrut eines solitären weiblichen Parentalkäfers wird jedoch als geringer eingeschätzt als die Bereitschaft bei einer pärchenweisen Besiedlung (KRITSCH 2005).

Die Relevanz von Geschwisterbruten in Bezug auf die Populationsentwicklung wird bei univoltinen Individuen als hoch, bei multivoltinen Individuen als gering eingestuft (NETHERER et al. 2001). In höheren Lagen, wo große Wintermortalität herrschen kann, leisten Geschwisterbruten einen großen Beitrag zur Vermehrung (ANNILA 1969). In tieferen Lagen, mit zwei oder drei Generationen pro Jahr, haben Geschwisterbruten nur einen moderaten Einfluss auf das Populationswachstum (WERMELINGER & SEIFERT 1999, NETHERER et al. 2001).

Ziel dieser Untersuchung war es, das Vermehrungspotential von Geschwisterbruten und den potentiellen Einfluss auf das Populationswachstum von *I. typographus* zu beurteilen. Es wurde die Frage bearbeitet, ob die Bereitschaft zur Anlage eines Brutsystems aufrecht bleibt oder diese mit steigender Anzahl an Bruten abnimmt. Weiters wurde untersucht, ob die Fekundität der Filialgeneration hin zu den folgenden Geschwisterbruten abnimmt. Die Fekundität wurde hinsichtlich der Anzahl der abgelegten Eier und der sich entwickelnden Larven beurteilt.

Material und Methoden

Herkunft des Käfermaterials

Die in den Versuchen verwendeten Buchdruckerindividuen stammten aus der Zucht des Instituts für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz, Universität für Bodenkultur Wien.

Alle Versuche wurden in einem Klimaraum unter kontrollierten Bedingungen, bei einer konstanten Temperatur von 25 °C ($\pm 1^\circ$ C) und Langtag (L:D 16h: 8h), durchgeführt. Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 65 % und 92 %.

Versuchsvorbereitung

Die Individuen für die Geschwisterbrutversuche wurden aus den Zuchtkäfigen frühestens vier Wochen nach dem ursprünglichen Ansatz entnommen (Parentalkäfer verlassen nach ca. zwei Wochen ihr Brutsystem zur Anlage von Geschwisterbruten (M. SCHEBECK, unpublizierte Beobachtung); die Versuche sollten mit Filiälkäfern durchgeführt werden, die zuvor noch nicht kopuliert und noch keine Brut angelegt hatten). Darüber hinaus wurden nur frisch geschlüpfte, möglichst vitale Käfer für die Ansatzversuche verwendet.

Die Geschlechterbestimmung erfolgte nach SCHLYTER & CEDERHOLM (1981).

Versuchsaufbau

Die Ansatzversuche zur Untersuchung des Vermehrungspotentials von Geschwisterbruten erfolgten in Kunststoffboxen mit Deckeln (56 x 39 x 28 cm). Um eine ausreichende Sauerstoffversorgung und Luftzirkulation zu gewährleisten, wurde der Deckel mit einem Loch (40 x 15 cm) versehen, welches mit einem feinmaschigen Metallgitter (0,25 x 0,25 mm) verschlossen wurde.

Als Brutholz für die Ansätze wurden Stämme von *P. abies* aus Prinzersdorf, Niederösterreich, mit einer Länge von etwa 23 cm und einem Durchmesser von 10 bis 15 cm verwendet.

Versuchsablauf

Ziel der Untersuchungen war, das Vermehrungspotential (i.e. Brutbereitschaft, Fekundität) der Filialgeneration mit zwei darauffolgenden Geschwisterbruten zu vergleichen. Bei jedem erneuten Ansatz wurde dasselbe Buchdruckerweibchen, jedoch neue Männchen und frische Brutstämme verwendet.

Die Untersuchung begann mit dem Ansatz von 20 männlichen Individuen, die einzeln und frei zu 20 Brutstämmen hinzugefügt wurden (i.e. ein Männchen pro Stamm

Tab. 1: Beispielhafter zeitlicher Ablauf eines Versuchsdurchganges

Datum	Tätigkeit
Entwicklung der Filialgeneration	
28.01.2020	Ansatz Männchen → Anlage der Begattungskammer
30.01.2020	Ansatz Weibchen → Kopulation mit Männchen
bis 12.02.2020	Entwicklungszeit → Anlage des Brutsystems
12.02.2020	Öffnung des Brutstamms → Auswertung des Brutsystems; Absammeln des weiblichen Parentalkäfers
Entwicklung der 1. Geschwisterbrut	
10.02.2020	Ansatz neues Männchen → Anlage der Begattungskammer
12.02.2020	Ansatz des alten Weibchens → Kopulation mit Männchen
bis 26.02.2020	Entwicklungszeit → Anlage des Brutsystems
26.02.2020	Öffnung des Brutstammes → Auswertung des Brutsystems; Absammeln des weiblichen Parentalkäfers
Entwicklung der 2. Geschwisterbrut	
24.02.2020	Ansatz neues Männchen → Anlage der Begattungskammer
26.02.2020	Ansatz des alten Weibchens → Kopulation mit Männchen
bis 11.03.2020	Entwicklungszeit → Anlage des Brutsystems
11.03.2020	Öffnung des Brutstammes → Auswertung des Brutsystems; Ende des Versuchsablaufes

und Box) (Tab. 1). Diese Männchen bohrten sich in die Borke ein und warfen rötlichbraunes Bohrmehl aus, welches als Merkmal für die erfolgreiche Anlage einer Begattungskammer herangezogen wurde. Hatte sich ein Männchen bis zum zweiten Tag nach dem Ansatz nicht eingebohrt, wurde es durch ein neues Individuum ersetzt.

Am zweiten Tag nach dem Ansatz der Männchen wurde je ein Weibchen hinzugefügt. Weibliche Individuen wurden nahe des vom männlichen Parentalkäfer angelegten Bohrlochs angesetzt, um das Auffinden der Begattungskammer zu erleichtern. Anschließend wurde eine Versuchsphase von 14 Tagen festgelegt, in der die Kopulation, die Anlage des Muttergangs, der Einischen und die Ausbildung der Larvengänge erfolgen sollte.

Nach Ablauf der 14 Tage wurden die Versuchsstämme entrindet, mit dem Augenmerk, die weiblichen Parentalkäfer lebend einzusammeln sowie das im Bast angelegte Brutsystem und die Nachkommenschaft zu erhalten.

Für die Vergleiche des Vermehrungspotentials zwischen der Filialgeneration und den folgenden Geschwisterbruten wurden folgende Parameter herangezogen:

1. Anlagebereitschaft der Geschwisterbruten

Unter der Anlagebereitschaft ist der Anteil an erfolgreich angelegten Brutsystemen im Verhältnis zu den insgesamt angesetzten weiblichen Individuen zu verstehen. Als erfolgreich galt ein Brutsystem dann, wenn ein Muttergang und Einischen angelegt wurden und sich Larven entwickelt hatten.

2. Länge der Muttergänge

Die Muttergänge von *I. typographus* werden beginnend von der Begattungskammer ausgebildet und auch nach der letzten Eiablage bis zum Ausbohren aus dem Brutsystem erweitert. Diese Erweiterung des Muttergangs dient dem weiblichen Parentalkäfer als Regenerationsfraß. Die Messung der Mutterganglänge erfolgte von der Begattungskammer bis zum am weitest davon entfernten Punkt.

3. Anzahl der angelegten Einischen

Die Anlage der Einischen erfolgt durch den weiblichen Käfer, der die Nische freilegt, ein Ei ablegt und dann die Nische wieder mit Bohrmehl verschließt. Es wurden alle angelegten Einischen ausgewertet, unabhängig davon, ob ein Ei abgelegt wurde beziehungsweise, ob sich daraus eine Larve entwickelte.

4. Anzahl der ausgebildeten Larvengänge

Aus den in den Einischen abgelegten Eiern entwickeln sich die Larven. Dabei wird meist in horizontaler Richtung ein Larvengang angelegt. Es wurden alle mit freiem Auge erkennbaren Larvengänge aufgenommen, selbst wenn sich diese durch Hindernisse nicht vollständig entwickeln konnten.

5. Eimortalität

Die Eimortalität ergab sich aus dem Verhältnis zwischen der Anzahl der Larvengänge und der Anzahl der Einischen.

Um die abgesammelten weiblichen Parentalkäfer ohne zeitliche Verzögerung für einen erneuten Versuchsdurchlauf zur Anlage von Geschwisterbruten an Brutstämmen ansetzen zu können, wurden zwei Tage vor dem Öffnen der Stämme der Filialgeneration neue männliche Parentalkäfer an frischen Stammstücken angesetzt (unter der Annahme, dass das Einbohren und die Anlage der Begattungskammer zwei Tage dauert). Die zuvor abgesammelten Weibchen wurden analog zum ersten Durchlauf wieder zu den Männchen gesetzt. Weitere 14 Tage Entwicklungszeit folgten für die Ausbildung der 1. Geschwisterbrut, welche anschließend wieder mit denselben Parametern ausgewertet wurde. Das Prozedere wiederholte sich ein weiteres Mal für die Ausbildung der 2. Geschwisterbrut (Tab. 1, Tab. 2).

Statistische Auswertung

Für die statistische Auswertung wurde das Programm R, Version 3.6.3 (THE R FOUNDATION 2020) verwendet. Die Normalverteilung der Daten wurde anhand des Shapiro-Wilk Normality-Tests überprüft. Das Signifikanzniveau lag bei $\alpha = 0.05$.

Aufgrund der Mortalität der Versuchskäfer wurde der Stichprobenumfang von Ansatz zu Ansatz kleiner (Ansatz Filialgeneration 20 Wiederholungen, Ansatz 1. Geschwisterbrut 10 Wiederholungen, Ansatz 2. Geschwisterbrut 4 Wiederholungen). Der Shapiro-Wilk Normality-Test wird erst bei großen Stichprobenumfängen signifikant, deshalb wurde die Überprüfung auf gegebene Normalverteilung mit der Darstellung als Quantile-Quantile-Plots und als Histogramm ergänzt. Für statistische Vergleiche von drei Stichproben (Parameter der Filialgeneration, der 1. und 2. Geschwisterbrut) wurde – nach Testung auf Normalverteilung der Daten – eine einfaktorische ANOVA durchgeführt. Anschließend

wurde die Varianzhomogenität mit dem Bartlett-Test überprüft. Ergab die ANOVA signifikante Unterschiede (p -Wert $<0,05$) wurde ein Post-Hoc-Test (Tukey-Kramer-Test) durchgeführt, um die sich signifikant voneinander unterscheidenden Stichproben zu ermitteln.

Weiters wurden Brutsysteme mit kurzen Muttergängen und 1 bis 3 angelegten Einischen („Beinahe-Fehlversuche“) nicht in die Auswertung miteinbezogen.

Ergebnisse

Anlagebereitschaft

Die Ansätze von *I. typographus* erfolgten paarweise an 20 Fichtenstammstücken (Tab. 2). Von diesen 20 weiblichen Parentalkäfern wurden 15 Brutsysteme angelegt, an fünf Stammstücken wurden keine Brutsysteme und Muttergänge angelegt, das heißt, die Anlagebereitschaft betrug 75 %. Die Weibchen, die keine Brutsysteme anlegten, bildeten in manchen Fällen muttergangähnliche Erweiterungen ohne eine Ablage von Eiern oder verließen die Begattungskammer und wurden tot in den Boxen aufgefunden. Nach 14 Tagen (i.e. Öffnung der Stämme) wurden in diesen 15 angelegten Brutsystemen zehn weibliche Parentalkäfer lebend, fünf weibliche Parentalkäfer tot aufgefunden. Die Mortalität der weiblichen Parentalkäfer, die eine Brut angelegt hatten, lag somit bei 33 %.

Die Bereitschaft der weiblichen Parentalkäfer zur Anlage einer 1. Geschwisterbrut lag bei 100 % (Tab. 2). Von zehn angesetzten Weibchen legten alle, im paarweisen Ansatz mit einem neuen männlichen Parentalkäfer, erfolgreich eine Geschwisterbrut an. Nach 14 Tagen (i.e. Öffnung der Stämme) lag die Mortalität der weiblichen Parentalkäfer bei 60 %; nach dieser Zeit lebten noch vier der zehn angesetzten Weibchen.

Tab. 2: Anlagebereitschaft und Mortalität der Parentalkäfer der Filialgeneration, der 1. Geschwisterbrut und der 2. Geschwisterbrut

Filialgeneration	Anzahl		Anzahl
Ansätze (Versuchsbeginn)	20	ausgebildete Brutsysteme	15
ausgebildete Brutsysteme	15	davon lebende weibliche Parentalkäfer	10
keine ausgebildeten Brutsysteme	5	davon tote weibliche Parentalkäfer	5
Anlagebereitschaft [%]	75	Mortalität der weiblichen Parentalkäfer [%]	33
1. Geschwisterbrut	Anzahl		Anzahl
Ansätze (Versuchsbeginn)	10	ausgebildete Brutsysteme	10
ausgebildete Brutsysteme	10	davon lebende weibliche Parentalkäfer	4
keine ausgebildeten Brutsysteme	0	davon tote weibliche Parentalkäfer	6
Anlagebereitschaft [%]	100	Mortalität der weiblichen Parentalkäfer [%]	60
2. Geschwisterbrut	Anzahl		Anzahl
Ansätze (Versuchsbeginn)	4	ausgebildete Brutsysteme	3
ausgebildete Brutsysteme	3	davon lebende weibliche Parentalkäfer	0
keine ausgebildeten Brutsysteme	1	davon tote weibliche Parentalkäfer	3
Anlagebereitschaft [%]	75	Mortalität der weiblichen Parentalkäfer [%]	100

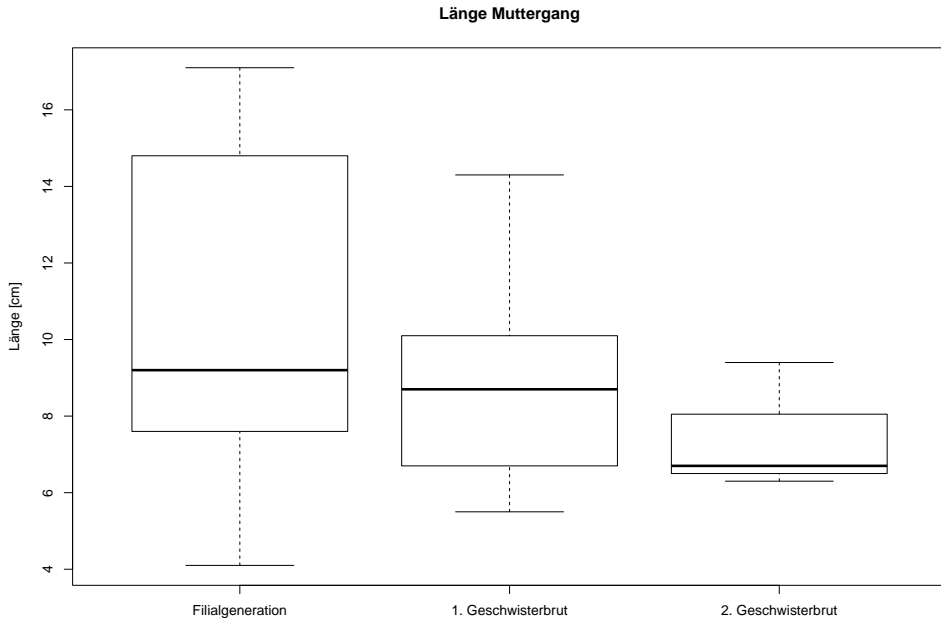


Abb. 1: Mutterganglängen in der Filialgeneration, der 1. Geschwisterbrut und der 2. Geschwisterbrut

Die Bereitschaft der weiblichen Parentalkäfer zur Anlage einer 2. Geschwisterbrut lag bei 75 % (Tab. 2), drei der vier ansetzten Weibchen legten eine zweite Geschwisterbrut an. Die Mortalität nach der Anlage der Geschwisterbrut lag bei 100 %. Nach 14 Tagen (i.e. Öffnung der Stämme) waren alle weiblichen Parentalkäfer tot.

Länge der Muttergänge

Die Länge der Muttergänge (Abb. 1) variierte bei der Ausbildung der Filialgeneration von 4,10 cm bis maximal 17,10 cm. Die mittlere Länge lag bei 10,97 cm (\pm 4,62 cm; Standardabweichung). Die Muttergänge der 1. Geschwisterbrut (Abb. 1) wiesen eine Mindestlänge von 5,50 cm, eine Maximallänge von 14,30 cm auf. Der Mittelwert der Muttergänge lag bei 8,82 cm (\pm 2,57 cm). Die Länge der Muttergänge der 2. Geschwisterbrut (Abb. 1) lag zwischen 6,30 cm und 9,40 cm. Der Mittelwert der Stichprobe lag bei 7,47 cm (\pm 1,69 cm). Es wurden keine signifikanten Unterschiede der mittleren Mutterganglängen im Vergleich Filialgeneration – 1. Geschwisterbrut – 2. Geschwisterbrut festgestellt ($p = 0,231$).

Anzahl der Einischen

Die geringste Anzahl an Einischen (Abb. 2) eines Parentalkäfers bei der Anlage der Filialgeneration betrug elf Stück, als Maximum wurde eine Anzahl von 98 Einischen beobachtet. Der Mittelwert betrug 49,92 (\pm 24,28; Standardabweichung). Die Mindestanzahl an Einischen (Abb. 2) pro Brutsystem bei der Anlage der 1. Geschwisterbrut betrug 15, maximal wurden 63 Einischen angelegt. Der Mittelwert lag bei 36,40 Einischen

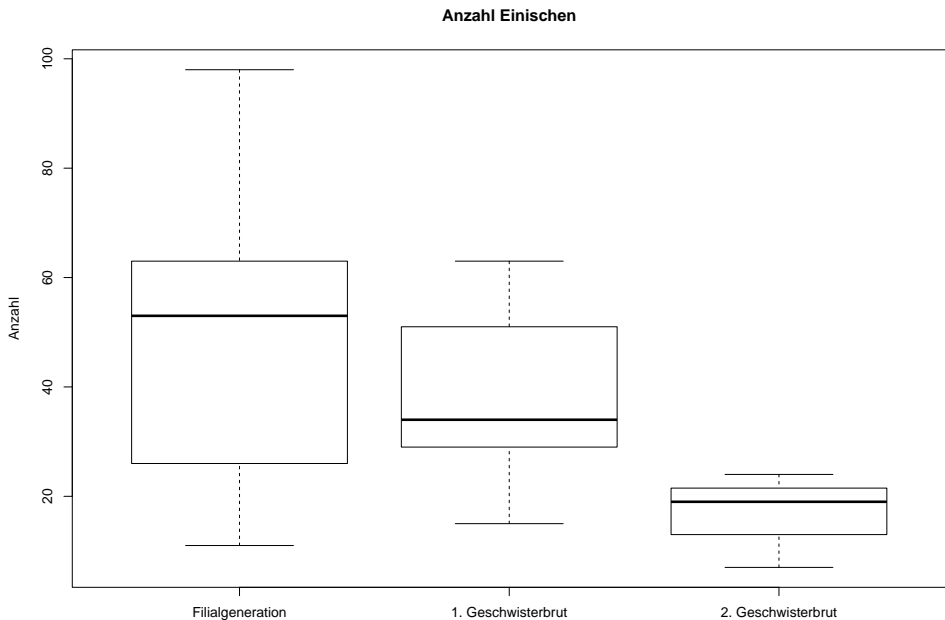


Abb. 2: Anzahl der Einischen in der Filialgeneration, der 1. Geschwisterbrut und der 2. Geschwisterbrut

($\pm 15,46$). Die Ergebnisse der 2. Geschwisterbrut (Abb. 2) lieferten eine Mindestanzahl von sieben Einischen, eine Maximalanzahl von 24 Einischen. Im Mittel wurden 16,67 Einischen ($\pm 8,74$) beobachtet. Die ANOVA lieferte im Vergleich Filialgeneration – 1. Geschwisterbrut – 2. Geschwisterbrut signifikante Unterschiede ($p = 0,040$). Der Tukey-Kramer-Test im Vergleich der Filialgeneration mit der 1. Geschwisterbrut ($p = 0,269$) und im Vergleich der 1. Geschwisterbrut mit der 2. Geschwisterbrut ($p = 0,316$) zeigte keine signifikanten Unterschiede. Der Vergleich der Filialgeneration mit der 2. Geschwisterbrut wies signifikante Unterschiede auf ($p = 0,043$).

Anzahl der Larvengänge

Die Anzahl der Larvengänge fiel geringer aus als die Anzahl der Einischen. Dies ist darauf zurückzuführen, dass nicht in alle angelegten Einischen ein Ei abgelegt wurde bzw. Eier während der Embryonalentwicklung womöglich abstarben. Bei den zuletzt angelegten Nischen wurden oft keine abgelegten Eier beobachtet. Die geringste Anzahl an ausgebildeten Larvengängen (Abb. 3) der Filialgeneration betrug elf Stück, als Maximum wurde eine Anzahl von 92 Larvengängen beobachtet. Der Mittelwert lag bei 47,62 ($\pm 22,91$; Standardabweichung). Die Mindestanzahl an ausgebildeten Larvengängen pro Brutsystem der 1. Geschwisterbrut (Abb. 3) betrug zwölf, maximal wurden 54 Larvengänge ausgebildet. Der Mittelwert betrug 31,60 Larvengänge ($\pm 13,36$). Die Ergebnisse der 2. Geschwisterbrut (Abb. 3) lieferten eine Mindestanzahl von sieben Larvengängen, eine Maximalanzahl von 17 Larvengängen, mit einem Mittelwert von 12,67 Larvengängen ($\pm 5,13$). Die Varianzanalyse lieferte im Vergleich Filialgeneration

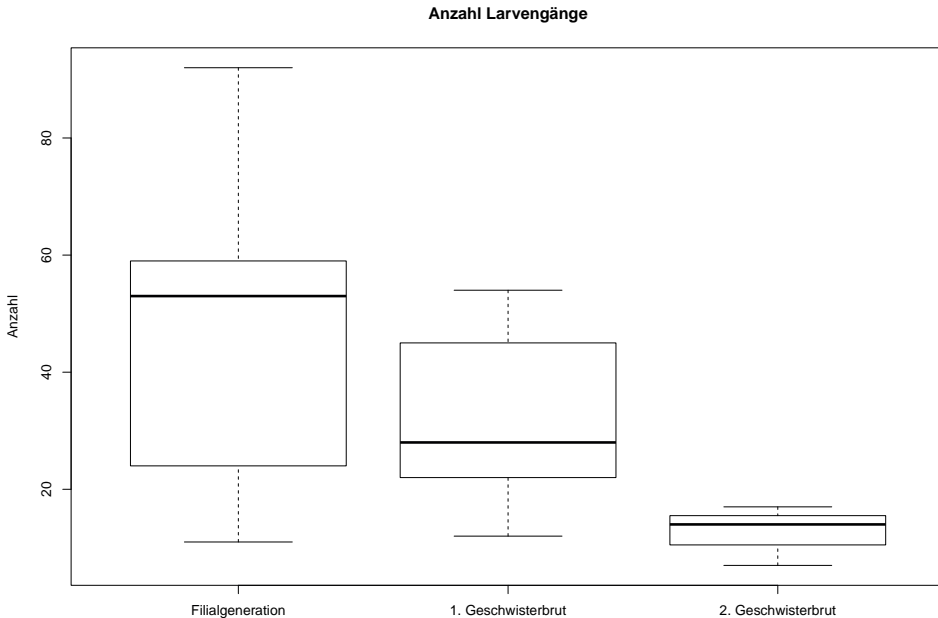


Abb. 3: Anzahl der Larvengänge in der Filialgeneration, der 1. Geschwisterbrut und der 2. Geschwisterbrut

– 1. Geschwisterbrut – 2. Geschwisterbrut signifikante Unterschiede ($p = 0,014$). Der Tukey-Kramer-Test ergab im Vergleich der Filialgeneration mit der 1. Geschwisterbrut ($p = 0,123$) und im Vergleich der 1. Geschwisterbrut mit der 2. Geschwisterbrut ($p = 0,289$) keine signifikanten Unterschiede. Der Vergleich der Filialgeneration mit der 2. Geschwisterbrut wies signifikante Unterschiede auf ($p = 0,019$).

Eimortalität

Die Anzahl der ausgebildeten Larvengänge unterschied sich in einem geringen Ausmaß von den angelegten Einischen. Dies ist womöglich auf Ei-Mortalität zurückzuführen. Die Ei-Mortalität der Filialgeneration lag im Mittel bei etwa $2,31 (\pm 2,43; \text{Standardabweichung})$ Eiern. Die Ei-Mortalität fiel in der 1. Geschwisterbrut etwas größer aus ($4,80 \pm 3,26$) und nahm in der 2. Geschwisterbrut wieder leicht ab ($4,00 \pm 3,61$). In relativen Zahlen lag die Eimortalität in der Filialgeneration bei etwa $4,6\%$ ($30/649$ Einischen). In der 1. Geschwisterbrut lag die Eimortalität bei $13,2\%$ ($48/364$ Einischen) und in der 2. Geschwisterbrut bei $24,0\%$ ($12/50$ Einischen). Es wurden keine signifikanten Unterschiede der mittleren Eimortalitäten im Vergleich Filialgeneration – 1. Geschwisterbrut – 2. Geschwisterbrut festgestellt ($p = 0,138$).

Diskussion

Der Buchdrucker ist der wichtigste Forstschädling in fichtendominierten Waldökosystemen Eurasiens (HARDING & RAVN 1985, WERMELINGER 2004). Aufgrund artspezifischer Charakteristika, wie intraspezifische Kommunikation mit Aggregationspheromonen und Assoziation mit Bläuepilzen, ist *I. typographus* ein effizienter Besiedler von Fichten

(SCHLYTER & LÖFQVIST 1986, JANKOWIAK 2005). Weiters verhelfen dem Buchdrucker eine hohe Fekundität und mehrere Generationen pro Jahr (Multivoltinismus) zu einer hohen Individuenzahl und einer weiten Verbreitung (POSTNER 1974, CHRISTIANSEN & BAKKE 1988, WERMELINGER & SEIFERT 1999). Als weiterer und hier bearbeiteter Aspekt ist die Ausbildung von Geschwisterbruten anzuführen, die einen wichtigen Beitrag zur Populationsentwicklung von *I. typographus* leisten können (MARTINEK 1957, ANNILA 1969, WERMELINGER & SEIFERT 1999).

Anlagebereitschaft der Geschwisterbruten

Die Anlagebereitschaft einer Geschwisterbrut wurde anhand der erfolgreich ausgebildeten Brutsysteme ermittelt. Als erfolgreich angelegt galt ein Brutsystem, wenn bei der Auswertung sich die Muttergänge, Einischen und Larvengänge entwickelt hatten.

Die Anlagebereitschaft der 1. Geschwisterbrut lag bei 100 %, 10/10 Individuen legten im pärchenweisen Ansatz erfolgreich eine Geschwisterbrut an. Die Bereitschaft deckt sich mit den Ergebnissen von ANDERBRANT & LÖFQVIST (1988) die eine Bereitschaft von 94 % (46/49 Individuen) beschreiben und den Ergebnissen von KRITSCH (2005) der eine Bereitschaft von 90 % im pärchenweisen Ansatz anführt.

Die Anlagebereitschaft der 2. Geschwisterbrut lag bei 75 %; diese Ergebnisse sind möglicherweise vom Stichprobenumfang (n = 4) beeinflusst. Die Bereitschaft entspricht jedoch den Ergebnissen, welche NETHERER et al. (2001) beobachteten (60 % in Mittel- und Hochlagenherkünften, 75 % in Tieflagenherkünften).

Mutterganglängen

Die Mutterganglängen der drei Versuchsvarianten wiesen keine signifikanten Unterschiede auf. Jedoch kann die Länge der Muttergänge nur schwer mit der Fekundität in Verbindung gebracht werden, da der Regenerationsfraß im selben Brutsystem erfolgen kann. Dabei werden nach der letzten Eiablage die Muttergänge erweitert, bis das weibliche Individuum das Brutsystem für die Anlage der Geschwisterbrut verlässt. Einerseits gab es Brutsysteme, die eine Länge von 16,5 cm und eine Anzahl von 98 angelegten Einischen aufwiesen, andererseits wurden Brutsysteme mit einer Mutterganglänge von 16,4 cm und 47 angelegten Einischen beobachtet.

KRITSCH (2005) beschreibt bei der 1. Geschwisterbrut die längsten Muttergänge. Diese Mutterganglänge stand in positiver Korrelation zur Fekundität (Anzahl an Einischen). Weiters nahm die Länge der Muttergänge zu, je länger die Verweildauer des weiblichen Individuums im Brutsystem war. Die Fekundität wird zum Beispiel von innerartlicher Konkurrenz und der Brutmaterialqualität beeinflusst, die Mutterganglänge hingegen ist hierfür kein alleiniger Parameter (KRITSCH 2005).

Fekundität

Die Anzahl angelegter Einischen pro Weibchen in der Filialgeneration variierte zwischen 11 und 98, mit einer mittleren Anzahl von knapp 50 Einischen. ANDERBRANT & LÖFQVIST (1988) erhielten eine ähnliche Variationsbreite von 5 bis 145 angelegten Einischen und einer mittleren Anzahl von etwa 58 Einischen. Die ermittelte mittlere Fekundität bei WERMELINGER & SEIFERT (1999) hingegen fiel deutlich geringer aus (etwa 20 Eier

pro Weibchen). KRITSCH (2005) beobachtete eine durchschnittliche Eianzahl von 36 Stück. Die große Variationsbreite kann als üblich angesehen werden, da die Anzahl der angelegten Einischen von der Vitalität des Weibchens, der Besiedlungsdichte und der Phloemqualität des Baumes abhängen kann (MILLS 1986; ANDERBRANT 1990).

Die Fekundität der 1. Geschwisterbrut fiel geringer als die der Filialgeneration aus. Es wurden im Mittel 36,4 Einischen pro Muttergang angelegt. ANDERBRANT & LÖFQVIST (1988) beschrieben eine ähnliche mittlere Anzahl von etwa 43 Einischen, WERMELINGER & SEIFERT (1999) beobachteten eine mittlere Anzahl von 15 Einischen in der 1. Geschwisterbrut. KRITSCH (2005) beobachtete für die 1. Geschwisterbrut eine mittlere Anzahl von etwa 53 Eiern pro Muttergang im pärchenweisen Ansatz.

Die mittlere Anzahl der Einischen in der 2. Geschwisterbrut betrug etwa 16,7 Stück. WERMELINGER & SEIFERT (1999) beschrieben für die 2. Geschwisterbrut eine mittlere Anzahl an Einischen von etwa 10 Stück. Die mittlere Anzahl an abgelegten Eiern pro Muttergang betrug bei KRITSCH (2005) in etwa 29 Stück im pärchenweisen Ansatz.

Entwicklung der Larven

Die Anzahl der sich entwickelten Larven nahm im Vergleich mit den zuvor angelegten Einischen gering ab, was auf Eimortalität oder fehlende Eiablage zurückzuführen ist. Wichtig ist hierbei, dass nur die Anzahl der Einischen aufgenommen wurde und nicht die Anzahl der abgelegten Eier. Somit führen leere Einischen schon zu einer geringeren Nachkommenschaft, ohne dass Eimortalität auftritt.

Der Mittelwert der Einischen in der Filialgeneration betrug etwa 50 Stück, die mittlere Anzahl der Larven etwa 48 Stück. Im Vergleich beschreiben NETHERER et al. (2001) eine mittlere Anzahl von etwa 9 (Tieflage), 32 (Mittellage) und 28 Larvengängen (Hochlage). In der 1. Geschwisterbrut wurden im Mittel 37 Einischen und 32 Larvengänge beobachtet. Die Ergebnisse von NETHERER et al. (2001) betrug in etwa 19, 27 und 20 Larvengänge, in Tief-, Mittel- und Hochlagen. In der 2. Geschwisterbrut wurden im Mittel 17 Einischen und 13 Larvengänge beobachtet. Die Ergebnisse von NETHERER et al. (2001) lieferten in der 2. Geschwisterbrut eine mittlere Anzahl für die Tieflage von etwa 7 Larvengängen und für die Mittellage von etwa 8 Larvengängen.

Eine Ursache für leere Einischen können bereits erschöpfte Ovariolen des Weibchens sein. Die Eimortalität wird von der Vitalität des weiblichen Individuums, Parasiten, Pathogenen und der natürlichen Abwehr der Bäume beeinflusst (MILLS 1986, ANDERBRANT 1990).

Einfluss von Geschwisterbruten auf Populationswachstum und Schadpotential des Buchdruckers

Der Einfluss von Geschwisterbruten auf das Populationswachstum wird in niedrigeren Höhenlagen geringer eingestuft als in größeren Seehöhen (NETHERER et al. 2001).

In Hochlagen beeinflussen Bedingungen, wie eine kurze Vegetationsperiode, die Generationenausbildung negativ und die Mortalität kann durch geringere Temperaturen größer sein (BAKKE 1983, WERMELINGER & SEIFERT 1998, 1999). In Tieflagen sind die

Vegetationszeiträume länger und die optimaleren Umweltbedingungen tragen positiv zu einer hohen Fekundität, mehreren Generationen pro Jahr und einer geringeren Mortalität bei. Eine geringere Wintermortalität führt im folgenden Frühjahr zu einer hohen Anzahl an überlebenden Individuen (WERMELINGER & SEIFERT 1999).

Die Nachkommenschaft aus den Geschwisterbruten im Verhältnis zur Gesamtpopulation in Hochlagen ist um ein Vielfaches höher als in Tieflagen (WERMELINGER & SEIFERT 1999). Durch die zusätzliche Anlage von Geschwisterbruten steigt das Schadpotential von *I. typographus* folglich stärker in den Hochlagen als in den Tieflagen (NETHERER et al. 2001).

Unter Labor- (ANDERBRANT et al. 1985) und Freilandbedingungen (OGIBIN 1973) wurde festgestellt, dass bei hoher Brutsystemdichte, ausgelöst durch intraspezifische Konkurrenz, die Parentalkäfer früher und zeitlich konzentrierter einen Brutbaum verlassen. Nach DAVIDKOVA & DOLEZAL (2017) können sich die weiblichen Parentalkäfer der 1. und 2. Geschwisterbrut bei günstigen Wetterbedingungen bereits nach 20 Tagen wieder ausbohren. Das frühzeitige und konzentrierte Ausfliegen der Parentalkäfer hat zur Folge, dass größere Mengen an Individuen vitale Bäume befallen und die Abwehr effektiver überwinden können. Durch die geringeren Zeitabstände zwischen Beendigung der ersten Brut und der Anlage einer Geschwisterbrut beginnen sich die Entwicklungszeiträume zu überlappen (DAVIDKOVA & DOLEZAL 2017).

Evolutionäre Aspekte von Geschwisterbruten bei Borkenkäfern

Die Anlage von Geschwisterbruten und das damit verbundene Verlassen der kürzlich angelegten Brut wurde bei manchen Arten der Scolytinae beschrieben. Dabei sind *T. piniperda* (SAUVARD 1993), *I. sexdentatus* (JACTEL & LIEUTIER 1987), *D. frontalis* (WAGNER et al. 1981), *D. rufipennis* (HANSEN & BENTZ 2003) sowie *I. typographus* (ANDERBRANT 1988, 1989; ANDERBRANT & LÖFQVIST 1988) zu nennen.

Bei *T. piniperda* liegt die mittlere Anzahl bei circa zwei erfolgreich angelegten Geschwisterbruten, mit einer gleichbleibenden Fekundität (SAUVARD 1993). Mit einer Fekundität von etwa 40 bis 50 Nachkommen pro Geschwisterbrut und in Extremfällen bis zu vier oder fünf erfolgreichen Geschwisterbruten wird beschrieben, dass die Hälfte der jährlichen Nachkommenschaft von *T. piniperda* sich in Geschwisterbruten entwickeln kann (SAUVARD 1993).

Ähnlich wie bei *I. typographus* nimmt auch bei *I. sexdentatus* die Ausbohrbereitschaft zur Anlage einer Geschwisterbrut bei hoher Individuendichte zu. Es können bis zu zwei erfolgreiche Geschwisterbruten angelegt werden, mit einer Fekundität von etwa 20 bis 60 Nachkommen pro Brut (JACTEL & LIEUTIER 1987).

Dem Zurücklassen der Nachkommenschaft bei der Anlage einer Geschwisterbrut und dem sich potentiellen Aussetzen gegenüber Antagonisten oder widrigen Umweltbedingungen stehen positive Effekte gegenüber. Wesentliche Vorteile können frisches Substrat für die Anlage einer neuen Brut sein, da mit fortschreitender Zeit und steigender Besiedlungsdichte die Substratqualität abnimmt. Weiters könnte der Regenerationsfraß von geschwächten Weibchen genutzt werden, um einen anderen Baum erfolgreich zu besiedeln (KIRKENDALL 1983).

KIRKENDALL (1983) stellte drei Hypothesen auf, die erklären können, warum Parentalweibchen durch das Verlassen des Brutbaumes sich Risiken aussetzen, um gewisse Vorteile zu erhalten:

- 1) Die „bankruptcy“-Hypothese besagt, dass Parentalweibchen durch die Eiablage ein Nahrungsdefizit aufbauen, wobei die Individuen durch einen Regenerationsfraß die verbrauchten Energiereserven wieder auffüllen. Dieser Regenerationsfraß erfolgt bei vielen Scolytinen häufig nach dem Ausbohren an Stellen, an denen keine weitere Brut angelegt werden kann (i.e. an Zweigen oder Ästen) oder noch im alten Brutsystem.
- 2) Die „greener-pastures“-Hypothese besagt, dass die Vorteile für die Ablage von Eiern in frischem Substrat die Risiken des Verlassens des Baumes überwiegen. Das Substrat, in dem die Eiablage erfolgte, verschlechtert sich mit fortschreitender Zeit und das Weibchen verlegt die weitere Ablage in hochwertigeres, frischeres Substrat.
- 3) Die „overcrowding“-Hypothese besagt, dass ab einer bestimmten Dichte von Brutsystemen ein Schwellenwert überschritten wird, an dem die Nachkommenschaft aufgrund von hoher intraspezifischer Konkurrenz stark gefährdet ist. Die Larven konkurrieren um das Substrat und hindern sich in ihrer optimalen Entwicklung. Das Weibchen kann die Eiablage stoppen und einen geeigneteren Ort für die weitere Brutanlage aufsuchen.

Diese drei Hypothesen schließen sich gegenseitig nicht aus und sind situationsabhängig zu betrachten. Bei *I. typographus* lassen sich alle drei Hypothesen als zutreffend bewerten. Bei Populationen, die epidemische Größen erreichen, sind die „greener-pastures“-Hypothese und die „overcrowding“-Hypothese in Kombination als sehr wahrscheinlich einzustufen. Hohe Brutsystemdichten haben wenig Substrat für jedes einzelne Individuum einer Brut zur Folge und resultieren in einer schnellen Abnahme der Substratqualität. Bei Populationen mit geringer Individuenzahl wäre die „bankruptcy“-Hypothese und die „greener-pastures“-Hypothese in Kombination zutreffend. Die weiblichen Parentalkäfer haben viel Substrat zur Verfügung und es herrscht keine intraspezifische Konkurrenz. Es können so lange Eier abgelegt werden, bis die Energie des Weibchens erschöpft ist. Dies nimmt Zeit in Anspruch, in der die Substratqualität ebenso abnehmen kann. Ein gleichzeitiges Zutreffen der „bankruptcy“-Hypothese und der „overcrowding“-Hypothese gilt als wenig wahrscheinlich, da bei sehr hohen Brutsystemdichten die ganze Energie des weiblichen Parentalkäfers nur sehr selten aufgebraucht werden kann (ANDERBRANT & LÖFQVIST 1988).

Zusammenfassung

Bei *I. typographus* weisen Geschwisterbruten eine geringere Fekundität als Filialgenerationen auf. Im Gegensatz dazu kann die Bereitschaft zur Anlage von Geschwisterbruten als hoch eingestuft werden und deren Vermehrungspotential ist nicht zu unterschätzen. Besonders in Höhenlagen mit einer geringen Anzahl an Generationen pro Jahr nehmen Geschwisterbruten Einfluss auf den Reproduktionserfolg der Population. Diese zusätzlich angelegten Bruten leisten somit einen wichtigen Beitrag zum Populationswachstum und können in Summe eine ausgefallene Filialgeneration sogar ersetzen.

Danksagung

Wir danken dem Forstbetrieb Montecuccoli – Gut Mitterau für die Bereitstellung von Versuchsstämmen. Des Weiteren gilt unser Dank Petr Zabransky und Andrea Stradner für ihre Unterstützung während der Versuchsdurchführung.

Literaturverzeichnis

- ANDERBRANT O. 1986: A model for the temperature and density dependent re-emergence of the bark beetle *Ips typographus*. – Entomologia Experimentalis et Applicata 40: 81–88.
- ANDERBRANT O. 1988: Survival of parent and brood adult bark beetles, *Ips typographus*, in relation to size, lipid content and re-emergence or emergence day. – Physiological Entomology 13: 121–129.
- ANDERBRANT O. 1989: Re-emergence and second brood in the bark beetle *Ips typographus*. – Holarctic Ecology 12: 494–500.
- ANDERBRANT O. 1990: Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. – Ecological Entomology 15: 1–8.
- ANDERBRANT O. & LÖFQVIST J. 1988: Relation between first and second brood production in the bark beetle *Ips typographus* (Scolytidae). – Oikos 53: 357–365.
- ANDERBRANT O., SCHLYTER F. & BIRGERSSON G. 1985: Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. – Oikos 45: 89–98.
- ANNILA E. 1969: Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytinae). – Annales Zoologici Fennici 6: 161–208.
- BAKKE A. 1983: Host tree and bark beetle interaction during a mass outbreak of *Ips typographus* in Norway. – Journal of Applied Entomology 96: 118–125.
- CHRISTIANSEN E. 2008: Eurasian Spruce Bark Beetle, *Ips typographus*. – In: CAPINERA J. (Hrsg.): Encyclopedia of Entomology. – Springer Verlag: 1363–1366.
- CHRISTIANSEN E. & BAKKE A. 1988: The spruce bark beetle of Eurasia. – In: BERRYMAN A. A. (Hrsg.): Dynamics of Forest Insect Populations; Patterns, Causes, Implications. – Springer Science + Business Media New York: 479–503.
- DAVIDKOVA M. & DOLEZAL P. 2017: Sister broods in the spruce bark beetle, *Ips typographus* (L.). – Forest Ecology and Management 405: 13–21.
- HANSEN E. & BENTZ B. 2003: Comparison of reproductive capacity among univoltine, semivoltine, and re-emerged parent spruce beetles (Coleoptera: Scolytidae). – The Canadian Entomologist 135: 697–712.
- HARDING S. & RAVN H. 1985: Seasonal activity of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in Denmark. – Journal of Applied Entomology 99: 123–131.
- JACTEL H. & LIEUTIER F. 1987: Effects of attack density on fecundity of the scots pine beetle *Ips sexdentatus* Boern (Col., Scolytidae). – Journal of Applied Entomology 104: 190–204.
- JANKOWIAK R. 2005: Fungi associated with *Ips typographus* on *Picea abies* in southern Poland and their succession into the phloem and sapwood of beetle-infested trees and logs. – Forest Pathology 35: 37–55.

- KIRKENDALL L. R. 1983: The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae). – *Zoological Journal of Linnean Society* 77: 293–352.
- KRITSCH P. 2005: Geschwisterbruten bei *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). – Diplomarbeit. Universität für Bodenkultur, Wien.
- MARINI L., ØKLAND B., JÖNSSON A. M., BENTZ B., CARROLL A., FORSTER B., GRÉGOIRE J.-C., HURLING R., NAGELEISEN L. M., NETHERER S., RAVN H. P., WEED A. & SCHROEDER M. 2017: Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. – *Ecography* 40: 1426–1435.
- MARTINEK V. 1957: Zur Frage der sogenannten Geschwisterbrut beim Fichtenborkenkäfer (*Ips typographus* L.) in Gebirgs- und Hügellgebieten. – Akademie der Wissenschaften der Tschechischen Republik. Landwirtschaftliche Wissenschaften - Abteilung Forstwesen 3: 721–722.
- MILLS N. J. 1986: A preliminary analysis of the dynamics of within tree populations of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). – *Journal of Applied Entomology* 102: 402–416.
- NETHERER S., GASSER G., SCHOPF A. & STAUFFER C. 2001: Variability in the establishment of sister broods by *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) from sites of different elevation. – *Austrian Journal of Forest Science* 4: 163–174.
- OGBIN B. 1973: Sex ratio and size of beetles of young generation with respect to different population density of *Ips typographus* (Coleoptera, Ipidae). – *Zoologicheskii Zhurnal* 52: 1417–1419.
- PFEFFER A. 1995: Zentral- und westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). – *Pro Entomologia*. Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland.
- POSTNER M. 1974: Scolytidae (= Ipidae), Borkenkäfer. Die Forstschädlinge Europas. – Germany: Paul Parey Verlag.
- SAUVARD D. 1993: Reproductive capacity of *Tomicus piniperda* L. (Col., Scolytidae). Analysis of the various sister broods. – *Journal of Applied Entomology* 166: 25–38.
- SCHLYTER F. & CEDERHOLM I. 1981: Separation of the sexes of living spruce bark beetles, *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). – *Journal of Applied Entomology* 92: 42–47.
- SCHLYTER F. & LÖFQVIST J. 1986: Response of walking spruce bark beetle *Ips typographus* to pheromone produced in different attack phases. – *Entomologia Experimentalis et Applicata* 41: 219–230.
- SCHWENKE W. 1996: Grundzüge des Massenwechsels und der Bekämpfung des Großen Fichtenborkenkäfers, *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). – *Journal of Pest Science* 69: 11–15.
- SCHWERDTFEGGER F. 1970: Die Waldkrankheiten. Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes. – Hamburg und Berlin: Paul Parey Verlag.
- SEIDL R., MULLER J., HOTHORN T., BASSLER C., HEURICH M. & KAUTZ M. 2016: Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle. – *Journal of Applied Ecology* 53: 530–540.
- SEIDL R., SCHELHAAS M.-J. & LEXER M. J. 2011: Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. – *Global Change Biology* 17: 2842–2852.
- THE R FOUNDATION Foundation 2020: A language and environment for statistical computing. Version 3.6.3. - Vienna, Austria. Online verfügbar unter <http://www.r-project.org/>.
- WAGNER T., FELDMANN R. & GAGNE J. 1981: Factors affecting gallery construction, oviposition, and re-emergence of *Dendroctonus frontalis* in the laboratory. – *Annals of the Entomological Society of America* 74: 255–273.

- WERMELINGER B. 2002: Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. – Journal of Applied Entomology 126: 521–527.
- WERMELINGER B. 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - a review of recent research. – Forest Ecology and Management 202: 67–82.
- WERMELINGER B. & SEIFERT M. 1998: Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae). – Journal of Applied Entomology 122: 185–191.
- WERMELINGER B. & SEIFERT M. 1999: Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. – Ecological Entomology 24: 103–110.
- WESLIEN J. & REGNANDER J. 1992: The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col., Scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col., Cleridae). – Entomophaga 37: 333–342.
- WOOD S. & BRIGHT D. 1992: A catalogue of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). Hosts of Scolytidae and Platypodidae. – Great Basin Naturalist Memoirs 13: 1–1553.
- ZOLUBAS P. & BYERS J. A. 1995: Recapture of dispersing bark beetle *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in pheromone-baited traps: regression models. – Journal of Applied Entomology 119: 285–289.

Anschrift der Verfasser

Alexander GASPLMAYR, Univ. Prof. DI Dr. Christian STAUFFER,
Dr. Martin SCHEBECK MMSc. (Korrespondenzautor).

Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Universität für Bodenkultur Wien,
BOKU. Peter-Jordan-Straße 82/I, 1190 Wien, Österreich.
E-Mail: martin.schebeck@boku.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologica Austriaca](#)

Jahr/Year: 2021

Band/Volume: [0028](#)

Autor(en)/Author(s): Gasplmayr Alexander, Stauffer Christian, Schebeck Martin

Artikel/Article: [Vermehrungspotential von Geschwisterbruten des Buchdruckers, Ips typographus \(Linnaeus, 1758\) 7-23](#)