

Natürliche Feinde von Borkenkäfern

Beat Wermelinger und Doris Schneider Mathis

Borkenkäfer machen immer wieder von sich reden, wenn sie eine Massenvermehrung durchlaufen und Bäume in grossem Ausmass zum Absterben bringen. Borkenkäfer können sich jedoch nicht völlig ungehindert vermehren, sie werden von gegen 300 ver-

schiedenen Arten natürlicher Feinde, vor allem von räuberischen Käfern und parasitischen Wespen, in Schach gehalten. Die meisten leben – wie ihre Beute – unauffällig unter der Rinde und regulieren dort die Käferpopulationen.



Abb. 1. Der Ameisenbuntkäfer gehört zu den auffälligsten Feinden von Borkenkäfern. Der adulte Käfer erbeutet Borkenkäfer auf der Rindenoberfläche, während seine Larve die Borkenkäferbrut unter der Rinde frisst.

Von den 112 in der Schweiz und den gegen 300 in Europa vorkommenden Borkenkäferarten (KNIŽEK 2004; SANCHEZ *et al.* 2020) befällt nur etwa ein gutes Dutzend in grösserem Ausmass lebende Bäume (WERMELINGER und JAKOBY 2019). Da diese Arten ökonomische Verluste verursachen können, werden sie als Schädlinge eingestuft. Borkenkäfer spielen aber eine wichtige ökologische Rolle beim Abbau von frischem Totholz oder bei der Gestaltung ganzer Lebensräume und sind daher wichtige Komponenten in der langfristigen, natürlichen Dynamik vor allem von Nadelwäldern (WERMELINGER 2021). Wegen der wirtschaftlichen Bedeutung der schädlichen Arten wurden umfangreiche Untersuchungen zu ihren natürlichen Regulationsfaktoren durchgeführt, insbesondere zur Bedeutung von Spechten, räuberischen Käfern und Fliegen sowie von parasitischen Wespen. Die wichtigsten Räuber, Parasiten und Pathogene («Natürliche Feinde») werden hier vorgestellt und ihre Wirkung wird besprochen.

Räuberische Insekten

Als Räuber bezeichnet man Gegenspieler (Antagonisten), die für ihre Entwicklung mehrere Beutetiere benötigen und meist grösser als ihre Beute sind. Die wichtigsten räuberischen Artengruppen – neben den weiter unten behandelten Spechten – finden sich unter den Käfern und Fliegen sowie den Milben (für eine Zusammenfassung der Ökologie der räuberischen Gruppen siehe KENIS *et al.* 2004).

Käfer

Die auffälligste der fast 70 räuberischen Käferarten ist zweifellos der schwarz-rot-weiss gefärbte Ameisenbuntkäfer (*Thanasimus formicarius*; Abb. 1, 2) aus der Familie der **Buntkäfer** (Cleridae). Er ernährt sich sowohl als adulter Käfer als auch als Larve von verschiedenen Borkenkäferarten (vgl. Tab. 1a, 2), vorwiegend auf Nadelbäumen. Der erwachsene Käfer überwältigt adulte Borkenkäfer, wenn diese auf der Rindenoberfläche landen, um sich einzubohren, oder wenn sie gerade aus der Rinde schlüpfen. Dabei reagiert er vor allem auf die Bewegung seiner Beute. Der Räuber schneidet die Beute zwischen Brust und

Hinterleib entzwei und frisst sich kopfüber in die beiden Körperhälften (GAUSS 1954, Abb. 2). Zurück bleibt nur der leere Panzer des Beutetiers. Das Weibchen legt im Frühling und Sommer 100 bis 300 Eier in Rindenritzen ab (YE und BAKKE 1997). Die geschlüpften Larven dringen in die Borkenkäfergänge ein und fressen dort je nach ihrer Grösse Eier, Larven oder Puppen der Beutetiere (Abb. 3). Nach ein bis zwei Monaten verlassen sie zur Verpuppung die Borkenkäfergänge. Die meisten Larven wandern auf der Rinde stammabwärts zur

Basis, wo sie sich in der äusseren Borke oder im Boden verpuppen. Die übrigen verpuppen sich in der Borke in der Nähe ihres Entwicklungsortes. Die Mehrheit der Käfer schlüpft noch im Herbst, ein Teil jedoch erst im nächsten Frühling. Während seiner Larvenzeit verzehrt ein Ameisenbuntkäfer etwa 50 Beutetiere (MILLS 1985), adulte Käfer mit bis zu fünf adulten Borkenkäfern pro Tag sogar ein Mehrfaches davon. Dies macht Ameisenbuntkäfer zu sehr effektiven Vertilgern von Borkenkäfern. Adulte Ameisenbuntkäfer leben vier bis zehn Monate.



Abb. 2. Ein adulter Ameisenbuntkäfer (*Thanasimus formicarius*) hat einen Buchdrucker erbeutet. Er beisst seine Beute entzwei und frisst die Hälften aus.



Abb. 3. Auch die charakteristischen Larven des Ameisenbuntkäfers leben räuberisch. Sie ernähren sich von der Borkenkäferbrut unter der Rinde.

In der Familie der **Jagdkäfer** (Trogositidae) gibt es in Europa nur zwei räuberische Arten. Die häufigste ist *Nemozoma elongatum*. Dieser Käfer wurde als Gegenspieler von 16 Borkenkäferarten, sowohl in Nadel- als auch Laubbäumen, beschrieben (KENIS *et al.* 2004). Besonders wichtig ist er als Antagonist des Kleinen Buchenborkenkäfers (*Taphrorychus bicolor*) sowie des Kupferstechers (*Pityogenes chalcographus*). *Nemozoma elongatum* lässt sich auf der Suche nach Beutetieren vom Bohrmehl der Borkenkäfer auf der Rinde leiten. Der kleine Räuber vermag zwar auf der Rindenoberfläche keine Borkenkäfer zu erbeuten, er passt aber mit seinem langgestreckten Körper bestens in die Käfergänge und kann dort die eingebohrten Borkenkäfer erfolgreich packen und fressen. Seine Eier legt er meistens auf der Rinde rund um die Einbohrlöcher von Borkenkäfern ab. Die geschlüpften Larven dringen ins Brutsystem ein und fressen dort Larven, Puppen und Jungkäfer. Jede Larve dieses Jagdkäfers frisst während ihrer Entwicklung 30 bis 50 Borkenkäferlarven (DIPPEL 1996). Sie überwintert im Larvenstadium. Eine weitere Art aus der Familie der Jagdkäfer ist *Temnochila caerulea*, die vor allem in Südeuropa als Gegenspieler des Zwölffährigen Föhrenborkenkäfers (*Ips sexdentatus*) bekannt ist. In Mitteleuropa gilt sie als Urwald-Reliktart (ECKELT *et al.* 2018).

Daneben gibt es zahlreiche räuberische Käferarten aus 13 weiteren Fami-

lien, die sich von Borkenkäfern ernähren (KENIS *et al.* 2004; vgl. Tab. 1a). Von den nur wenige Millimeter grossen **Rindenglanzkäfern** (Monotomidae) sind in Europa zehn Arten als natürliche Feinde von Borkenkäfern bekannt, alle aus der Gattung *Rhizophagus*. Diese Räuber ernähren sich von Eiern oder Larven von Borkenkäfern und anderen Insekten unter der Rinde. Eine der häufigsten Arten, *R. depressus*, verzehrte in Zucht während ihrer zehnwöchigen Larvenentwicklung 14 Borkenkäferlarven (HÉRARD und MERCADIER 1996). Ein seltenes Beispiel für einen auf eine einzige Borkenkäferart spezialisierten Räuber ist *R. grandis* (Abb. 4, Tab. 2). Er ernährt sich ausschliesslich von Larven des Riesenbastkäfers (*Dendroctonus micans*) und wird in manchen Ländern zur Bekämpfung dieses Borkenkäfers eingesetzt (VAN AVERBEKE und GRÉGOIRE 1995; AKYOL und SARIKAYA 2017).

Weitere räuberische Arten gibt es bei den **Glanzkäfern** (Nitidulidae). Während ihrer Larvalentwicklung vertilgen sie Dutzende von Borkenkäferlarven. *Corticeus*-Arten aus der Familie der **Schwarzkäfer** (Tenebrionidae) dringen durch die Einbohr- oder Luftlöcher der Borkenkäfer in die Brutgänge ein. Sie sind aber sogenannte fakultative Räuber, sie ernähren sich auch von Pilzen oder Insektenresten.

Unter den zahlreichen Arten der **Kurzflügler** (Staphylinidae) sind insbesondere *Placusa depressa* und *Nudobius*

lentus als Borkenkäferfresser bekannt (vgl. Tab. 1a, 2). Vor allem *N. lentus* ist öfter in Pheromonfallen für Fichtenborkenkäfer zu finden, da er auf dieselben Pheromone reagiert. Weitere räuberische Käfer gibt es unter anderem bei Stutz- (Histeridae), Raubplatt- (Silvanidae), Rinden- (Zopheridae) und Laufkäfern (Carabidae).

Fliegen

Über 30 Fliegenarten sind als Räuber von Borkenkäfern bekannt (KENIS *et al.* 2004). Einige Arten aus den Familien der Lanzenfliegen und vor allem der Langbeinfliegen gehören zu den wichtigsten Feinden von Borkenkäfern. Nur ihre Larven sind räuberisch (vgl. Tab. 2), während die meisten adulten Fliegen nicht räuberisch leben oder nur kleine, weichhäutige Insekten aussaugen. Die wichtigsten Vertreter der **Langbeinfliegen** (Dolichopodidae) gehören zur Gattung *Medetera*. Von ihr sind zehn räuberische Arten als Gegenspieler des Buchdruckers (*Ips typographus*) bekannt, insbesondere *M. signaticornis*. Die Langbeinfliegen gehören zu den ersten Antagonisten, die bei einem frisch befallenen Baum eintreffen. Sie paaren sich auf der Rindenoberfläche und jedes Weibchen legt anschliessend bis 120 Eier in Rindenritzen und unter Rindenschuppen in der Nähe der Einbohrlöcher der Borkenkäfer (DIPPEL *et al.* 1997). Die Fliegen bevorzugen dabei eher stehende als liegende Bäume und untere Stammabschnitte als höher gelegene. Nach dem Schlüpfen wandern die jungen Larven in die Brutgänge und ernähren sich von Eiern und Larven der Borkenkäfer, indem sie mit ihren Mundhaken die Haut der Beute aufreissen und deren Körperinhalt ausschlüpfen (Abb. 5). Für das Wechseln von einem Borkenkäfergang zum andern sind die Fliegenlarven auf die Frasstätigkeit der Borkenkäfer angewiesen, da sie nicht in der Lage sind, sich selber durch den Bast zu fressen. Sie verzehren während ihrer Entwicklung je nach Grösse der Beuteart 5 bis 20 Larven (HOPPING 1947). Entweder verpuppen sich die Larven am Ende des Sommers und die Fliegen schlüpfen noch vor dem Winter oder die Larven überwintern in den Brutbäumen.

Von den **Lanzenfliegen** (Lonchaeidae) lebt nur die Gattung *Lonchaea* unter der Baumrinde (vgl. Tab. 1a, 2).



Abb. 4. Der Flache Rindenglanzkäfer (*Rhizophagus grandis*) wird in einigen Ländern zur Bekämpfung des Riesenbastkäfers (eine Borkenkäferart) eingesetzt.

Die Lebensweise dieser Fliegenlarven ist nicht vollständig geklärt. Einige ernähren sich saprophag von toter organischer Substanz. Andere, vor allem solche auf Nadelholz, leben räuberisch von Borkenkäfer-Eiern, -Larven und sogar Adulttieren. Sie leben sehr verschwenderisch und töten mehr als die fünf bis sechs Larven, die sie für ihre Entwicklung benötigen (MORGE 1961). Wenn keine Borkenkäferlarven mehr vorhanden sind, leben sie auch kannibalistisch.

Die ökologische Bedeutung vor allem der Langbeinfliegen wird sehr hoch eingestuft. Sie sind sowohl in Laub- als auch in Nadelwäldern oftmals die häufigsten Gegenspieler, die in Brutsystemen von Borkenkäfern anzutreffen sind. Ihr Beutetierkonsum steigt mit zunehmendem Angebot (functional response), was zu Borkenkäfermortalitäten von bis zu 90 Prozent allein durch Fliegenlarven der Gattung *Medetera* führen kann (HOPPING 1947).

Neben diesen beiden Familien gibt es unter den Fliegen weitere Borkenkäfer-Räuber bei den Raubfliegen (Asilidae), Waffenfliegen (Stratiomyidae), Zitterfliegen (Pallopteridae) und den Echten Fliegen (Muscidae) (Kenis *et al.* 2004; vgl. Tab. 1a).

Weitere räuberische Insekten

Einige weitere Insekten ernähren sich mindestens fakultativ von Borkenkäfern (Tab. 1a, 2). Die trotz ihres Namens nicht mit den Fliegen verwandten Kamelhalsfliegen (Raphidioptera) sind typische Waldinsekten, deren Larven auf der Rindenoberfläche leben und dort Insekten-eier fressen. Sie bevorzugen die dickbor-kige, Deckung gewährende Rinde der unteren Stammhälfte. Borkenkäferlarven können sie nur vertilgen, wenn die Rinde durch Spechteinschläge oder den Reifungsfrass der Borkenkäfer gelöst ist und sie dadurch in die Brutbilder der Borkenkäfer eindringen können (WICHMANN 1957). Ihre Bedeutung bei der Regulation von Borkenkäfern ist deshalb gering, umso mehr, als sie auch die von anderen Räubern abgelegten Eier fressen. Die wichtigsten Kamelhalsfliegen sind *Puncha ratzeburgi* sowie *Phaeostigma notata*, eine typische Art in subalpinen Nadelwäldern bis hinauf zur Waldgrenze. *Scoloposcelis pulchella* ist die bekannteste der wenigen sich von Borkenkäfern ernährenden Wanzenarten.



Abb. 5. Räuberische Fliegenlarve (links) und Borkenkäferlarve in einem Brutbild des Buchdruckers.

Räuberische Milben

Als Borkenkäferräuber weniger auffällig sind die zu den Spinnentieren gehörenden Raubmilben. Betrachtet man Brutbilder von Borkenkäfern unter der Lupe, entdeckt man häufig eine reichhaltige Milbenfauna. Allein beim Buchdrucker, der diesbezüglich am besten untersuchten Borkenkäferart, fand man 38 Milbenarten (MOSER *et al.* 1989). Die Mehrzahl dieser Milben lebt allerdings von Pilzen, Nematoden oder anderen Organismen und benützt die Borkenkäfer lediglich als Vektoren (Transportvehikel), um von einem Baum zum anderen zu gelangen und neue Nahrungsquellen zu erschliessen. Einige wenige Arten leben aber räuberisch von Borkenkäfern und saugen deren Eier, Larven und Puppen aus (Tab. 1a). Zu den wichtigen Gattungen zählen *Iponemus*, *Pyemotes*, *Proctolaelaps* und *Dendrolaelaps*. Die beiden ersten sind Parasitoiden-ähnlich, da für die Entwicklung ihrer Larven ein einziges Borkenkäfer-Ei genügt. Nach der letzten Häutung saugen die adulten Milben an Larven und Puppen von Borkenkäfern. Die Bedeutung von Milben bei der Regulation von Borkenkäfern wird wohl stark unterschätzt. Es wurden schon Absterberaten von Borkenkäfer-eiern von bis zu 90 Prozent beobachtet (GÄBLER 1947).

Parasitische Wespen

Die wichtigsten parasitischen Insekten sind die über 150 parasitoiden Wespenarten («Schlupfwespen» im weitesten Sinne). Sie töten während ihrer Larvalentwicklung genau einen Wirt. Die adulten Wespen nehmen als Nahrung nur Pollen, Nektar und Honigtau zu sich. Diese Energie erhöht ihre Eiproduktion und verlängert die Lebensdauer. Sowohl Eier, Larven, Puppen als auch adulte Käfer können spezialisierten Parasitoiden zum Opfer fallen. Ganz selten werden Eier parasitiert. Nur die winzige *Trichogramma semblidis* durchläuft als einziger echter Eiparasitoid von Borkenkäfern ihre gesamte Entwicklung in einem Ei von Eschenbastkäfern (*Hylesinus* spp.). Die Larven der meisten Parasitoiden leben dagegen ektoparasitisch an Larven oder Puppen von Borkenkäfern. Für die Eiablage stechen fast alle Arten ihren Ovipositor (Eiablagestachel) durch die Stammrinde. Damit sind die Parasitierungsmöglichkeiten durch die Länge des Ovipositors und die Rindendicke gegeben. Haben sie erfolgreich einen Wirt gefunden, lähmen sie ihn durch die Injektion eines Gifts und legen anschließend ein Ei auf seine Körperoberfläche. Einige wenige Arten schlüpfen aber auch durch die Einbohrlöcher der Borkenkäfer und parasitieren die Larven von den Muttergängen aus. Somit spielt die Rindendicke für sie keine Rolle. Nach dem Schlüpfen fressen die parasitischen

Wespenlarven den Körperinhalt ihrer Wirte auf und lassen nur Haut und Kopfkapsel zurück.

Schliesslich gibt es noch Adultparasitoide. Sie überfallen sich einbohrende Borkenkäfer und injizieren ihnen ein Ei, indem sie ihren Ovipositor durch deren Halsschild oder die Flügeldecken stechen (Abb. 6a). Die parasitierten Borkenkäfer bohren sich normal ein und beginnen auch, Eier zu produzieren. Dies allerdings in geringerem Ausmass, weil die parasitische Larve im Käfer während ihrer Entwicklung den Körperinhalt nach und nach auffrisst und der Borkenkäfer schliesslich abstirbt. Die Larve verpuppt sich noch im Innern des Käfers und die Wespe verlässt diesen durch ein selbst genagtes Loch am Körperende des Käfers (sog. Absturz, Abb. 6b). Durch ein Einbohrloch eines Käfers gelangt sie schliesslich aus der Rinde ins Freie.

Ein interessantes Phänomen ist der sogenannte Kleptoparasitismus, der offenbar bei parasitischen Wespen von Bor-

kenkäfern nicht selten ist (MILLS 1991): Arten, die weniger erfolgreich beim Aufspüren von Wirtslarven sind, stehen anderen parasitischen Arten ihren Wirt. Sie warten, bis die andere Art eine Larve aufgespürt hat und sich anschickt, ihren Ovipositor in die Rinde zu stechen. Darauf drängt der Kleptoparasitoid den Entdecker ab und setzt seinerseits an derselben Stelle zur Parasitierung an.

Parasitische Wespen sind im Allgemeinen stärker auf bestimmte Borkenkäferarten spezialisiert als die Räuber. Vor allem Ei- und Adultparasitoide haben ein sehr kleines Wirtsspektrum. Der Adultparasitoid *Tomicrobia seitneri* befällt zum Beispiel fast ausschliesslich Käfer des Buchdruckers. Die Larvalparasitoiden, also die Mehrheit der parasitischen Wespen, sind allerdings weniger wählerisch und akzeptieren Wirte verschiedener Gattungen. Eine Zusammenfassung der Ökologie der verschiedenen parasitischen Wespen findet sich bei *Kenis et al.* (2004). Die beiden wichtigsten parasiti-

schen Familien werden im Folgenden dargestellt.

Eine wichtige Schlupfwespenfamilie sind die **Brackwespen** (Braconidae; vgl. Tab. 1b). Es sind rund 60 europäische Arten bekannt, die Borkenkäfer parasitieren. Dabei unterscheiden sich die Arten auf Laub- und Nadelbäumen. Es gibt einige wichtige Adultparasitoide, die meisten Arten leben aber ektoparasitisch an ausgewachsenen Larven. Eine der häufigsten Arten, die 3–5 mm grosse *Coeloides bostrichorum*, befällt Borkenkäfer auf verschiedenen Nadelhölzern, bevorzugt in tieferen Lagen (Abb. 7). Ihr Eiablagestachel ist mit fünf Millimetern einer der längsten aller parasitischen Wespen von Borkenkäfern. Dadurch kann sie auch Larven erreichen, die anderen Wespen wegen der dicken Rinde verwehrt bleiben. *Dendrosoter protuberans*, ein anderer Vertreter dieser Familie, parasitiert ein breites Spektrum von Borkenkäfern auf Laubbäumen.

Eine andere wichtige und überaus vielfältige Familie von Schlupfwespen sind die **Pteromaliden** (Pteromalidae; vgl. Tab. 1b, 2). Sie beinhaltet die meisten Borkenkäfer-Parasitoiden. Fast alle der rund 35 Arten sind Larvalparasitoide, es gibt jedoch auch Adultparasitoide sowie fakultative und obligatorische Hyperparasitoide, die ihrerseits parasitische Wespen parasitieren. Einige Arten nutzen ein überaus breites Spektrum von nadel- und laubholzbewohnenden Borkenkäferarten. Eine der häufigsten Arten ist *Roptrocercus xylophagorum* (Abb. 8). Sie befällt Borkenkäfer aus mindestens zehn Gattungen, darunter auch ökonomisch wichtige wie den Sechszähligen Kiefernborke- käfer (*Ips acuminatus*), den Buchdrucker, den Nordischen Föhrenborke- käfer (*Ips duplicatus*) und die beiden Waldgärtnerarten (*Tomiscus* spp.). Die Art unterscheidet sich von allen anderen Parasitoiden dadurch, dass die Wespe für die Parasitierung durch die Einbohr- löcher der Borkenkäfer schlüpft und von den Muttergängen aus die Larven parasitiert. Dies gelingt ihr vor allem bei hohen Brutdichten, weil dann die Larvengänge aus Platzmangel auch in der Nähe der Muttergänge verlaufen. Bei geringen Dichten zweigen die Larvengänge fast rechtwinklig von den Muttergängen ab, was *R. xylophagorum* den Zugang zu den Wirten verwehrt. Erfolgreich ist dieser Parasitoid in den sternförmigen Brut-



Abb. 6. Die Pteromalide *Tomicrobia seitneri* legt jeweils ein Ei in einen adulten Borkenkäfer (a), in dessen Körper sich die Wespenlarve bis zur Puppe entwickelt. Nach dem Schlüpfen frisst sich die junge Wespe durch die Käferhülle ins Freie (b).



Abb. 7. Die Brackwespe *Coeloides bostrichorum* (a) kommt vor allem in tieferen Lagen vor, wo sie eine der häufigsten Parasitoiden ist. Oft sieht man in Puppenwiegen des Buchdruckers anstelle der Käferlarven die Kokons dieser Wespen (b). Die Kopfkapseln der Borkenkäferlarven sind das einzige Überbleibsel der Käferlarven.

Tab. 1. Der Buchdrucker (*Ips typographus*) ist der wirtschaftlich wichtigste Borkenkäfer. Hier sind die wichtigsten Gruppen und einige häufige Vertreter seiner Räuber (a), Parasitoiden (b) und Pathogene (c) aufgelistet. Eine vollständige Liste der Gegenspieler aller europäischen Borkenkäfer findet sich in KENIS *et al.* (2004). Man beachte, dass von etlichen Arten auch oder ausschliesslich die Larven räuberisch oder parasitisch leben (weitere Fotos von Gegenspielern siehe www.wsl.ch/antagonisten → Bildgalerie). * = abgebildete Art.

a) Räuber

Käfer	Buntkäfer (Cleridae) * <i>Thanasimus formicarius</i> (L.)		Scheinrüssler (Salpingidae) * <i>Salpingus planirostris</i> F.	
	Stutzkäfer (Histeridae) <i>Paromalus parallelepipedus</i> (Herbst) * <i>Plegaderus vulneratus</i> (Panzer)		Kurzflügler (Staphylinidae) * <i>Nudobius lentus</i> (Grav.) <i>Phloeonomus pusillus</i> (Grav.) <i>Placusa depressa</i> (Maeklin)	
	Rindenglanzkäfer (Monotomidae) <i>Rhizophagus depressus</i> (F.) * <i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull)		Schwarzkäfer (Tenebrionidae) * <i>Corticeus linearis</i> F.	
	Glanzkäfer (Nitidulidae) * <i>Eपुरaea marseuli</i> Reitter		Jagdkäfer (Trogositidae) * <i>Nemozoma elongatum</i> (L.)	
Fliegen	Langbeinfliegen (Dolichopodidae) <i>Medetera excellens</i> Frey * <i>Medetera signaticornis</i> Loew		Zitterfliegen (Pallopteridae) * <i>Palloptera ustulata</i> Fallén	
	Lanzenfliegen (Lonchaeidae) * <i>Lonchaea bruggeri</i> Morge		Waffenfliegen (Stratiomyidae) * <i>Zabrachia tenella</i> (Jaennicke)	
	Echte Fliegen (Muscidae) * <i>Phaonia gobbertii</i> (Mik)			
Weitere Räuber	Wanzen Blumenwanzen (Anthocoridae) * <i>Scoloposcelis pulchella</i> (Zett.)		Milben * <i>Dendrolaelaps</i> sp. <i>Pyemotes dryas</i> (Vitzl.)	
	Kamelhalsfliegen <i>Phaeostigma notata</i> (F.) * <i>Puncha ratzeburgi</i> (Brauer)		Spechte * <i>Picoides tridactylus</i> (L.)	

b) Parasitoide

Brackwespen (Braconidae)
 * *Coeloides bostrichorum* Giraud
Dendrosoter middendorffii (Ratzeb.)
Ropalophorus clavicornis (Wesmael)



Pteromaliden (Pteromalidae)
 * *Rhopalicus tutela* (Walker)
Roptrocercus mirus (Walker)
Roptrocercus xylophagorum (Walker)
Tomicobia seitneri (Ruschka)



Eurytomiden (Eurytomidae)
 * *Eurytoma arctica* Thomson
Eurytoma blastophagi Hedqvist



c) Pathogene Pilze

* *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.)
Metarhizium anisopliae (Metschn.)

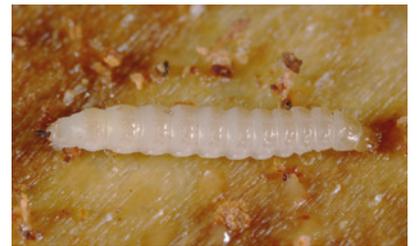


Tab. 2. Einige typische Vertreter räuberischer und parasitischer Larven.

Buntkäfer
Thanasimus formicarius



Rindenglanzkäfer
Rhizophagus grandis



Kurzflügler
Nudobius lentus



Kamelhalsfliegen
Phaeostigma notata



Lanzenfliegen
Lonchaea sp.



Langbeinfliegen
Medetera signaticornis



Blumenwanzen
Scoloposcelis pulchella



Pteromaliden
Roptrocercus xylophagorum





Abb. 8. Die 2–4 mm grosse Pteromalide *Roptrocercus xylophagorum* (a) ist ein Larvalparasitoid. Ihre Larven verzehren während ihrer Entwicklung eine Borkenkäferlarve, von der am Schluss nur noch die braune Kopfkapsel und etwas Haut übrigbleibt (b).

bildern des Kupferstechers, dessen Larvengänge näher an die Muttergänge heranreichen. Allerdings ist diese Wespenart auch in der Lage, durch dünne Rinde hindurch zu parasitieren.

Einige Pteromaliden-Arten befallen adulte Borkenkäfer. Der häufigste Vertreter ist *Tomicobia seitneri*, der Käfer der Gattung *Ips* parasitiert (Abb. 6). Die Larven entwickeln sich im Körperinnern und die fertigen Wespen verlassen den Körper der Opfer durch ein selbst genagtes Loch. Die Bedeutung dieses Antagonisten ist allerdings bescheiden, da die parasitierten Käfer noch eine Zeit lang weiter Eier produzieren und weil *T. seitneri* selber vom Hyperparasitoiden *Mesopolobus typographi* parasitiert werden kann.

Neben den beiden erwähnten parasitischen Wespenfamilien gibt es noch etwa 30 Borkenkäfer-Parasitoide aus sieben weiteren Hautflügler-Familien (KENIS *et al.* 2004). Die meisten sind winzige, weniger als einen halben Zentimeter grosse Arten; fast alle sind Larvalparasitoide. Speziell bei den Eurytomiden gibt es einige fakultative Hyperparasitoide.

Wie finden Räuber und Parasitoide die Borkenkäfer?

Wenn räuberische und parasitische Insekten von Borkenkäfern besiedelte Bäume aufspüren oder Schlupfwespen für das Ansetzen ihres Legestachels auf der Rindenoberfläche die exakte Stelle finden, orientieren sie sich ausschliesslich anhand chemischer Duftstoffe. Die räuberischen Insekten, vor allem Käfer und Fliegen, werden durch vom Baum produzierte Duftstoffe wie zum Beispiel Ethanol und α -Pinen wie auch durch Pheromone zu den befallenen Bäumen gelockt (SCHROEDER und LINDELÖW 1989). Pheromone sind artspezifische Duftstoffe, in diesem Fall Monoterpene wie *cis*-Verbenol oder Ipsdienol, die von den Borkenkäfern zum Anlocken ihrer Artgenossen produziert werden (BLUMQUIST *et al.* 2010). Wenn ein von einer Art produzierter Duftstoff für eine andere Art zum Vorteil und für sie selber zum Nachteil wird, spricht man von einem Kairomon. Borkenkäfer produzieren vor allem zu Beginn der Besiedlung eines Baumes Aggregationspheromone, also Duftstoffe, die Artgenossen beider Ge-

schlechter anlocken. Diese dienen den Räubern gleichzeitig als Kairomone, wodurch sie oft fast gleichzeitig mit den Borkenkäfern bei frisch befallenen Bäumen eintreffen. Sie legen dort ihre Eier ab, und den schlüpfenden Larven stehen schon von Anfang an Eier und junge Larven von Borkenkäfern als Nahrung zur Verfügung. Zu diesen primären Antagonisten gehören beispielsweise der Ameisenbuntkäfer oder die Langbeinfliegen.

Im Gegensatz dazu reagieren die meisten parasitischen Wespen bei ihrer Suche nach geeigneten Wirten nicht auf Pheromone, welche die Borkenkäfer nur während der Besiedlungsphase produzieren, sondern auf flüchtige Substanzen (oxidierte Monoterpene), die in den Frassgängen der Borkenkäfer von Pilzen und Mikroorganismen produziert werden (WEGENSTEINER *et al.* 2015). Diese entwickeln sich in den Abfallstoffen der fressenden Käfer. Dadurch treffen die Parasitoiden erst dann am Käferbaum ein, wenn ihre Wirte im richtigen Stadium für die Parasitierung sind, also vor allem ältere Larven oder Puppen. Haben die Parasitoiden erst einmal einen befallenen Baum entdeckt, müssen sie die genaue Stelle lokalisieren, wo sie ihren Legestachel ansetzen müssen, um eine darunterliegende Larve mit einem Ei zu belegen. Dabei reagieren sie höchstwahrscheinlich auf dieselben Duftstoffe wie für das Auffinden der befallenen Bäume, indem sie kleinste Unterschiede in deren Konzentration wahrnehmen.

Im Gegensatz zu den Larvalparasitoiden müssen Adultparasitoide gleichzeitig wie ihre Wirte, also die adulten Borkenkäfer, eintreffen. Deshalb nutzen sie wie die Räuber die Borkenkäfer-Pheromone als Kairomone, um Bäume zu finden, wo die Käfer gerade anfliegen und sich einbohren (KENIS *et al.* 2004).

Innerhalb eines von Borkenkäfern befallenen Stammes ist die Verteilung von räuberischen und parasitischen Insekten unterschiedlich: Die räuberischen Käfer und Fliegen besiedeln vorzugsweise die unteren Stammabschnitte, während die Parasitoiden häufig durch die limitierte Länge ihres Legestachels auf die dünnere Rinde im oberen Stammbereich oder auf Äste beschränkt sind. Diese Aufteilung ist nicht strikt, verringert aber die Konkurrenz zwischen Räubern und Parasitoiden.

Spechte

Neben den wirbellosen natürlichen Feinden von Borkenkäfern spielen auch Spechte eine gewisse Rolle als Antagonisten. Obwohl auch andere Vögel sporadisch Borkenkäfer im Flug oder auf der Rindenoberfläche erwischen, haben die Spechte unter den Vögeln eine herausragende Bedeutung. Als einzige vermögen sie auch unter der Rinde verborgene Käfer und ihre Larven zu erreichen. Die Nutzung von Borkenkäfern als Nahrung ist je nach Spechtart saisonabhängig. Im Winter sind andere Nahrungsquellen wie Raupen oder Ameisen Mangelware oder schlecht zugänglich, sodass bei gewissen Spechtarten Borkenkäfer bis zu 99 Prozent der Nahrung ausmachen können (BALDWIN 1968). Zudem ist der Energiebedarf der Spechte zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur im Winter viel höher.

Spechte tragen auf direkte und indirekte Weise zur Mortalität von Borkenkäfern bei. Einerseits picken sie Käfer von der Rindenoberfläche und hacken Larven, Puppen und Jungkäfer aus der Baumrinde heraus. Andererseits fallen abgehackte Rindenplatten mit der darunterliegenden Borkenkäferbrut zu Boden, wo die Borkenkäferbrut entweder vertrocknet, von Vögeln aufgepickt oder von räuberischen Insekten und Kleinsäugern gefressen wird. Auch die unter der von Spechten durchlöcherten Rinde am Baum verbleibende Brut trocknet schneller aus, stirbt wegen Kälteeinbrüchen oder starken Temperaturwechseln eher ab oder ist für andere Vögel als Nahrung zugänglich. Ein interessantes Phänomen wurde bei Spechten in Nordamerika festgestellt: Sie trugen auf der Suche nach Larven von *Dendroctonus brevicornis*, einem Föhren-Borkenkäfer, die Rinde bis auf eine Restdicke von zirka einem halben Zentimeter ab. Dies hatte zur Folge, dass es auch parasitischen Wespen mit kurzem Ovipositor gelang, die verbliebenen Larven erfolgreich zu parasitieren. Dies konnte die lokale Parasitierungsrate bis um das Zehnfache erhöhen (OTVOS 1979).

In europäischen Fichtenwäldern ist der Dreizehenspecht ein wichtiger natürlicher Feind von Borkenkäfern (Abb. 9). Er löst befallene Rindenstücke vom Stamm und achtet darauf, dass diese nicht hinunterfallen und die Larven verschütten. Dann pickt er die nun freilie-

genden Larven heraus. Magenuntersuchungen haben gezeigt, dass ein Dreizehenspecht pro Wintertag rund 3200 Käferlarven vertilgt (WIMMER und ZAHNER 2010). Einerseits locken befallene Bäume die Spechte aus der Umgebung an, andererseits führt ein über längere Zeit anhaltender, grossflächiger Befall zu einer höheren Reproduktion und damit zu einer Zunahme der Spechtpopulation. Entsprechend gross kann der Einfluss der Spechte auf die Borkenkäferpopulationen sein, vor allem in hohen Lagen mit nur einer Käfergeneration. In tieferen Lagen bleibt die Vermehrungsrate der Borkenkäfer meist höher als diejenige der Spechte. Bei einem Ausbruch des Fichtenborkenkäfers *D. rufipennis* in den USA belief sich die Käfermortalität durch Spechte, insbesondere durch den dortigen Dreizehenspecht, auf rund 50 Prozent. Diese Mortalität fiel vor allem in den Wintermonaten an (MCCAMBRIDGE und KNIGHT 1972).

Pathogene

Wie andere Insekten werden auch Borkenkäfer von verschiedenen Pilzen, Viren, Einzellern oder Nematoden befallen. Die wichtigsten und auch auffälligsten Pathogene (Krankheitserreger)



Abb. 9. Der Dreizehenspecht (*Picooides tridactylus*) ernährt sich vor allem von Borkenkäferlarven. Er ist deshalb vorwiegend in totholzreichen Fichtenwäldern zuhause. Das Männchen unterscheidet sich vom Weibchen gut durch seinen gelben Scheitel.

sind die Pilze. Ihre Sporen keimen auf der Käferoberfläche, die Hyphen wachsen durch den Insektenpanzer ins Innere und breiten sich im ganzen Körper aus, sodass befallene Käfer noch in den Frassgängen unter der Rinde absterben. Das Pilzmyzel wächst durch die Körperhülle des Käfers hindurch nach aussen, überwuchert diesen und bildet zur Verbreitung neue Sporen. Eine grosse Zahl verschiedener Pilze ist mit Borkenkäfern vergesellschaftet. Die wichtigste Art beim Buchdrucker ist *Beauveria bassiana* (Abb. 10), in geringerem Umfang befällt auch *Metarhizium anisopliae* diesen Borkenkäfer (KELLER *et al.* 2004). Der Pilzbefall endet für die Käfer tödlich. Die Infektionsraten vor allem gegen Ende einer Massenvermehrung können bis 90 Prozent und mehr betragen (WEGENSTEINER *et al.* 2015). Die Wirkung des Pilzbefalls bei Larven und Käfern im Brutbild ist daher nicht zu unterschätzen.

Andere Pathogene wie Viren und Einzeller (z. B. Bakterien, Protozoen, Mikrosporidien, Amöben) werden von Borkenkäfern beim Fressen aufgenommen. Sie vermehren sich in deren Darmgewebe, dessen Zellen sie durch Toxine zerstören. Viren sind ziemlich wirtsspezifisch. Über ihre Verbreitung und Wirkung auf Borkenkäfer ist aber noch wenig bekannt. Ähnliches gilt für Bakterien und andere Mikroorganismen, die unter Laborbedingungen längerfristig hohe Mortalität verursachen (WEGENSTEINER *et al.* 2015).

Nematoden oder Fadenwürmer stechen mit ihrem hohlen Stilet (Mundwerkzeuge) das Gewebe von Wirtstieren an und saugen es aus. Die höchstens wenige Millimeter langen Tiere dringen durch die Haut, die Mund- oder Afteröffnung ins Körperinnere ihres Wirtes, wo sie in der Körperhöhle Zellen anstechen und aussaugen. Die befallenen Wirte können ihre Entwicklung jedoch vollenden. Im erwachsenen Käfer produzieren die Nematoden Eier und die jungen Larven entwickeln sich im Käfer bis zum letzten Larvenstadium. Dann wandern sie in den Enddarm und werden mit dem Kot ausgeschieden. Nach einer letzten Häutung paaren sich die nun erwachsenen Nematoden und die Weibchen suchen sich einen neuen Wirt. Bei anderen Arten sind nur einzelne Larvenstadien parasitisch und die anderen halten sich freilebend in den Brutbildern auf. Borkenkäfer können



Abb. 10. Oft finden sich in den Brutbildern des Buchdruckers vom Pilz *Beauveria bassiana* befallene Tiere.

von hunderten Nematoden befallen sein, was sich auf die Fitness und die Reproduktionsfähigkeit der Käfer auswirkt oder sogar zu deren Tod führen kann. Der Beitrag von Nematoden zur Regulation von Borkenkäfern ist unklar, dürfte aber eher bescheiden sein.

Bedeutung natürlicher Feinde

Obwohl Spechte die auffälligsten Gegenspieler von Borkenkäfern sind, wird ihnen im Allgemeinen keine entscheidende Rolle bei der Regulation von Borkenkäfer-Massenvermehrungen zugeschrieben. Dies hat verschiedene Gründe: (i) Die Generationen von Borkenkäfern und Spechten verlaufen nicht synchron, (ii) die Vermehrungsrate der Spechte ist viel geringer als diejenige der Borkenkäfer und kann auch bei üppigem Beuteangebot kaum gesteigert werden, (iii) die Brut- und Schlafplätze der Spechte in einem Wald sind infolge Territorialität begrenzt und (iv) je nach Angebot und Saison wechseln die meisten Spechte auf andere Beute. Durch ihre Mobilität sind sie allerdings in der Lage, schnell von angrenzenden Waldgebieten in Bestände mit Borkenkäferbefall einzufliegen. So war in Borkenkäfer-Befallsgebieten Skandinaviens die Spechtdichte bis zu 21-mal höher als in Vergleichsgebieten (FAYT *et al.* 2005), und in Nordamerika erhöhte sie sich während eines Befalls des Borkenkäfers *D. rufipennis* um den Faktor 50 (KOPLIN 1969). Die grösste Bedeutung entfalten

Spechte jedoch bei tiefer Populationsdichte der Borkenkäfer zwischen den Massenvermehrungen. Sie verlängern diese Latenzperiode, indem sie den Beginn von Ausbrüchen verzögern und den Zusammenbruch der Borkenkäferpopulationen beschleunigen.

Obwohl es eine Vielzahl von Untersuchungen über die Mortalität von Borkenkäfern durch räuberische und parasitische Arthropoden sowie Pathogene unter Labor- und Freilandbedingungen gibt, kann ihre Wirkung nicht generell in Zahlen gefasst werden. Räuberische Insekten und Milben werden aber im Vergleich zu den Parasitoiden als sehr bedeutend betrachtet und können hohe Absterberaten bei Borkenkäfern verursachen. Räuber sind nicht auf bestimmte Arten fixiert und ernähren sich auch von alternativer Beute. Deshalb ist immer eine gewisse Grunddichte von räuberischen Insekten vorhanden, die im Falle einer Borkenkäfer-Massenvermehrung schnell auf das üppige Angebot reagieren können. Räuber sind auch immer in höheren Dichten vorhanden als die Parasitoiden und viele verzehren sowohl während ihrer Entwicklung als auch im adulten Zustand Beutetiere. Allerdings reagieren auch die eher spezialisierten Parasitoiden sehr schnell auf eine Zunahme von Borkenkäfern, wie eine Untersuchung in liegendem Fichtensturmholz in Gebirgswäldern zeigte (WERMELINGER *et al.* 2013): Die Zahlen der Borkenkäfer und Parasitoiden nahmen nach dem Sturm sehr schnell und praktisch synchron zu und fielen nach drei bis vier Jahren wieder zusammen,

da die Rinde des Sturmholzes sowohl für Käfer als auch parasitische Wespen zu trocken wurde. In tieferen Lagen erfolgt die Austrocknung der Rinde noch schneller. Die Befallsrate von Borkenkäfern durch Parasitoiden beträgt in Einzelfällen bis 100 Prozent (SACHTLEBEN 1952). Trotzdem wird den Parasitoiden eine geringere Bedeutung zugeschrieben als den Räubern.

Die Gesamtwirkung aller antagonistischen Organismen hängt von zahlreichen Faktoren ab: Witterung, Zeitpunkt innerhalb einer Massenvermehrung, Wechselwirkungen innerhalb von Antagonisten (Spechte und räuberische Arthropoden fressen auch andere räuberische oder parasitische Insekten), Jahreszeit, lokale Besonderheiten und nicht zuletzt die Bekämpfungsmassnahmen des Menschen. Natürliche Feinde verhindern aber in der Latenzphase weitgehend, dass die Borkenkäferpopulationen eine Grösse erreichen können, die es ihnen erlaubt, auch vitale Bäume zu befallen. Erst ein Sturm oder eine Schwächung der Bäume führen dazu, dass sich die Borkenkäfer so stark vermehren können, dass genügend Käfer dem Tod durch natürliche Feinde entgehen, um vitale Fichten zu besiedeln.

Natürliche Feinde und Borkenkäferbekämpfung

Borkenkäfer werden üblicherweise bekämpft, indem die befallenen Bäume gefällt und aus dem Wald abgeführt werden. Dies zeigt aber nur Wirkung, wenn die Borkenkäfer tatsächlich noch im Baum und nicht schon ausgeflogen sind. Erfolgt diese Massnahme zu spät, kann sie sogar gegenteilige Wirkung haben. Viele der natürlichen Gegenspieler des Buchdruckers schlüpfen später als diese Borkenkäferart aus (Abb. 11). Speziell nach dem Überwintern fliegen vor allem die Parasitoiden («Schlupfwespen») sowie räuberische Fliegen und gewisse räuberische Käfer bis zu fünf Wochen später als der Buchdrucker aus (WERMELINGER *et al.* 2002, 2012). Werden die abgestorbenen Fichten – die Wirtsbäume des Buchdruckers – in dieser Zeit gefällt und entrindet oder abgeführt, werden keine Borkenkäfer eliminiert, sondern nur die noch darin befindlichen Antagonisten abgetötet oder entfernt. Beim Schlüpfen der ersten Buchdrucker-

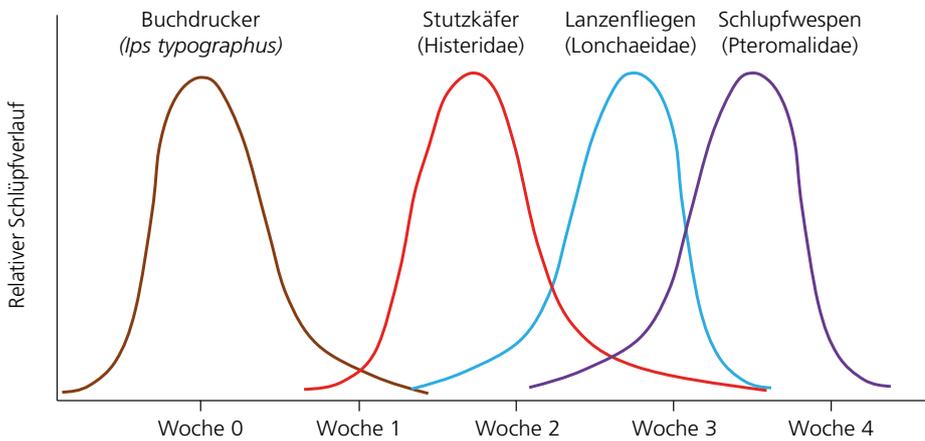


Abb. 11. Schematische Darstellung des relativen Schlüpfverlaufs des Buchdruckers und einiger Gruppen seiner häufigsten natürlichen Feinde beim Ausflug im Frühling.

generation im Sommer ist diese Verzögerung weniger ausgeprägt. Durch Borkenkäfer befallene Bäume, die schon seit mehreren Monaten verlassen sind und deren Rinde abgefallen ist, beherbergen keine natürlichen Feinde von Borkenkäfer mehr, sie sind jedoch für andere Totholzbewohner wertvoll (LACHAT *et al.* 2019; WERMELINGER 2021).

Der Klimawandel führt dazu, dass die Borkenkäfer früher ausfliegen und sich schneller entwickeln. Gegen Ende dieses Jahrhunderts wird pro Jahr regelmässig eine Generation Buchdrucker mehr entstehen und im Schweizer Mittelland werden jährlich drei Generationen die Norm sein (JAKOBY *et al.* 2019). Ob die natürlichen Feinde ebenfalls zusätzliche Generationen bilden werden und wie sich die Verschiebung ihrer jährlichen Flugzeiten auf die Regulation von Borkenkäfern auswirken wird, kann derzeit kaum beurteilt werden. Beispiele anderer Räuber-Beute-Beziehungen zeigen aber, dass sich die Synchronisation im Klimawandel häufig verschlechtert.

Literatur

- AKYOL, A.; SARIKAYA, O., 2017: Situation and evaluation of biological and chemical control applications for forest in Turkey. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 15: 341–353.
- BALDWIN, P.H., 1968: Predator-prey relationships of birds and spruce beetles. *Proc. North Central Branch E.S.A.* 23: 90–99.
- BLOMQUIST, G.J.; FIGUEROA-TERAN, R.; AW, M.; SONG, M.; GORZALSKI, A.; ABBOTT, N.L.; CHANG, E.; TITTIGER, C., 2010: Pheromone production in bark beetles. *Insect Biochem. Molec. Biol.* 40: 699–712.
- DIPPEL, C., 1996: Investigations on the life history of *Nemosoma elongatum* L. (Col., Ostomidae), a bark beetle predator. *J. Appl. Entomol.* 120: 391–395.
- DIPPEL, C.; HEIDGER, C.; NICOLAI, V.; SIMON, M., 1997: The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems (Coleoptera: Scolytidae). *Entomol. Gener.* 21: 161–175.
- ECKELT, A.; MÜLLER, J.; BENSE, U.; BRUSTEL, H.; BUSSLER, H.; CHITTARO, Y.; CIZEK, L.; FREI, A.; HOLZER, E.; KADEJ, M.; KAHLEN, M.; KÖHLER, F.; MÖLLER, G.; MÜHLE, H.; SANCHEZ, A.; SCHAFFRATH, U.; SCHMIDL, J.; SMOLIS, A.; SZALLIES, A.; NÉMETH, T.; WURST, C.; THORN, S.; CHRISTENSEN, R.H.B.; SEIBOLD, S., 2018: "Primeval forest relict beetles" of Central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *J. Ins. Conserv.* 22: 15–28.
- FAYT, P.; MACHMER, M.M.; STEEGER, C., 2005: Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – a literature review. *For. Ecol. Manage.* 206: 1–14.
- GÄBLER, H., 1947: Milbe als Eiparasit des Buchdruckers. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 1: 113–115.
- GAUSS, R., 1954: Der Ameisenbuntkäfer *Thanasimus (Clerus) formicarius* Latr. als Borkenkäferfeind. In: WELLENSTEIN, G. (Ed), Die grosse Borkenkäferkalamität in Südwestdeutschland 1944–1951. Ringingen, Forstschutzstelle Südwest. 417–429.
- HÉRARD, F.; MERCADIER, G., 1996: Natural enemies of *Tomicus piniperda* and *Ips acuminatus* (Col., Scolytidae) on *Pinus sylvestris* near Orléans, France: temporal occurrence and relative abundance, and notes on eight predatory species. *Entomophaga* 41: 183–210.
- HOPPING, G.R., 1947: Notes on the seasonal development of *Medetera aldrichii* Wheeler (Diptera, Dolichopodidae) as a predator of the Douglas fir bark-beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins. *Can. Entomol.* 79: 150–153.
- JAKOBY, O.; LISCHKE, H.; WERMELINGER, B., 2019: Climate change alters elevational phenology patterns of the European spruce bark beetle (*Ips typographus*). *Glob. Change Biol.* 25: 4048–4063.
- KELLER, S.; EPPER, C.; WERMELINGER, B., 2004: *Metarhizium anisopliae* as a new pathogen of the spruce bark beetle *Ips typographus*. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 77: 121–123.
- KENIS, M.; WERMELINGER, B.; GRÉGOIRE, J.C., 2004: Research on parasitoids and predators of Scolytidae – a review. In: LIEUTIER, F.; DAY, K.R.; BATTISTI, A.; GRÉGOIRE, J.C.; EVANS, H.F. (Eds), Bark and wood boring insects in living trees in Europe – a synthesis. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 237–290.
- KNIŽEK, M., 2004: Taxonomy and systematics of bark and ambrosia beetles. In: LIEUTIER, F.; DAY, K.R.; BATTISTI, A.; GRÉGOIRE, J.C.; EVANS, H.F. (Eds), Bark and wood boring insects in living trees in Europe – a synthesis. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 41–54.
- KOPLIN, J.R., 1969: The numerical response of woodpeckers to insect prey in a subalpine forest in Colorado. *Condor* 71: 436–438.
- LACHAT, T.; BRANG, P.; BOLLIGER, M.; BOLLMANN, K.; BRÄNDLI, U.B.; BÜTLER, R.; HERRMANN, S.; SCHNEIDER, O.; WERMELINGER, B., 2019: Totholz im Wald – Entstehung, Bedeutung und Förderung. *Merkbl. Prax.* 52: 12 S.
- MCCAMBRIDGE, W.F.; KNIGHT, F.B., 1972: Factors affecting spruce beetles during a small outbreak. *Ecology* 53: 830–839.
- MILLS, N.J., 1985: Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations. *Z. Ang. Entomol.* 99: 209–215.
- MILLS, N.J., 1991: Searching strategies and attack rates of parasitoids of the ash bark beetle (*Lepersinus varius*) and its relevance to biological control. *Ecol. Entomol.* 16: 461–470.
- MORGE, G., 1961: Die Bedeutung der Dipteren im Kampf gegen die Borkenkäfer. *Arch. Forstwes.* 10: 505–511.
- MOSER, J.C.; EIDMANN, H.H.; REGNANDER, J.R., 1989: The mites associated with *Ips typographus* in Sweden. *Ann. Entomol. Fenn.* 55: 23–27.
- OTVOS, I.S., 1979: The effects of insectivorous bird activities in forest ecosystems: an evaluation. In: DICKSON, J.G.; CONNOR, R.N.; FLEET, R.R.; KROLL, J.C.; JACKSON, J.A. (Eds), The role of insectivorous birds in forest ecosystems. London, Academic Press. 341–374.
- SACHTLEBEN, H., 1952: Die parasitischen Hymenopteren des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. *Beitr. Entomol.* 2: 137–189.
- SANCHEZ, A.; CHITTARO, Y.; GERMANN, C.; KNIŽEK, M., 2020: Annotated checklist of Scolytinae and Platypodinae (Coleoptera, Curculionidae) of Switzerland. *Alpine Entomol.* 4: 81–97.
- SCHROEDER, L.M.; LINDELÖW, Å., 1989: Attraction of scolytids and associated beetles by different absolute amounts and proporti-

- ons of α -pinene and ethanol. J. Chem. Ecol. 15: 807–817.
- VAN AVERBEKE, A.; GRÉGOIRE, J.C., 1995: Establishment and spread of *Rhizophagus grandis* Gyll (Coleoptera: Rhizophagidae) 6 years after release in Forêt domaniale Mézenc (France). Ann. Sci. For. 52: 243–250.
- WEGENSTEINER, R.; WERMELINGER, B.; HERRMANN, M., 2015: Natural enemies of bark beetles: Predators, parasitoids, pathogens and nematodes. In: VEGA, F.E.; HOFSTETTER, R.W. (Eds), Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species. London, Academic Press. 247–304.
- WERMELINGER, B.; EPPER, C.; SCHNEIDER MATHIS, D., 2002: Warum tote Käferbäume stehen lassen? Wald Holz 83: 39–42.
- WERMELINGER, B.; EPPER, C.; KENIS, M.; GHOSH, S.; HOLDENRIEDER, O., 2012: Emergence patterns of univoltine and bivoltine *Ips typographus* (L.) populations and associated natural enemies. J. Appl. Entomol. 136: 212–224.
- WERMELINGER, B.; OBRIST, M.K.; BAUR, H.; JAKOBY, O.; DUELLI, P., 2013: Synchronous rise and fall of bark beetle and parasitoid populations in windthrow areas. Agric. For. Entomol. 15: 301–309.
- WERMELINGER, B.; JAKOBY, O., 2019: Borkenkäfer. In: WOHLGEMUTH, T.; JENTSCH, A.; SEIDL, R. (Eds), Störungsökologie. Bern, Haupt. 236–255.
- WERMELINGER, B., 2021. Insekten im Wald – Vielfalt, Funktionen und Bedeutung (2., aktualisierte Aufl.). Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf; Haupt, Bern. 368 S.
- WICHMANN, H.E., 1957: Untersuchungen an *Ips typographus* L. und seiner Umwelt – Die Kamelhalsfliegen. Z. Ang. Entomol. 40: 433–440.
- WIMMER, N.; ZAHNER, V., 2010: Spechte – Leben in der Vertikalen. Leinfelden-Echterdingen, G. Braun Buchverlag. 112 S.
- YE, H.; BAKKE, A., 1997: Development and reproduction of *Thanasimus formicarius* (L.) (Coleoptera, Cleridae) at three constant temperatures. Can. Entomol. 129: 579–583.

Weiterführende Informationen

Dieses Merkblatt basiert im Wesentlichen auf dem Kapitel 9 des Buchs «Insekten im Wald» (Wermelinger 2021).

Webseite www.wsl.ch/antagonisten

Kontakt

Beat Wermerlinger
Eidg. Forschungsanstalt WSL
Zürcherstrasse 111
8903 Birmensdorf
beat.wermerlinger@wsl.ch

Fotos

Waldentomologie WSL (Abb. 6b, 8b, Tab. 1: *P. vulneratus*, *M. signaticornis*, *Z. tenella*, *Dendrolaelaps* sp., *E. arctica*, Tab. 2: *N. lentus*), Josef Dvořák (*E. marseuli*), Boris Loboda (*S. pulchella*), Jan Myšák (*P. ustulata*), Robert Heemskerck (*P. gobbertii*), alle übrigen Abbildungen Beat Wermelinger.

Zitierung

WERMELINGER, B.; SCHNEIDER MATHIS, D., 2021: Natürliche Feinde von Borkenkäfern. Merkbl. Prax. 67.12 S.

Merkblatt für die Praxis ISSN 1422-2876

Konzept

Im **Merkblatt für die Praxis** werden Forschungsergebnisse zu Wissenskonzentratoren und Handlungsanleitungen für Praktikerinnen und Praktiker aufbereitet. Die Reihe richtet sich an Forst- und Naturschutzkreise, Behörden, Schulen und interessierte Laien.

Französische Ausgaben erscheinen in der Schriftenreihe **Notice pour le praticien** (ISSN 1012-6554). Italienische Ausgaben erscheinen in loser Folge in der Schriftenreihe **Notizie per la pratica** (ISSN 1422-2914).

Die neuesten Ausgaben (siehe www.wsl.ch/merkblatt)

- Nr. 66: Der Götterbaum in Schweizer Wäldern – Ökologie und Managementoptionen. S. KNÜSEL *et al.* 2020. 12 S.
- Nr. 65: Feuerökologie montaner Buchenwälder. Waldleistungen und waldbauliche Massnahmen nach Waldbrand. J. MARINGER *et al.* 2020. 12 S.
- Nr. 64: Habitatbäume kennen, schützen und fördern. R. BÜTLER *et al.* 2019. 12 S.
- Nr. 63: Die Roten Waldameisen – Biologie und Verbreitung in der Schweiz. B. WERMELINGER *et al.* 2019. 12 S.
- Nr. 62: Verbissprozent – eine Kontrollgrösse im Wildmanagement. O. ODERMATT 2018. 62: 8 S.
- Nr. 61: Zyklen und Bedeutung des Lärchenwicklers. B. Wermelinger *et al.* 2018. 12 S.
- Nr. 60: Der Waldboden lebt – Vielfalt und Funktion der Bodenlebewesen. M. Walser *et al.* 2018. 12 S.

Managing Editor

Martin Moritz
Eidg. Forschungsanstalt WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
martin.moritz@wsl.ch
www.wsl.ch/merkblatt

Die WSL ist ein Forschungsinstitut des ETH-Bereichs.

Layout: Jacqueline Annen, WSL

Druck: Rüegg Media AG

