

PARASITOLOGISCHE SCHRIFTENREIHE

HERAUSGEGEBEN VON

WOLFDIETRICH EICHLER – CURT E. W. SPREHN – HANS-JÜRGEN STAMMER

Kleinmachnow

Celle

Erlangen

HEFT 6

Die Nematoden der Ipiden

Von

Dr. phil. nat. WALTER RÜHM

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen
(Vorstand: Prof. Dr. H.-J. Stammer)*

Mit 148 Abbildungen, 13 Diagrammen und 10 Tabellen im Text



VEB GUSTAV FISCHER VERLAG · JENA

1956

PARASITOLOGISCHE SCHRIFTENREIHE

HERAUSGEGEBEN VON

WOLFDIETRICH EICHLER – CURT E. W. SPREHN – HANS-JÜRGEN STAMMER

Kleinmachnow

Celle

Erlangen

HEFT 6

Die Nematoden der Ipiden

Von

Dr. phil. nat. WALTER RÜHM

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen
(Vorstand: Prof. Dr. H.-J. Stammer)*

Mit 148 Abbildungen, 13 Diagrammen und 10 Tabellen im Text



VEB GUSTAV FISCHER VERLAG · JENA

1956

14.12.3.16.
R350

Alle Rechte vorbehalten

Copyright 1956 by VEB Gustav Fischer Verlag, Jena

Printed in Germany / Lizenz Nr. 261 215/22/56

Buchdruckerei F. Mitzlaff KG., Rudolstadt i. Thür. V/14/7 (519)

Inhaltsverzeichnis

A. Allgemeiner Teil

I. Einleitung	1
II. Material und Methode	2
III. Die Bedeutung einiger abiotischer Faktoren für die Ipidennematoden	4
1. Das Mikroklima und das Ökoklima	5
2. Das Mikroklima	6
a) Die Kommensalen der Ast- und Stammbrüter	12
b) Die Kommensalen der Stockbrüter	13
c) Die Larval- und Adultparasiten	15
d) Die Sekundärnematoden	16
IV. Die Ernährung und das Verhalten der ipidenspezifischen Nematoden bei veränderten Bedingungen	17
1. Die Ernährung der ipidenspezifischen Kommensalen	18
a) Die Kommensalen der Ast- und Stammbrüter	24
b) Die Kommensalen der Stockbrüter	27
2. Die Ernährung der ipidenspezifischen Halparasiten	27
3. Die Ernährung der ipidenspezifischen Larval- und Adultparasiten	28
4. Die Sekundärnematoden	28
V. Die gegenseitige Beeinflussung der Ipidennematoden im Mulm	31
VI. Sukzession und Aspektfolge und ihre Bedeutung für die Nematoden der Ipiden	34
VII. Die zonale Entwicklung der Nematodenfauna bei Ipiden mit geschlossenem Gangsystem	35
VIII. Feinde der Ipidennematoden	36
IX. Verschiedenartige Spezialisierung und Spezialisationsstufen bei den Ipidennematoden und denen einiger anderer Insekten	37
1. Die Kommensalen	40
a) Die Winklarven	41
b) Die nichtwinkenden Dauerlarven	43
2. Die Halparasiten	44
a) Die Mitteldarmlarven	44
b) Die Gefäßlarven	44
c) Die Leibeshöhlenlarven	45
3. Die Parasiten	45
a) Ektolarvalparasiten	45
b) Endolarvalparasiten	46
c) Die Adultparasiten	46
4. Die Spezialisationsstufen der Diplogasteridae	46
5. Die Spezialisationsstufen der Cephalobidae	48
6. Die Spezialisationsstufen der Rhabditidae	49
7. Die Spezialisationsstufen der Aphelenchidae	50
8. Die Spezialisationsstufen der Tylenchoidea	52

X. Der Entwicklungszyklus bei den Adultparasiten der Ipiden	54
1. Der Entwicklungszyklus in der Gattung <i>Contortylenchus</i> gen. nov.	55
a) In den Käfern	55
b) Am Wirt und im Mulm der Mutter- und Larvengänge	58
c) In den Käferlarven, Puppen und Käfern	59
2. Der Entwicklungszyklus in der Gattung <i>Parasitylenchus</i> MICOLETZKY 1922 s. str.	60
a) In den Käfern	61
b) Am Wirt und im Mulm der Mutter- und Larvengänge	61
c) In den Käferlarven, Puppen und Käfern	62
3. Der Entwicklungszyklus des <i>Parasitylenchus</i> (<i>Parasitylenchus</i>) <i>chalcographi</i> (FUCHS 1938) n. c. aus <i>Pityogenes chalcographus</i>	62
4. Der Entwicklungszyklus in der Gattung <i>Allantonema</i> LEUCKART 1887	63
5. Der Entwicklungszyklus in der Gattung <i>Polymorphotylenchus</i> gen. nov.	63
a) In den Käfern	64
b) Im Mulm der Mutter- und Larvengänge	65
c) In den Käferlarven, Puppen und Käfern	65
6. Vergleich der ipidenspezifischen, adultparasitischen Tylenchoidea mit denen einiger anderer Insektenarten	65
7. Koriogamie, partielle Neotenie, Neotenie	69
XI. Die Wirkung der parasitischen Nematoden auf die Ipiden	70
1. Die parasitischen Nematoden verschiedener Insektenarten	70
2. Die Ipidenparasiten	71
a) Die Wirkung der parasitischen Nematoden auf die Einzelkäfer und die Populationen	73
b) Die biologische Bekämpfung der Ipiden durch die parasitischen Nematoden	77
c) Abwehrreaktionen der Ipiden gegenüber den Parasiten. Schlußfolgerungen	77
XII. Nematodenverwandtschaft - Käferverwandtschaft	78
1. Vergleich der Nematodenfauna und -arten von Ipiden einer Gattung	79
2. Vergleich einzelner Ipidenuntergattungen, -gattungen und -triben	83
3. Vergleich der Unterfamilien der Ipiden sowie dieser mit einigen Curculioniden	86
4. Aufwanderung und Überwanderung	87
5. Art- und Rassenbildung. Träge und homöomorphe Entwicklung	89
XIII. Geographische Verbreitung der Ipidennematoden	92

B. Systematischer Teil

Unterklasse: Phasmidia CHITWOOD & CHITWOOD 1933	95
Ordnung: Tylenchida THORNE 1949	95
Superfamilie: Tylenchoidea CHITWOOD & CHITWOOD 1937	98
Familie: Allantonematidae (PEREIRA 1932, CHITWOOD & CHITWOOD 1937) n. c.	99
Gattung: <i>Allantonema</i> LEUCKART 1887	99
Gattung: <i>Parasitylenchus</i> MICOLETZKY 1922 s. str.	105
Familie: Contortylenchidae fam. nov.	130
Gattung: <i>Contortylenchus</i> gen. nov.	130
Gattung: <i>Polymorphotylenchus</i> gen. nov.	147
Familie: Neotylenchidae THORNE 1949	155
Gattung: <i>Neotylenchus</i> STEINER 1931	155
Gattung: <i>Deladenus</i> THORNE 1941	158
Gattung: <i>Stictylus</i> THORNE 1941	161
Gattung: <i>Nothotylenchus</i> THORNE 1941	169
Gattung: <i>Ditylenchus</i> FILIPJEV 1934 (emend. THORNE 1949)	171
Gattung: <i>Sychmotylenchus</i> gen. nov.	190
Gattung: <i>Tylenchus</i> BASTIAN 1865	193

Superfamilie: Aphelenchoidea FUCHS 1937	194
Familie: Sphaerulariidae (FILIPJEV) n. c.	195
Familie: Aphelenchidae STEINER 1949	195
Gattung: <i>Cryptaphelenchus</i> (FUCHS 1937) n. c.	197
Gattung: <i>Aphelenchoides</i> FISCHER 1894 s. str.	211
Gattung: <i>Tylaphelenchus</i> gen. nov.	241
Gattung: <i>Ectaphelenchus</i> (FUCHS 1937) n. c.	244
Gattung: <i>Parasitaphelenchus</i> (FUCHS 1930, FUCHS 1937) n. c.	256
Ordnung: Rhabditida CHITWOOD 1933	265
Superfamilie: Rhabditoidea CHITWOOD & CHITWOOD 1934	265
Familie: Cephalobidae CHITWOOD & CHITWOOD 1934	265
Gattung: <i>Cephalobus</i> BASTIAN 1865	266
Gattung: <i>Macrolaimus</i> 1900	270
Gattung: <i>Panagrobelus</i> THORNE 1939	272
Gattung: <i>Anguilluloides</i> gen. nov.	275
Gattung: <i>Panagrolaimus</i> FUCHS 1930	277
Gattung: <i>Anguillula</i> O. F. MUELLER 1783	301
Gattung: <i>Tricephalobus</i> STEINER 1936	311
Gattung: <i>Teratocephalus</i> DE MAN 1876	313
Familie: Rhabditidae CHITWOOD & CHITWOOD 1937	315
Gattung: <i>Parasitohabditis</i> (FUCHS 1937) CHITWOOD 1950	315
Gattung: <i>Rhabditis</i> DUJARDIN 1845	346
Gattung: <i>Poikilolaimus</i> FUCHS 1930	351
Gattung: <i>Cheilobus</i> COBB 1924	353
Gattung: <i>Bunonema</i> (JAEGERSKJOELD 1905) SACHS 1949	354
Familie: Diplogasteridae STEINER 1919	357
Gattung: <i>Goodeyus</i> CHITWOOD 1933	358
Gattung: <i>Diplogasteroides</i> DE MAN 1912	362
Gattung: <i>Diplogaster</i> M. SCHULTZE 1857	380
Gattung: <i>Fuchsia</i> (MICOLETZKY 1922) n. c.	388
Gattung: <i>Neodiplogaster</i> COBB 1924	403
Unterklasse: Aphasmidia CHITWOOD & CHITWOOD 1933	410
Ordnung: Chromadorida CHITWOOD 1933	410
Superfamilie: Plectoidea CHITWOOD & CHITWOOD 1937	410
Familie: Plectidae CHITWOOD & CHITWOOD 1937	410
Gattung: <i>Plectus</i> BASTIAN 1865	410
Familie: Monhysteridae CHITWOOD & CHITWOOD 1937	413
Gattung: <i>Monhystera</i> BASTIAN 1865	413
Gattung: <i>Prismatolaimus</i> DE MAN 1880	414
Ordnung: Enoplida CHITWOOD 1933	414
Superfamilie: Tripyloidea CHITWOOD & CHITWOOD 1937	414
Familie: Mononchidae CHITWOOD & CHITWOOD 1937	414
Gattung: <i>Mononchus</i> BASTIAN 1865	414
Superfamilie: Dorylaimoidea THORNE 1934	415
Familie: Dorylaimidae DE MAN 1876	415
Gattung: <i>Dorylaimus</i> DUJARDIN 1845	415
Zusammenstellung der ipidenspezifischen Nematodenarten	415
Zusammenfassung	420
Zusammenstellung der verwendeten Abkürzungen	426
Literaturverzeichnis	427
Personen- und Sachwörterverzeichnis	435

A. Allgemeiner Teil

I. Einleitung

Genauere Untersuchungen über die Nematoden der Ipiden liegen bisher nur in den Arbeiten von G. FUCHS (1914—1938) vor. G. FUCHS gebührt das Verdienst, uns erstmals auf die interessanten Beziehungen zwischen Ipiden und Nematoden aufmerksam gemacht zu haben. Außer den FUCHSSchen Arbeiten gibt es nur einige Abhandlungen geringeren Umfanges (STEINER 1932, 1942, THORNE 1935, BOVIEN 1937), die sich mit diesen Nematoden beschäftigen.

Das Ziel meiner Arbeit ist, die bisher bei den Ipiden gefundenen Nematoden morphologisch und systematisch neu zu bearbeiten, die Untersuchungen auf weitere Borkenkäferarten auszudehnen, und weiterhin die fast unbekannte Biologie und Ökologie dieser Nematoden zu klären.

Die Materialfülle und die Zahl der Probleme, die bei der Bearbeitung auftraten, ist so groß, daß es unmöglich war, sie auch nur annähernd vollständig auszuschöpfen bzw. zu lösen. In späteren Untersuchungen sollen neben den hier behandelten Fragen und Problemen vor allem die Populationsdynamik, die Ernährung und Physiologie der Nematoden der einzelnen Ipidenarten eingehend gewürdigt werden.

Es wäre nicht möglich gewesen, diese Arbeit auszuführen, wenn ich nicht von zahlreichen Forstleuten so tatkräftig unterstützt worden wäre. Ihnen, die jederzeit meinen Wünschen entgegenkamen, möchte ich meinen aufrichtigen Dank aussprechen.

Eine Berücksichtigung ausländischer Literatur in diesem Umfang wäre ebenfalls nicht möglich gewesen, wenn mich nicht die Herren Dr. B. G. CHITWOOD, Marquette (Michigan, USA), GERALD THORNE, Senior Nematologist Salt Lake City (USA), und Dr. T. GOODEY, Head of Nematology Department Harpenden (England) unterstützt hätten. Ihnen möchte ich für die Zusendung zahlreicher Separata danken.

Meine Untersuchungen führte ich zunächst vom Januar 1948 bis Mai 1950 am Zoologischen Institut Erlangen durch. Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. H.-J. STAMMER, danke ich hierbei für die Überlassung des Themas und hilfreiche Beratung. Vom April 1952 bis August 1953 arbeitete ich privat weiter und konnte meine früheren Untersuchungen ausbauen und vertiefen. An der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek bei Hamburg wurde diese Arbeit schließlich im März 1954 abgeschlossen.

Ergänzende Untersuchungen zu der vorliegenden Abhandlung wurden in der Zwischenzeit zum Teil schon veröffentlicht. Sie finden hier weitgehend Berücksichtigung.

II. Material und Methode

Die Materialbeschaffung war oft sehr schwierig, zumal größere Mengen an Lebendmaterial von den einzelnen Ipidenarten aus Populationen verschiedener Biotope und Gegenden benötigt wurden. Da einige Ipidenarten in Mittelfranken nicht oder nur in geringer Anzahl in kleinen, verstreuten Populationen auftreten, mußten größere Exkursionen in den Oberpfälzer Wald, Frankenwald, Steigerwald, Spessart, Schwarzwald, und in das große Schadensgebiet des *Ips typographus* bei Regensburg (1948) unternommen werden. Es war mir natürlich nicht möglich, die Nematoden sämtlicher wichtiger in Deutschland auftretenden Ipiden zu erfassen und zu bearbeiten. Nachdem ich einen Überblick über die ipidenspezifischen Nematodenarten bekommen hatte, ließ ich mir noch Material aus Gegenden, die nicht aufgesucht werden konnten, zusenden.

Die Käfer und ihre Brut wurden den Fangbäumen, die auf Veranlassung der Forstämter gefällt worden waren, entnommen. Ebenso holte ich sie aus Fangknüppeln bzw. -prügeln, die ich teilweise selbst ausgelegt hatte. Die Stöcke bzw. Stubben wurden, sofern sie noch im Boden waren, so weit wie möglich entrindet, oder bei der durch die Forstämter veranlaßten Stockrodung bis zu den Wurzeln auf Ipiden und deren Larven sowie andere Insektenarten untersucht. Aus stehenden, von Ipiden befallenen Bäumen sammelte ich die Larven, Puppen und Imagines sofort nach dem Fällen der betreffenden Bäume. Teilweise erstieg ich von Ipiden stark befallene Bäume mit einer Leiter und entnahm so die Käfer und den Mulm, um festzustellen — dies war besonders am Anfang meiner Untersuchungen notwendig —, ob etwa die in verschiedenen Mulmproben gefundenen Nematodenarten von der Erde eingewandert waren. Auch „Zapfenpflücker“ erstiegen größere Bäume und sägten die gewünschten, von Ipiden befallenen Äste ab. Außerdem wurden Ipidenbruten aus Schnittholz, Asthaufen und verstreut liegenden Ästen und Zweigen untersucht.

Die biologisch-ökologischen Untersuchungen wurden teilweise im Freiland, teilweise im Labor vorgenommen. Exakte Messungen (Temperatur, Feuchtigkeit usw.) konnten in Ermangelung der hierzu erforderlichen Geräte leider nicht durchgeführt werden. Ständig wurden während einer Brutperiode vom Einbohren der Mutterkäfer bis zum Schlüpfen bzw. Schwärmen der Jungkäfer bestimmte Fangbäume, Asthaufen, Stubben und Fangknüppel aus verschiedenen Biotopen kontrolliert. Hierbei wurden laufend Mulmproben, Larven verschiedenen Alters, Puppen, Jung- und Alt- bzw. Mutterkäfer entnommen. Weitere Untersuchungen nahm ich an befallenen, kürzeren Stammstücken bzw. -rollen, Ästen und Rindenstücken vor, die ich in großen Glasbehältern eingezwängt hatte. Einzelne Stammteile oder Fangprügel legte ich auch im Garten des Zoologischen Instituts Erlangen aus bzw. grub sie dort ein. Gelegentlich setzte ich sie extremen Umweltbedingungen, etwa starker Sonneneinstrahlung, aus. Die dabei gewonnenen Ergebnisse wurden mit denen im Freiland an Stämmen, die beispielsweise in einer Dichtung, im Stangenholz, in stärkerem Baumholz oder in einem Kahlschlag lagen, verglichen.

Auch zwingerte ich verschiedene Ipidenarten, jeweils getrennt, pärenchenweise oder zu mehreren Individuen in kleine Glasbehälter ein und gab von Zeit zu Zeit nach Bedarf frische Rinde hinzu. Hierbei war zu beachten, daß die Rinde noch am Splint haftete, die Behälter gut durchlüftet waren, und eine zu starke Feuchtigkeit bzw. Nässe wegen der überhandnehmenden, sekundären Pilze vermieden wurde. Ferner steckte ich kleine, kurze Äste und Stammrollen in Blumentopferde und ließ dort bestimmte Ipidenarten, z. B. *Hylastes ater*, sich einbohren und brüten. Auch bei diesen Untersuchungen wurden laufend Mulmproben untersucht. Die einzelnen Fraßbilder, Mutter- und Larvengänge beobachtete ich auch mit dem Binokular. Die Mulmproben wurden aus den Fraßbildern oder einzelnen Gängen entnommen und isoliert die darin enthaltenen Nematoden, nach Arten getrennt, ausgezählt. Dabei wurden die frisch entnommenen Proben stets sofort untersucht. Eine Auswertung dieser Zählungen habe ich größtenteils noch nicht vor-

genommen. Weiterhin wurde die Borke, die darauf wachsenden Flechten und Moose auf Nematoden abgesehen.

Über 20 000 Individuen der verschiedenen Ipidenarten (s. u.) sowie dazu die Larvenstadien und Puppen wurden nach Nematodenlarven und adulten Nematoden abgesehen bzw. geöffnet. Die an einem Käfer befindlichen Nematoden wurden — soweit wie möglich — ausgezählt. Die Nematodenlarven brachte ich dann in „nematodensterilen“ Mulm, z. B. aus *Pinus silvestris*, *P. nigra* var. *austriaca*, *Picea excelsa*, *P. sitchensis*, *Quercus rubra* usw., um sie zu Adulten zu züchten. Der Zweck war, festzustellen, welche Nematodenarten an die jeweiligen Ipiden gebunden und für sie spezifisch sind, was man bisher nicht immer mit Sicherheit angeben konnte. Die „Kulturversuche“ wurden oftmals mit Material aus zahlreichen Biotopen und verschiedenen Gegenden wiederholt. Die Sekundärnematoden (s. u.) in den Gängen der Ipiden wurden in Mulm bzw. Käfer- und Larvenkot sowie in sich zersetzenden, pflanzlichen Substraten (z. B. Kartoffeln) gezüchtet. In einigen Fällen züchtete ich die Nematoden auf Mehlkleister und in aufgeschwemmten Hefepreparaten. Weiterhin wurden Zuchtversuche mit den ipidenspezifischen Nematoden auf Kuhmist, rohem und gekochtem Fleisch, sowie auf Agar-Agar und anderen Bakteriennährböden durchgeführt.

Grundsätzlich wurden alle als Kommensalen lebenden Nematoden morphologisch in „Wärmestarre“ untersucht, da durch die Fixierung gewisse Veränderungen auftreten können, die zu Fehlergebnissen führen. Gelegentlich wurden die Nematoden mit Vitalfarben etwas angefärbt. Die Untersuchung der Adultparasiten erfolgte ohne Wärmestarre in physiologischer Kochsalz- oder Ringerlösung. Die Larven der Adultparasiten sowie die Larvalparasiten, die in der Leibeshöhle der Käferlarven, Puppen und Imagines leben, züchtete ich in Rindenextrakten, in verschiedenem Mulm, Eiweißlösungen, Rindenextrakten mit Eiweißlösung, in einem Gemisch von physiologischer Kochsalzlösung und Wasser, sowie in destilliertem Wasser unter Beigabe von Sandkörnchen und Mulmstücken zu Adulten. Die Sandkörnchen sollten das Abstreifen der Kutikula der sich häutenden Nematoden erleichtern. Den Bau der Mundhöhle, des Stachels, der Spicula und des Gubernaculum sowie die Gonadenverhältnisse stellte ich bei sämtlichen ipidenspezifischen Nematodenarten, sofern es notwendig war, durch Quetschpräparate fest. Eine Typensammlung wurde nicht angelegt. Vielfach war das Untersuchungsmaterial zur Beschreibung der Typen verbraucht worden. Außerdem geben Nematodenpräparate die artcharakteristischen Merkmale — besonders bei morphologisch schwer zu unterscheidenden Arten — nicht klar genug wieder.

Besondere Methoden werden noch im Zusammenhang mit ihrer Anwendung genannt werden.

Folgende Ipidenarten wurden von mir bisher auf Nematoden nachuntersucht oder neu bearbeitet (Mf = Ipidenarten, die auch in Mittelfranken, B = Ipidenarten, die in Bayern, jedoch nicht in Mittelfranken, und aB = Ipidenarten, die nur außerhalb Bayerns von mir gefunden wurden):

<i>Scolytus scolytus</i> FABR.	(Mf)	<i>Myelophilus piniperda</i> L.	(Mf)
<i>Scolytus ratzeburgi</i> JANS.	(Mf)	<i>Hylurgus ligniperda</i> FABR.	(Mf)
<i>Scolytus intricatus</i> RATZ.	(Mf)	<i>Hylurgops palliatus</i> GYLL.	(Mf)
<i>Scolytus mali</i> BECHST.	(Mf)	<i>Hylastes ater</i> PAYK.	(Mf)
<i>Scolytus rugulosus</i> RATZ.	(Mf)	<i>Hylastes cunicularus</i> ER.	(Mf)
<i>Scolytus multistriatus</i> MRSH.	(Mf)	<i>Hylastes attenuatus</i> ER.	(Mf)
<i>Phloeophthorus rhododactylus</i> MRSH.	(aB)	<i>Hylastes angustatus</i> HRBST.	(Mf)
<i>Hylesinus crenatus</i> FABR.	(Mf)	<i>Hylastes opacus</i> ER.	(Mf)
<i>Hylesinus toranio</i> FABR.	(Mf)	<i>Polygraphus grandiclavus</i> THOMS.	(B)
<i>Leperisinus fraxini</i> PANZ.	(Mf)	<i>Polygraphus polygraphus</i> L.	(Mf)
<i>Leperisinus orni</i> FUCHS.	(Mf)	<i>Polygraphus subopacus</i> THOMS.	(Mf)
<i>Xylechinus pilosus</i> RATZ.	(B)	<i>Carphoborus minimus</i> FABR.	(aB)
<i>Dendroctonus micans</i> KUG.	(B)	<i>Crypturgus pusillus</i> GYLL.	(Mf)

<i>Cryphurgus cinereus</i> HERBST.	(Mf)	<i>Taphrorychus bicolor</i> HERBST.	(Mf)
<i>Cryphalus piceae</i> RATZ.	(Mf)	<i>Pityogenes chalcographus</i> L.	(Mf)
<i>Cryphalus salivarius</i> WSE.	(Mf)	<i>Pityogenes trepanatus</i> NOERDL.	(Mf)
<i>Cryphalus abietis</i> RATZ.	(Mf)	<i>Pityogenes bidendatus</i> HERBST.	(Mf)
<i>Ernoporus fagi</i> FABR.	(Mf)	<i>Pityogenes quadridens</i> HART.	(Mf)
<i>Trypophloeus granulatus</i> RATZ.	(Mf)	<i>Pityogenes alpinus</i> EGG.	(aB)
<i>Xyloterus lineatus</i> OLIV.	(Mf)	<i>Pityokteines curvidens</i> GERM.	(Mf)
<i>Dryocoetes autographus</i> RATZ.	(Mf)	<i>Pityokteines vorontzowi</i> JAK.	(Mf)
<i>Dryocoetes villosus</i> FABR.	(Mf)	<i>Pityokteines spinidens</i> REITT.	(Mf)
<i>Anisandrus dispar</i> FERR.	(Mf)	<i>Ips sexdentatus</i> BOERN.	(aB)
<i>Xyleborus monographus</i> FABR.	(B)	<i>Ips typographus</i> L.	(Mf)
<i>Xyleborus dryographus</i> RATZ.	(B)	<i>Ips amitinus</i> EICHH.	(Mf)
<i>Xyleborus cryptographus</i> RATZ.	(aB)	<i>Ips cembrae</i> HEER	(B)
<i>Xylocleptes bispinus</i> DUFTSCH.	(Mf)	<i>Ips acuminatus</i> GYLL.	(Mf)
<i>Pityophthorus micrographus</i> L.	(Mf)	<i>Ips (Orthotomicus) suturalis</i> GYLL.	(Mf)
<i>Pityophthorus lichtensteini</i> RATZ.	(Mf)	<i>Ips (Orthotomicus) laricis</i> FABR.	(Mf)
<i>Pityophthorus glabratus</i> EICHH.	(Mf)		

Hinsichtlich der in der Arbeit verwendeten Abkürzungen verweise ich auf S. 426.

III. Die Bedeutung einiger abiotischer Faktoren für die Ipidennematoden

Die ipidenspezifischen Nematoden entwickeln sich je nach der Lebensweise ihrer Wirte im Mesodendrobios oder seltener im Endodendrobios. Die an den Käfern unter den Flügeldecken, im Genitalsegment usw. relativ kurze Zeit haftenden Larvenformen sind im wesentlichen Symphoristen, während die aus diesen hervorgehenden Adulten als Kommensalen in den Fraßgängen leben. Letzteres trifft auch für die Adulten der Nematodenarten, deren Larven halbparasitisch im Mitteldarm, in den Malpighischen Gefäßen oder in der Leibeshöhle ihrer Wirte leben, zu. Dagegen befinden sich die larval- und adultparasitischen Nematodenarten während ihres Lebens fast ständig in den Käfern bzw. Käferlarven oder Puppen. Lediglich die freilebenden Geschlechtstiere suchen für mehr oder minder lange Zeit den Mulm bzw. den Käfer- und Larvenkot in den Gängen auf. Mit ihren Wirten bzw. Trägertieren wechseln die Nematoden die Biotope, Biochorien, Strata und Strukturteile.

G. FUCHS (1915, 1938) war es bei seinen Untersuchungen aufgefallen, daß das Zusammenleben der Ipiden mit den Nematoden von mannigfaltigen abiotischen wie biotischen Faktoren beeinflusst wird. Die wenigen Angaben, die FUCHS in seinen Arbeiten machte, veranlaßten mich, das Augenmerk auf die Bedeutung einzelner Faktoren, wie z. B. die des Feuchtigkeits-, des Temperatur- und des Windfaktors für die Nematoden zu richten. Es galt, die Veränderungen der gesamten Nematodenfauna einer Ipidenart bei wechselnden Umweltfaktoren, die Ansprüche der einzelnen Nematodenarten an die verschiedenen Umweltbedingungen, sowie ihre Reaktion bei veränderten, zuweilen für sie ungünstigen Verhältnissen festzustellen. Es ist wohl verständlich, daß die einzelnen Faktoren eng miteinander verkettet sind, häufig zu gleicher Zeit auf die Nematoden einwirken und deshalb auch nicht völlig isoliert voneinander betrachtet werden können. In den folgenden Ausführungen soll nun die Bedeutung einiger abiotischer Faktoren an einzelnen Beispielen aufgezeigt und belegt werden.

1. Das Makroklima und das Öklima

Das Makroklima und das Öko- oder Bestandesklima wirken zuerst nur indirekt über die Käfer auf die Nematoden ein. In erster Linie sind die als Kommensalen und Parasiten mit den Ipiden zusammenlebenden Nematoden hinsichtlich der Übertragung spezialisiert; daher ist die Abwanderung bzw. die Weiterentwicklung von dem Verhalten der Käfer abhängig, ob diese einzeln oder in größeren Ansammlungen, nur als Käfer oder Larven oder mit Ausnahme der Eier in sämtlichen Entwicklungsstadien überwintern, ob die Käfer schwärmen, den Reifungs- oder Regenerationsfraß durchführen, Brutgänge anlegen oder ob die Umweltfaktoren die Entwicklungsdauer der Brut verlängern bzw. verkürzen. Die Entwicklung der Nematoden läuft im allgemeinen der Entwicklung ihrer Ipiden parallel. Letztere schaffen den Lebensraum, in dem die ipidenspezifischen wie die sekundär eindringenden Nematoden gedeihen. Daneben dienen die Ipidenfraßgänge zum Teil ebenfalls spezifischen Nematoden anderer Insekten, die sich dort aufhalten, als Lebensstätte.

Die Ansprüche an das Makro- und Öklima sind bei den einzelnen Borkenkäferarten je nach der ökologischen Valenz verschieden, was auch für sehr nahe verwandte Arten gelten kann. Andererseits können nicht näher verwandte Ipidenarten ähnliche Ansprüche stellen.

Man unterscheidet bei den Ipiden in der Praxis Früh- und Spätschwärmer; dabei ist für die Aktivität und das Schwärmen der Käfer die eigene Körpertemperatur ausschlaggebend. Diese ist vom Makroklima, von der Temperatur des Bestandes (Öklima), sowie der des Baumstammes, der Rinde, Borke, des Bodens (Mikroklima) und der absorbierten Strahlung abhängig. Die Aktivierungstemperatur ist für eine Ipidenart gleich, sie ist jedoch in ihrer Quantität verschieden, da ja nach dem Überwinterungs- bzw. Aufenthaltsort der Käfer (Boden, Stubben, Stamm), nach der Lage des Biotops (horizontal, vertikal) ein Mehr oder Weniger an Wärme nötig ist, um die Aktivierungstemperatur zu erreichen.

Die Körpertemperatur und die damit verbundenen, physiologischen Vorgänge in und an den Käfern lösen nach der Überwinterung unter anderem die Ei- bzw. Embryonenbildung der Adultparasiten und die Thermokinese verschiedener Nematodendauerlarven unter den Flügeldecken aus. So produzieren während der Vegetationsperiode die Adultparasiten ständig Larven bzw. beginnen die erst eingedrungenen, parasitischen Weibchen nach ihrer Reife sofort mit der Erzeugung von Nachkommen. Nach verminderter Aktivität im Spätherbst oder Winter verharren die Parasiten und ihre Larven auf dem gerade bestehenden Entwicklungszustand (s. u.); daher traf ich bei Frischinfektion der Jungkäfer die Adultparasiten ohne Larven in der Leibeshöhle an. Ferner verharren bei überwinterten Ipiden die Dauerlarven unter den Flügeldecken fast völlig starr.

Was die Lage des Biotops betrifft, so fand ich *Myelophilus piniperda*, der zu den Frühschwärmern gehört, in der Erlanger Umgebung (Höhe: 300–320 m) 1948 bereits am 30. März beim Eindringen in die Fangbäume, wobei nach einer Woche die Entwicklung der Nematodenfauna einsetzte. Im Oberpfälzer Wald (Höhe: 680 m) dagegen drangen die Waldgärtner in den untersuchten Biotopen erst am 5. Mai in die Stämme ein. Es sei noch darauf hingewiesen, daß es sich im letztgenannten Fall nicht um die Anlage von Geschwisterbruten handelte. Auf diese Weise war jedenfalls die Entwicklung der Nematoden ein- und derselben Käferart um über 4 Wochen verschoben.

Ebenso spielen Exposition und Inklination des Geländes hinsichtlich der Aktivität der Käfer eine Rolle, so daß nach der Überwinterung vielfach „Nachzügler“ die Fangbäume aufsuchen und damit deren Gangfauna gegenüber der anderer, „früher geschwärmter“ Ipiden zumindest anfangs zurückbleibt. Derartige Fälle sind nicht allzu selten an einem Brutbaum zu beobachten. Es gibt allerdings auch Borkenkäferarten wie *Pityokteines curvidens* und *Dendroctonus micans*, deren Schwärmen nach der Überwinterung und während der Vegetationsperiode an sich unregelmäßig zu sein scheint, so daß in diesen Fällen stets eine verschiedenartig weit entwickelte Nematodenfauna in den einzelnen Fraßgängen innerhalb eines Brutbaumes zu beobachten ist. Erst recht beobachtete ich einen verschiedenartigen Entwicklungszustand der Fauna, wenn zwei zu verschiedener Zeit brütende Ipiden, z. B. *Myelophilus piniperda* und *Hylastes ater*, an einem Brutbaum auftraten. Im Laborversuch ist es jedoch möglich, die Entwicklung der Nematodenfauna beispielsweise einer spätschwärmenden, vorwiegend als Käfer überwinternenden Ipidenart bei Zimmertemperatur schon im Winter auszulösen.

Bei Käferarten, die in allen Entwicklungsstadien oder in Larvenform (z. B. *Scolytus scolytus*) in den Gängen überwintern, werden oftmals die Nematoden durch Gefrieren des Mulmes in allen Entwicklungsstadien gleichsam „konserviert“. Nach dem Auftauen setzen sie ihre Lebenstätigkeit ungehindert wieder fort. Bei allmählichem Gefrieren des Mulmes fand ich überwiegend larvale Nematoden vor. Dies ist darauf zurückzuführen, daß durch die erschwerte Fortbewegung und Nahrungsaufnahme sich infolge Nahrungsmangels die Weiterentwicklung zu Adulten langsamer vollzieht oder überhaupt gehemmt ist.

2. Das Mikroklima

Von größter Bedeutung für die Ipiden wie die Nematoden ist das Mikroklima. Dieses wirkt, sofern sich die Nematoden noch an bzw. in den Käfern befinden, über ihre Wirte auf jene ein. Nachdem aber die Dauerlarven abgewandert bzw. die Larven der Adult- wie Larvalparasiten ausgewandert sind und sich zu Geschlechtstieren entwickelt haben, übt es einen direkten Einfluß aus.

Ein wichtiger Faktor, der auf die im Mulm lebenden Nematoden einwirkt, ist die Feuchtigkeit. Der Feuchtigkeitsgrad ist neben der übrigen Beschaffenheit der Brutstätte und den „übergeordneten“ mikroklimatischen Faktoren auch von der Tätigkeit der Ipiden und ihrer Brut abhängig (*Ips acuminatus*!). Je nach den Nahrungsansprüchen der Ipiden kann der Mulm mehr aus Partikeln des Bastes oder Splintes bestehen, er kann feinpulvrig oder grobspänig sein. Die Fähigkeit des Mulmes, Feuchtigkeit aufzusaugen und mehr oder minder lange Zeit zu halten, hängt ebenfalls von seiner Herkunft, Struktur und Lagerung (locker oder zusammengepreßt) ab. Allgemein gilt, daß die Feuchtigkeit sowohl die Faunenzusammensetzung als auch die Individuenzahl und Größe einzelner Nematodenarten entscheidend beeinflusst, da sie ja vor allem auch über andere Faktoren, wie z. B. den Ernährungsfaktor (s. u.), auf jene einwirkt. Indikatoren für größere und annähernd gleichbleibende Feuchtigkeit in den Gängen und im Mulm einer Ipidenart sind neben den Anoetinen (Acarina), einigen Cecidomyiden- und Lonchaeenlarven (Diptera) die Diplogasteriden (Nematoda).

Der Wärme- und Windfaktor spielen ebenfalls eine wichtige Rolle für die Entwicklung der Nematodenfauna. Neben den Umweltverhältnissen, die in erster Linie für das Ökoklima verantwortlich sind — es seien nur die Lage, das Alter, die

erwähnte Ipidenart lebt vorzugsweise im Kronenraum unter der Spiegelrinde von *Pinus silvestris*. Sie beherbergt fünf Nematodenarten bzw. -unterarten: *Fuchsia buetschlii acuminati* n. ssp. (Kfl.), *Parasitorhabditis acuminati* (Edl.), *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. ssp. (Kfl.), *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp.) und *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap). *Ips acuminatus*

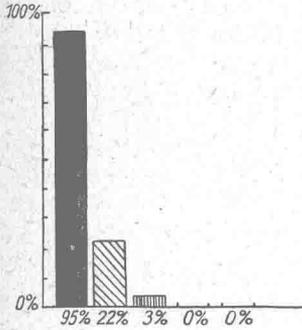


Diagramm Nr. 1

Ips acuminatus-Population a. Erklärung: Schwarz: *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp). Schrägschraffiert: *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. ssp. (Kfl). Längsschraffiert: *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap).

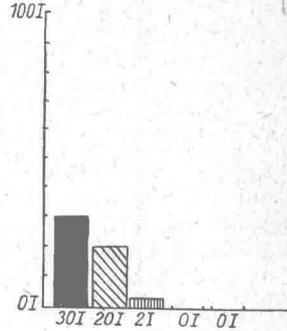


Diagramm Nr. 2

Ips acuminatus-Population a. Durchschnittlicher Befall der Einzelkäfer. Erklärung: Schwarz: *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp). Schrägschraffiert: *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. ssp. (Kfl). Längsschraffiert: *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap).

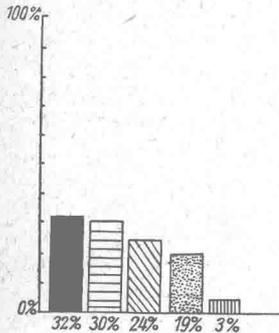


Diagramm Nr. 3

Ips acuminatus-Population b. Erklärung: Schwarz: *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp). Querschraffiert: *Parasitorhabditis acuminati* (Edl). Schrägschraffiert: *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. sp. (Kfl). Punktiert: *Fuchsia buetschlii acuminati* n. ssp. (Kfl). Längsschraffiert: *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap).

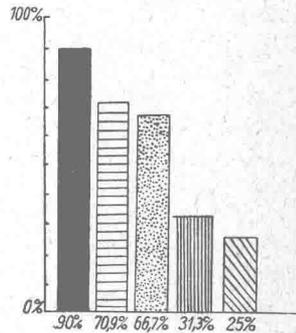


Diagramm Nr. 4

Ips acuminatus-Population c. Erklärung: Schwarz: *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp). Querschraffiert: *Parasitorhabditis acuminati* (Edl). Punktiert: *Fuchsia buetschlii acuminati* n. ssp. (Kfl). Längsschraffiert: *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap). Schrägschraffiert: *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. ssp. (Kfl).

neigt nun dazu, offenbar gesunde, stehende Kiefern primär zu befallen und nicht nur Asthaufen und gefällte Bäume aufzusuchen. So fand ich Jungkäfer aus der Erlanger Umgebung am 5. 10. 1949 im Kronenraum einer Kiefer, die kurz vorher gefällt worden war (Population: a, Diagramme Nr. 1 u. 2). Die Kiefern standen sehr locker am Südwestabhang eines Berges und waren längere Zeit starker Sonneneinstrahlung und dem Wind ausgesetzt. Die Jungkäfer des *Ips acuminatus*, die nur selten ihre Geburtsstätte sofort verlassen, hatten schon mit dem Reifungsfraß begonnen. In unserem Falle wären sie infolge der ungünstigen Witterung auch nicht mehr in der Lage gewesen, den Brutbaum zu verlassen und besondere Winterquartiere aufzusuchen. Aus dem Diagramm Nr. 1 sehen wir nun, daß die Dauerlarven von *Fuchsia buetschlii acuminati* n. ssp. und die Enddarmlarven von *Parasitorhabditis acuminati*, obwohl sie, wie die Analyse ergab, von den Mutterkäfern eingeschleppt worden waren, nicht zur Entwicklung kamen und so keine Dauerlarven bzw. Enddarmlarven gebildet wurden, die der Trockenheit infolge der starken Sonneneinstrahlung und des Windes trotzen konnten. Beide obenerwähnten Nematodenarten waren also in dieser Population ausgemerzt worden. Da außerdem schon frühzeitig Buprestidenlarven am Stamm die Saftzufuhr unterbrochen hatten, war die Wirkung der obigen Faktoren noch verstärkt worden. Während somit die feuchtigkeitsliebenden Arten ausfielen, konnten die anspruchslosen Cryptaphelenchen, die Larval- und Adultparasiten wegen ihrer besonderen Lebensweise den Unbilden widerstehen (s. u.).

Am 26. 6. 1949 hatte ich *Ips acuminatus* in der Erlanger Umgebung in abgeschlagenem Kiefernastholz, das in einer Fichtendickung zusammengezogen war, angetroffen (Population: b, Diagramm Nr. 3). Das Astholz lag völlig im Schatten auf einem feuchten Untergrund. Im Vergleich zu der vorigen Population wurden nun hier die *Fuchsia*-Dauerlarven und die Enddarmlarven der *Parasitorhabditis acuminati* in einer Anzahl an den Kiefern gefunden, daß man auf eine „normale“ Entwicklung der beiden Nematodenarten im Mulm schließen konnte. Allerdings war der prozentuale Befall der Käfer durch *Fuchsia*-Dauerlarven geringer als sonst durchschnittlich in den anderen, von mir untersuchten *Ips acuminatus*-Populationen. Dagegen lag der Befall an Enddarmlarven höher als sonst (vgl. Syst. Teil). Vermutlich war es der Konkurrenzkampf zwischen *Fuchsia buetschlii acuminati* n. ssp. und *Parasitorhabditis acuminati*, der schließlich die sich rascher entwickelnden Parasitorhabditiden im Vorteil sah.

In einer weiteren *Ips acuminatus*-Population aus Frankfurt/Main, die ich am 1. 9. 1952 untersuchen konnte, zeigte sich wieder ein anderes Befallsbild (Population: c, Diagramm Nr. 4). Diese Population war von mir aus Kiefernastholz entnommen worden, das zu einem Raummeter zusammengeschichtet und längere Zeit dem Regen ausgesetzt war. Neben Jungkäfern fand ich auch noch Käferlarven, Puppen und einige Altkäfer. Die Feuchtigkeit und Nässe waren durch die unter der Spiegelrinde befindlichen „Luftlöcher“ in die Muttergänge eingedrungen und von dem zusammengepreßten Bohrmehl aufgesaugt worden (vgl. Ernährung). Durch die Tätigkeit der Käfer und ihrer Brut war noch die Rinde etwas gelockert. Die Jungkäfer schickten sich gerade an, die Ambrosiarasen in den Puppenkammern zu fressen. Infolge der erwähnten Bedingungen konnte sich die Nematodenfauna, insbesondere die Parasitorhabditiden und *Fuchsia buetschlii acuminati* n. ssp., auch nachträglich gut weitervermehren und entwickeln. Auf diese Weise wurde eine größere Anzahl an Dauerlarven bzw. Enddarmlarven

als sonst gebildet. Auffällig ist noch, daß der durchschnittliche Befall der Einzelkäfer (Diagramme Nr. 5, 6) an *Fuchsia*-Dauerlarven in den Populationen b und c höher lag als der an *Parasitorhabditis*-Enddarmmlarven, während der prozentuale Befall der Käfer beider Populationen an Enddarmmlarven höher als der an *Fuchsia*-Dauerlarven lag. Daraus geht hervor, daß in der Population c auch mehr *Fuchsia*-

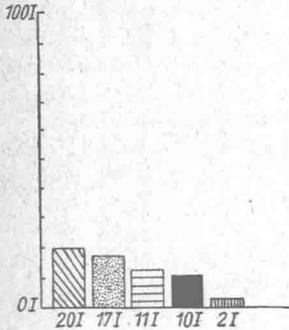


Diagramm Nr. 5

Ips acuminatus-Population b. Durchschnittlicher Befall der Einzelkäfer. Erklärung: Schrägschraffiert: *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. ssp. (Kfl). Punktirt: *Fuchsia buetschlii acuminati* n. ssp. (Kfl). Querschraffiert: *Parasitorhabditis acuminati* (Edl). Schwarz: *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp). Längsschraffiert: *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap).

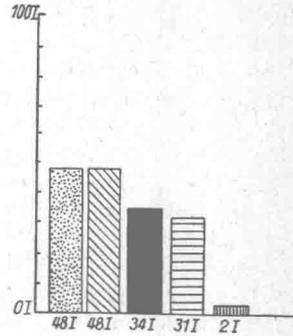


Diagramm Nr. 6

Ips acuminatus-Population c. Durchschnittlicher Befall der Einzelkäfer. Erklärung: Punktirt: *Fuchsia buetschlii acuminati* n. ssp. (Kfl). Schrägschraffiert: *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. ssp. (Kfl). Schwarz: *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp). Querschraffiert: *Parasitorhabditis acuminati* (Edl). Längsschraffiert: *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap).

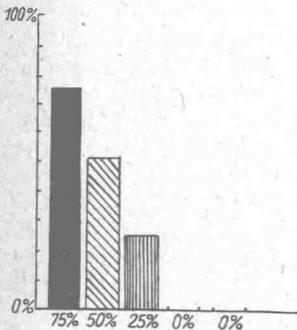


Diagramm Nr. 7

Ips acuminatus-Population d. Erklärung: Schwarz: *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp). Schrägschraffiert: *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. ssp. (Kfl). Längsschraffiert: *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap).

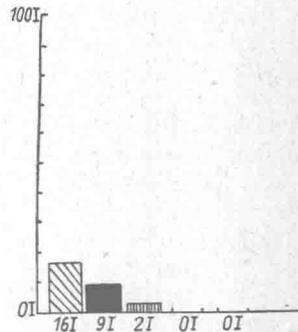


Diagramm Nr. 8

Ips acuminatus-Population d. Durchschnittlicher Befall der Einzelkäfer. Erklärung: Schrägschraffiert: *Cryptaphelenchus macrogaster acuminati* n. ssp. (Kfl). Schwarz: *Parasitaphelenchus acuminati* n. sp. (Lp). Längsschraffiert: *Contortylenchus acuminati* n. sp. (Ap).

Dauerlarven als Enddarmarven gebildet wurden, die Feuchtigkeit beträchtlich war und die Verteilung der Enddarmarven, die zu den „Nichtwinkern“ gehören (vgl. Spezialisationsstufen), regelmäßiger ist. Ein Vergleich mit der Population b veranschaulicht besonders deutlich die günstigen Umweltbedingungen für die beiden erwähnten Nematodenarten in der Population c.

Schließlich untersuchte ich am 27. 11. 1952 eine weitere Population (d, Diagramm Nr. 7) aus der Nürnberger Umgebung, die ähnlichen Bedingungen wie die Population c ausgesetzt war. Trotz günstiger Umweltbedingungen waren die Jungkäfer frei von *Fuchsia*-Dauerlarven und *Parasitorhabditis*-Enddarmarven.

Eine Untersuchung der Altkäfer nach Larven und des Mulms nach Adulten ergab, daß beide Arten in diese Population gar nicht eingeschleppt worden waren. Es ist möglich, daß die Altkäfer früher den gleichen Bedingungen wie die Jungkäfer der Population a ausgesetzt waren. Obwohl die Konkurrenz fehlte (Diagramm Nr. 8), war der durchschnittliche Befall der Einzelkäfer an Cryptaphelenchen geringer als in der Population c, in der sämtliche Nematodenarten sich gut entwickelten.

Bei den *Fuchsia*-Arten, aber auch den *Parasitorhabditiden* der Stammbrüter, können wir im Laufe eines Jahres zuweilen beträchtliche Schwankungen in einer Population hinsichtlich des Dauer- bzw. Enddarmarvenbefalles beobachten. So

untersuchte ich 1948/49 im Obertraublinger Schadgebiet bei Regensburg eine *Ips typographus*-Population (Diagramm Nr. 9). Hierbei zeigte sich, daß der Befall an *Fuchsia*-Dauerlarven im Winter und Frühjahr am stärksten ist, während er gegen den Sommer absinkt und erst im Herbst wieder ansteigt. Das rapide Absinken des Dauerlarvenbefalles in der Obertraublinger Population ist auf die besondere Lage der Fang- bzw. Brutbäume zurückzuführen. Mit dem zunehmenden Einschlag kamen die Stämme auf eine immer größer werdende Kahlfläche zu liegen. Dort waren die Bruten während des Sommers im Zentrum der Einwirkung der Sonne (1948) besonders ausgesetzt, während im Herbst und Winter Regen- und Schneefälle für die Feuchtigkeit in den Brutgängen sorgten und so *Fuchsia buetschlii buetschlii* sich maximal entwickeln konnte. Außerdem war die Entwicklung der Käfer in den Sommermonaten beträchtlich verkürzt, so daß zur Bildung der Dauerlarven weniger Zeit als sonst zur Verfügung stand. Im Herbst und Winter war das Umgekehrte der Fall. Ferner begünstigte in diesem Falle die gelockerte Fichtenrinde das Eindringen der Feuchtigkeit. Es ist noch bemerkenswert, daß der Buchdrucker in diesem Gebiet wie auch in der Nürnberger Gegend mit Ausnahme der Eier zu dem erwähnten Zeitpunkt in sämtlichen Entwicklungsstadien überwinterte. Auf diese Weise bekamen die Nematoden ab und zu auch frischen Mulm. Ein ähnliches Befallsbild wie durch *Fuchsia buetschlii buetschlii* ergab sich durch die Enddarmarven von *Parasitorhabditis obtusa*.

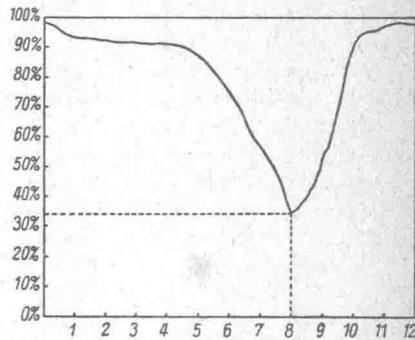


Diagramm Nr. 9

Ips typographus-Population. Befall an *Fuchsia buetschlii buetschlii*-Dauerlarven während eines Jahres. Erklärung: 1—12: Bezeichnung der Monate.