

## Untersuchungen über das Auftreten und die Dynamik von Pathogenen bei *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytinae) in Befallsherden unter besonderer Berücksichtigung von Protozoen

RUDOLF WEGENSTEINER<sup>1</sup>, CHRISTIAN EPPER<sup>2,3</sup> & BEAT WERMELINGER<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universität für Bodenkultur Wien, Department für Wald und Bodenwissenschaften, 1190 Wien, Österreich

<sup>2</sup> Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, 8903 Birmensdorf, Schweiz

<sup>3</sup> Eidgenössische Technische Hochschule ETH, Departement Umweltwissenschaften, 8092 Zürich, Schweiz

*On the occurrence and dynamics of pathogens of Ips typographus (Coleoptera, Scolytinae) in infested trees, with particular reference to protozoans.* — The occurrence of pathogens was investigated in the spruce bark beetle *Ips typographus* L. from three different localities in the Central Plateau of Switzerland within a five-year period. In all three localities Norway spruce (*Picea abies*) was attacked by *I. typographus*; at two localities (Forrenmoos and Tössstock) infested trees were not removed, at the third locality (Rothenburger Wald) infested trees were removed as a sanitation measure.

3073 adult *I. typographus* were inspected within several consecutive generations (up to ten). Two pathogen species were identified in the beetles, i.e. the protozoan species *Gregarina typographi* and *Chytridiopsis typographi*. Beside these two pathogens fungal infections were found frequently. Nematodes occurred in the gut and in the hemolymph of many beetles.

No differences were found in the spectrum of the pathogen species in beetles from the three localities. The rate of *G. typographi* and *C. typographi* infections increased within the first three generations in most cases, thereafter the number of infected beetles decreased. Infection rates varied between the beetles from different localities as well as between different years.

Keywords: *Ips typographus*, Scolytinae, bark beetles, pathogens, *Gregarina typographi*, *Chytridiopsis typographi*.

### EINLEITUNG

Der Buchdrucker, *Ips typographus* (L.) (Curculionidae, Scolytinae), gilt in Mittel- und Nordeuropa als gefährlichster Schädling in sekundären Fichtenbeständen. Es handelt sich um eine vergleichsweise aggressive Borkenkäferart, die sich im Phloem frisch geworfener oder physiologisch geschwächter Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) vermehrt. Unter günstigen abiotischen und biotischen Bedingungen kann diese Art rasch zu einer Massenvermehrung übergehen. *I. typographus* ist in den tieferen Lagen bivoltin mit Geschwisterbruten (Anderbrant 1989). Oberhalb von rund 1300 m ü. M. entwickelt sich meist nur eine Generation pro Jahr. Bisher gibt es keine ausreichend exakten Methoden zur Abschätzung der lokalen Dichte einer Borkenkäferpopulation, die als verlässliche Basis für Risiko-Prognosen herangezogen werden können. Sowohl mit der Fangbaum- als auch mit der Pheromonfallen-Methode können wohl Daten zur Phänologie des Buchdruckers erhoben werden, eine exakte Abundanzenerhebung ist mit derart duftstoffgesteuerten Systemen

(Kairomone und Aggregationspheromone) vor allem aufgrund der luftströmungsabhängigen Ausbreitungsdynamik dieser Duftstoffe jedoch nicht möglich.

Derzeit gibt es keine klaren Angaben über die Rolle der natürlichen Gegenspieler von *I. typographus* in den unterschiedlichen Gradationsphasen der Borkenkäfer (Übersicht siehe Wermelinger 2004). Basierend auf den Kenntnissen früherer Untersuchungen zum Pathogenkomplex von *I. typographus* (Lit. in Wegensteiner 2004) muss deshalb vor allem der Erforschung der Epidemiologie der Krankheitserreger im Verlauf unterschiedlicher Fluktuationsphasen dieser Spezies höchste Priorität eingeräumt werden.

Die Hypothese, die der vorliegenden Arbeit zugrunde liegt, basiert auf der Annahme, dass manche Pathogenarten zumindest die Vitalität ihrer Wirte beeinflussen und entweder alleine oder zusammen mit anderen Antagonisten die Populationsdichte von Borkenkäfern nachhaltig regulieren können. Je nach Virulenz der einzelnen Pathogenarten ist neben einer Verkürzung der individuellen Lebensdauer der Käfer mit einer daraus resultierenden geringeren Fekundität zu rechnen. Dies führt zu einer populationsdämpfenden Wirkung, bzw. im Falle von Schwärmflügen zu Beeinträchtigungen des Migrationsvermögens infizierter Individuen. Darüber hinaus ist es vorstellbar, dass anthropogene (Management-) Eingriffe neben den unmittelbaren Auswirkungen auf die Borkenkäferabundanz selbst, auch die Präsenz und die Abundanz der Pathogene beeinflussen können und damit auch deren Regulationseffizienz.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war somit, konkrete Angaben über das Auftreten und die Häufigkeit von Pathogenen bei *I. typographus* in neu entstandenen Befallsherden mit und ohne Käferbekämpfung (Zwangsnutzungen) über mehrere Generationen zu gewinnen. Es wird besonders auf das Auftreten der beiden Protozoen-Arten *Gregarina typographi* und *Chytridiopsis typographi* eingegangen.

#### MATERIAL UND METHODEN

Beginnend im Jahr 2000 wurden adulte *I. typographus* vorerst von zwei Standorten ohne phytosanitäre Massnahmen (d.h. ohne Zwangsnutzung befallener Stämme) gesammelt. Der Standort Forrenmoos befand sich bei Rothenburg (LU) auf ca. 550 m ü. M. und wurde von 2000 bis 2004 beprobt. Der zweite Standort befand sich am Tössstock bei Steg (ZH) auf ca. 1000 m ü. M. und wurde von 2000 bis 2003 beprobt. In den Jahren 2003 und 2004 kam in ca. 4 km Entfernung vom Forrenmoos ein Vergleichsstandort (Rothenburger Wald, auf ca. 470 m ü. M.) mit Bekämpfungsmassnahmen (Fällen und Abführen befallener Bäume) dazu.

Zu Beginn jeder neuen Buchdrucker-Generation wurden Rindenproben (0,25–0,5 m<sup>2</sup>) von 10 frisch befallenen Fichten entnommen. Dies geschah vor dem Ausflug der adulten Käfer. Bei der überwinterten Generation (ein Teil der Käfer schlüpfte im Herbst, ein Teil erst im Frühjahr) fand eine zweite Beprobung vor dem Ausflug im Frühjahr statt. Verbliebene Parentalkäfer wurden aus den Muttergängen entfernt, während die Jungkäfer ihre Entwicklung mit dem Reifungsfrass in den Rindenstücken unter konstanten Bedingungen abschlossen (Klimakammer WSL Birnensdorf, 20° C bei 70 % relativer Luftfeuchtigkeit). Nach dem Schlüpfen wurden die Käfer jeder Rindenprobe zusammen mit frischen Fichtenrindenstücken zu je 10 Stück in eine Dose gegeben und bei 7° C in einem Kühlschrank aufbewahrt. Sobald eine ausreichende Zahl an Käfern abgesammelt worden war (vgl. Tab. 1–3), wurden sie zur Analyse nach Wien (BOKU) geschickt.

Tab. 1: Infektionsraten (%) von *I. typographus* durch Protozoen, Pilze und Nematoden (in der Hämolymphe und im Darm) am Standort Forrenmoos (aus Einzelproben) während 10 aufeinander folgender Generationen (Gen.) in den Jahren 2000 bis 2004.

Gen.	Jahr	<i>G. typographi</i>	<i>C. typographi</i>	Pilz	Nem. i. Häm.	Nem. i. Darm	n
1	2000	2,2	11,2	0,0	10,1	28,1	89
2	2000	2,1	0,5	3,2	9,8	35,3	379
2*	2001	17,9	10,5	0,6	14,8	76,5	162
3	2001	21,3	18,0	0,0	11,2	51,7	89
4	2001	10,2	11,3	16,7	12,4	51,6	186
4*	2002	22,1	9,6	7,3	11,8	91,2	136
5	2002	1,6	1,6	6,5	9,7	71,0	62
6	2002	10,2	8,0	7,5	11,2	56,1	187
7	2003	2,9	0,0	22,9	2,9	34,3	35
8	2003	7,6	1,4	13,1	5,5	57,3	145
8*	2004	8,2	0,5	9,8	9,8	71,0	183
9	2004	2,6	0,0	10,5	0,0	73,7	38
10	2004	7,4	18,5	11,1	11,1	66,7	27

Σ = 1718

\* nach der Überwinterung

Käfer, die während des Versands an einer Pilzinfektion in den Dosen starben, wurden nicht in die Auswertungen einbezogen, da eine genauere Diagnose nicht mehr möglich war.

Es wurden nur die lebendigen Käfer aussortiert und sofort einzeln unter dem Stereomikroskop sezirt und Hämolymphe- und Darmausstriche hergestellt. Anschliessend erfolgte die Diagnose der Erkrankungen im Durchlichtmikroskop (Wegensteiner *et al.* 1996). Diagnostizierte Infektionen wurden protokolliert und fotografisch dokumentiert. Die bei Raumtemperatur (ca. 22°C) getrockneten Ausstriche wurden danach mit Methanol fixiert, mit Giemsa-Farbstofflösung gefärbt (Weiser 1977) und im Bedarfsfall reinspiziert.

## RESULTATE

Im Verlauf der fünfjährigen Studie konnten von den drei Standorten 3073 *I. typographus* untersucht werden. Vom Standort Forrenmoos wurden Käfer von 13 Schlüpfzeitpunkten bzw. 10 Generationen (bei zwei Generationen pro Jahr) mit insgesamt 1718 Käfern (Tab. 1), vom Tössstock Käfer von 6 Schlüpfzeitpunkten bzw. 5 Generationen (bei einer Generation pro Jahr, bzw. zwei im Jahr 2000) mit insgesamt 449 Käfern (Tab. 2), und vom Standort Rothenburger Wald Käfer von 5 Schlüpfzeitpunkten bzw. 4 Generationen (bei zwei Generationen pro Jahr) mit insgesamt 906 Käfern (Tab. 3) untersucht.

Insgesamt wurden zwei Pathogenarten diagnostiziert: die Protozoen *Gregarina typographi* Fuchs (Sporozoa, Gregarinidae) und *Chytridiopsis typographi* Weiser (Sporozoa, Chytridiopsidae).

Viele der bereits vor der Analyse verstorbenen Käfer wiesen Myzel von *Beauveria bassiana* auf (vgl. Keller *et al.* 2004). Neben diesen in den Röhrchen verpilzten Individuen konnte bei der Sektion von noch lebenden Käfern fallweise eine Pilzkrankung anhand der Präsenz von Blastosporen und Hyphen in der Hämolymphe diagnostiziert werden (Tab. 1–3). Zum Teil waren sogar schon innere

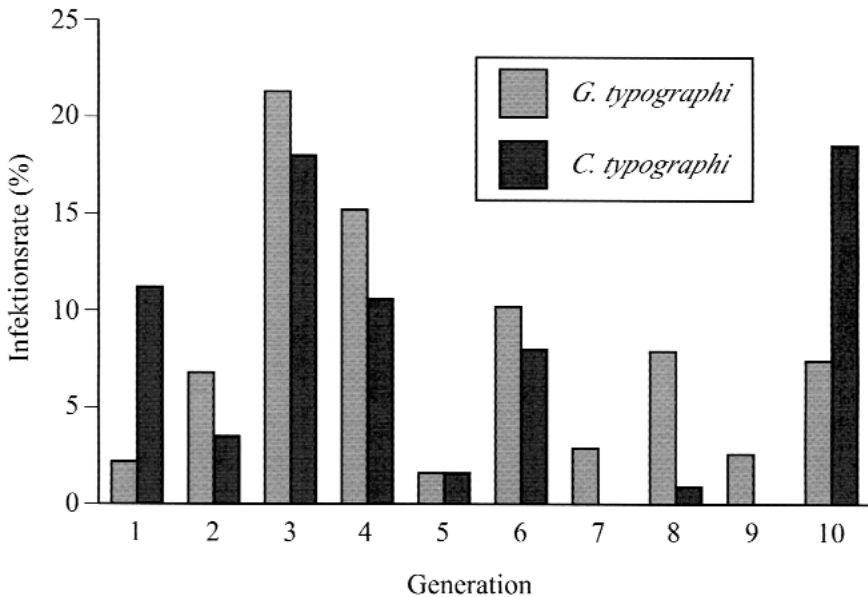


Abb. 1: Infektionsraten von *I. typographus* durch *G. typographi* und *C. typographi* am Standort Forrenmoos im Verlauf von 10 Generationen.

Organe (Darm oder Ovar) von Pilzhypen durchwachsen.

Allerdings könnten diese Individuen auch erst beim Lagern oder während des Transports infiziert worden sein, weshalb sie zwar registriert, aber nicht als natürlich auftretender Mortalitätsfaktor gewertet wurden.

Die Infektionsraten mit *G. typographi* und *C. typographi* waren in den Käfern der einzelnen Proben von den drei Standorten in den fünf Jahren sehr unterschiedlich (Tab. 1–3).

#### Standort Forrenmoos

Bei *I. typographus* vom Standort Forrenmoos variierten die Häufigkeiten der beiden Pathogen-Arten in einem relativ weiten Bereich (Tab. 1). Die Infektionsraten lagen bei *G. typographi* zwischen 1,6 und 22,1 % und bei *C. typographi* zwischen 0,0 und 18,5 %. Trotz teilweise niedrigen Infektionsraten konnte *G. typographi* in allen Einzelproben nachgewiesen werden. *C. typographi* trat jedoch in den beiden Sommergenerationen 7 und 9 nicht auf. Die Stichproben waren in diesen beiden Generationen mit  $n=35$  und  $n=38$  gering, so dass auch *G. typographi* nur in je einem Käfer gefunden wurde.

In der Mehrzahl der Proben konnte bei noch lebendigen Käfern eine nicht exakt identifizierbare Pilzkrankung nachgewiesen werden, wobei es von Generation 4 bis 10 vermehrt zu Verpilzungen kam (Tab. 1). Nicht näher identifizierte Nematoden wurden in der Hämolymphe von Käfern der meisten Generationen und im Darm der Käfer von allen Generationen nachgewiesen (Tab. 1).

Bei der generationsspezifischen Auswertung ist es möglich, die Käfer der Einzelproben von der Fläche Forrenmoos zehn aufeinander folgenden Generationen

Tab. 2: Infektionsraten (%) von *I. typographus* durch Protozoen, Pilze und Nematoden (in der Hämolymphe und im Darm) am Standort Tössstock (aus Einzelproben) während fünf aufeinander folgenden Generationen (Gen.) in den Jahren 2000 bis 2003.

Gen.	Jahr	<i>G. typographi</i>	<i>C. typographi</i>	Pilz	Nem. i. Häm.	Nem. i. Darm	n
1	2000	57,5	0,0	1,1	12,8	41,5	94
2	2001	70,1	3,9	0,0	16,9	75,3	77
3	2001	67,6	0,0	0,0	34,5	49,6	139
3*	2002	88,8	0,0	9,0	31,5	66,3	89
4	2002	41,0	0,0	0,0	56,4	56,4	39
5	2003	36,4	0,0	0,0	18,2	27,3	11
							Σ = 449

\* nach der Überwinterung

zuzuordnen, wobei auf dieser Fläche jeweils zwei Generationen pro Jahr auftraten. Im Verlauf der einzelnen Generationen sind zum Teil erhebliche Unterschiede in der Präsenz und in der Abundanz von *G. typographi* und von *C. typographi* sowie im Verhältnis der beiden Arten zueinander zu beobachten. Sehr auffällig ist auch, dass die *C. typographi*-Infektionsraten die vergleichsweise höchsten Werte erreichten. Die *G. typographi*-Infektionen waren zu Beginn sehr niedrig, jedoch verdreifachten sie sich etwa in den beiden darauf folgenden Generationen. In der 4. Generation sank der Wert etwas und wechselte in der Folge stets zwischen einem relativ niedrigen Wert in der ersten Generation innerhalb eines Jahres (5., 7. und 9. Generation) und einem deutlich höheren Wert in der zweiten Generation eines Jahres (6., 8. und 10. Generation). Bei den *C. typographi*-Infektionsraten ist eine ähnliche Abfolge (allerdings nicht ganz so deutlich) erkennbar. Durch die Beprobung der überwinternden Generation sowohl im Herbst als auch im Frühling ergaben sich zusammen mit der Sommerbeprobung drei Probenahmen pro Jahr. Die Infektionsraten von *G. typographi* waren mit rund 2 % im ersten Jahr niedrig (Tab. 1, Abb. 1). Im zweiten Jahr – in der Frühjahrsbeprobung von Generation 2 – fand ein starker Anstieg der Infektionsrate durch dieses Pathogen statt. Bis zur Generation 4 im Frühjahr 2002 blieben die Werte zwischen 10,2 % und 22,1 %. In den folgenden Generationen sanken die Infektionsraten, speziell der Sommergeneration, wieder gegen die Anfangswerte ab. Die überwinterten Käfer hatten durchwegs höhere *Gregarina*-Infektionsraten als die Tiere, die noch im Herbst schlüpften. Mit Ausnahme der ersten und letzten Beprobung fiel der Verlauf der *Chytridiopsis*-Infektionsraten ähnlich aus.

Es muss berücksichtigt werden, dass bei einigen Probenahmen die Anzahl untersuchter Individuen klein war (7. Generation mit 35, 9. Generation mit 38 und 10. Generation mit 27 Buchdruckern) (Tab. 1).

In den meisten Fällen waren die *G. typographi*-Infektionsraten höher als jene mit *C. typographi*, nur in der 1. und 10. Generation dominierten die *C. typographi*-Infektionen. In der 5. Generation waren die Infektionsraten mit beiden Protozoenarten gleich hoch bzw. sehr niedrig, allerdings waren mit *G. typographi* nur Männchen infiziert und mit *C. typographi* nur Weibchen (Daten nicht dargestellt). Bei den seziierten Käfern der beiden Generationen im Jahr 2000 (1. und 2. Generation) waren mehr Weibchen mit *G. typographi* infiziert, im Folgejahr (2001: 3. und 4. Generation) traten nicht nur auffällig hohe Infektionsraten bei den Käfern beiderlei Geschlechts auf (Höchstwerte in der 3. Generation), sondern auch deutlich höhere

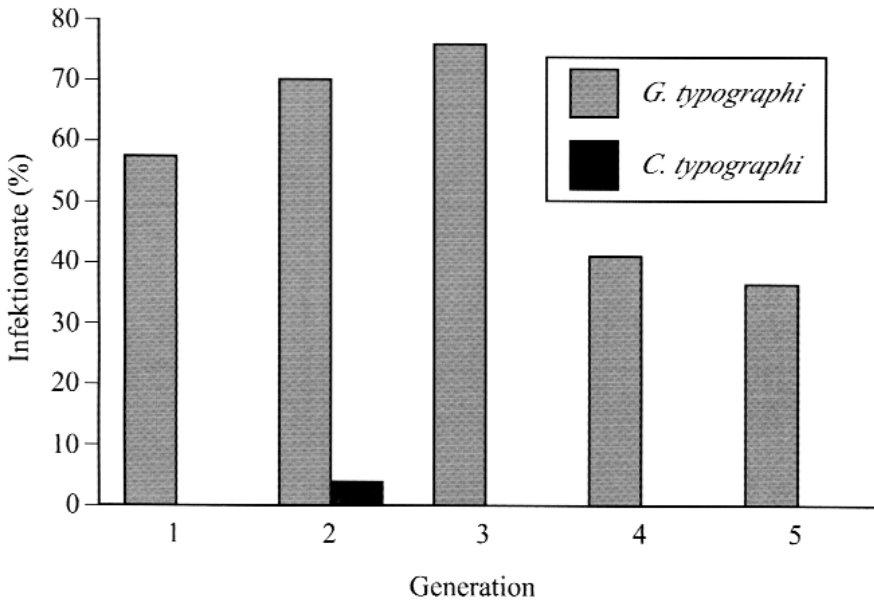


Abb. 2: Infektionsraten von *I. typographus* durch *G. typographi* und *C. typographi* am Standort Tössstock im Verlauf von fünf Generationen.

Infektionsraten bei den Männchen. In den Folgegenerationen bzw. in den Folgejahren zeigten sich bei Männchen und Weibchen wechselhafte Infektionsraten auf niedrigerem Niveau. Die Änderungen waren bei den *C. typographi*-Infektionen relativ ähnlich, wobei in den ersten beiden Jahren stets in der jeweils ersten Generation höhere Infektionsraten beobachtet wurden im Vergleich zur zweiten; danach verhielt es sich umgekehrt (Tab. 1, Abb. 1).

#### Standort Tössstock

Am Standort Tössstock fand nur in den Jahren 2000 bis 2003 ein Befall mit *I. typographus* statt (fünf Generationen, zwei davon im Jahr 2000). Bei diesen Käfern konnte *G. typographi* in allen Einzelproben nachgewiesen werden, *C. typographi* dagegen nur in den Käfern einer einzigen Probe. Bei den Käfern von diesem Standort erreichten die *G. typographi*-Infektionsraten in allen Proben die vergleichsweise höchsten Werte (36,4 % bis 88,8 %), *C. typographi* konnte dagegen nur in 3,9 % der Käfer gefunden werden (Tab. 2).

Deutlich seltener konnten an diesem Standort entomopathogene Pilze in lebenden Käfern gefunden werden. In Käfern aller Schlüpfzeitpunkte wurden sowohl Nematoden in der Hämolymphe als auch im Darm beobachtet, wiederum häufiger im Darm.

Beim Vergleich der Infektionsraten der Käfer vom Standort Tössstock mit denen vom Standort Forrenmoos zeigt sich ein ähnlicher Trend im Verlauf der *G. typographi*-Infektionen: ansteigend in den ersten drei Generationen und danach wieder absinkend. Besonders auffällig ist am Tössstock das nur einmalige Auftreten von *C. typographi* ausschliesslich in drei Individuen (1 Männchen und 2 Weibchen) der 2. Generation (Abb. 2).

Tab. 3: Infektionsraten (%) von *I. typographus* durch Protozoen, Pilze und Nematoden (in der Hämolymphe und im Darm) am Standort Rothenburger Wald (aus Einzelproben) während vier aufeinander folgender Generationen (Gen.) in den Jahren 2003 bis 2004.

Gen.	Jahr	<i>G. typographi</i>	<i>C. typographi</i>	Pilz	Nem. i. Häm.	Nem. i. Darm	n
1	2003	1,9	0,0	7,1	5,8	72,3	155
2	2003	39,8	15,8	9,2	5,6	85,5	304
2*	2004	29,4	4,0	2,3	9,4	91,7	350
3	2004	11,5	0,0	4,6	6,9	83,9	87
4	2004	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	10
							$\Sigma = 906$

\* nach der Überwinterung

Die Käfer der beiden ersten Generationen müssen aufgrund ihres Schlupfes dem Jahr 2000 zugeordnet werden, in allen Folgejahren (2001, 2002 und 2003) entwickelte sich jeweils nur eine Käfer-Generation. Auch an diesem Standort traten die höchsten *G. typographi*-Infektionsraten bei Männchen und Weibchen in der 3. Generation auf. Die Unterschiede zwischen der Anzahl infizierter männlicher und weiblicher Käfer waren jedoch generell sehr gering, abgesehen von den Käfern der 4. und 5. Generation, wobei in diesen beiden Generationen die Stichproben sehr klein waren (Daten nicht dargestellt). *C. typographi* trat überhaupt nur in einem Männchen und zwei Weibchen der 2. Generation auf (Tab. 2, Abb. 2).

#### Standort Rothenburger Wald

Die Daten vom Standort Rothenburger Wald zeigen die Entwicklung der Infektionsraten beim Einsatz von phytosanitären Massnahmen. Insgesamt gelangten Beprobungen von fünf Schlüpfzeitpunkten, die sich auf vier Generationen verteilen, zur Auswertung (Tab. 3). Der Umfang der letzten Probe war sehr klein (10 Käfer) und es wurden keine Pathogene gefunden. Nematoden konnten nur im Darm nachgewiesen werden. In allen anderen Proben wurde *G. typographi* nachgewiesen. *C. typographi* wurde nur in Käfern der zweiten Generation diagnostiziert. Die Infektionsraten erreichten in der zweiten Generation mit 39,8 und 29,4 % bei *G. typographi* und 15,8 und 4,0 % bei *C. typographi* die jeweils höchsten Werte.

Mit Ausnahme der vierten Generation konnten in allen Proben Pilze sowie Nematoden in der Hämolymphe und im Darm festgestellt werden. Der Befall durch Pilze und Nematoden in der Hämolymphe stieg nicht über 10 %. Die Infektionsraten mit Nematoden im Darm variierten zwischen 72,3 und 100 % (Tab. 3).

#### Standort-Vergleich

Im Vergleich zu den beiden Standorten ohne phytosanitäre Massnahmen stiegen die Infektionsraten im Rothenburger Wald schneller an (2. Generation), um in der nächsten Generation gleich wieder abzufallen (Abb. 3). Die erreichten Höchstwerte liegen dabei zwischen denjenigen vom Forrenmoos und Tössstock.

Es gab keine Unterschiede zwischen den Infektionsraten bei Männchen und Weibchen.

Vergleicht man das Auftreten von *G. typographi* mit der jeweiligen *I. typographus*-Dichte der Rindenproben, ist eine Zunahme der Infektionsrate bei höheren

Käferdichten zu erkennen (Abb. 4). Allerdings ist diese Abhängigkeit nur für den Standort Tössstock signifikant (log. Korrelation  $p < 0.05$ ).

#### DISKUSSION

Von *I. typographus* wurden bisher 11 Pathogenarten beschrieben (Lit. in Wegensteiner 2004; Keller *et al.* 2004), von denen in der vorliegenden Studie zwei Arten nachgewiesen wurden. Bei den beiden Arten, *G. typographi* und *C. typographi*, handelt es sich um Protozoen, die in ganz Europa mit dem Buchdrucker vergesellschaftet sind. Sie konnten auch im Rahmen einer früheren Erhebung bei *I. typographus* von zwei anderen Schweizer Standorten (Schwanden GL und Galgenen SZ) gefunden werden (Wegensteiner & Weiser, in Vorber.). Die ermittelten *G. typographi*- und *C. typographi*-Infektionsraten waren einerseits zwar relativ ähnlich denen, die in einer früheren Studie gefunden worden sind (Wegensteiner & Weiser 1996a). Andererseits zeigten sich aber wesentliche Unterschiede im Vergleich mit den Ergebnissen von weiteren Untersuchungen (Wegensteiner 1994; Händel *et al.* 2003; Wegensteiner & Weiser 2004; Wegensteiner & Weiser, in Vorber.). Warum keine anderen Pathogenarten gefunden wurden, könnte darin begründet sein, dass manche Pathogen-Arten nur in sehr geringer Häufigkeit auftreten, diese erst nach längerer Etablierung ihrer Wirte nachzuweisen sind und es sich bei allen drei Standorten um erst seit Kurzem besiedelte Borkenkäferbefallsherde handelte.

Von den beiden gefundenen Pathogen-Arten wird angenommen, dass sie horizontal übertragen werden und zu diesem Zweck oral aufgenommen werden müssen (Lit. in Wegensteiner 2004). *G. typographi*-Gamonten können eine Vielzahl von Mitteldarm-Epithelzellen durch ihre Saugtätigkeit abtöten. *Gregarina* spp. gelten aber generell als sehr wenig virulent und dadurch als schwach wirksames Populationsregulativ (Tanada & Kaya 1993). Den aussergewöhnlich hohen *G. typographi*-Infektionsraten in den Käfern vom Standort Tössstock dürften somit am Rückgang eines weiteren Käferbefalls nach vier Untersuchungsjahren keine allzu grosse Bedeutung zukommen. Der gesamte Entwicklungszyklus von *C. typographi* erfolgt dagegen intrazellulär in den Mitteldarmepithelzellen. Obwohl auch Mikrosporidien als relativ wenig virulent eingeschätzt werden, könnten sie aufgrund ihres durchgehend intrazellulären Entwicklungszyklus in einem fortgeschrittenen Stadium der Krankheit eine erhebliche Beeinträchtigung der Käfer darstellen, zumindest was die Nahrungsresorption anlangt (Wegensteiner & Weiser 1996b; Becnel & Andreadis 1999). Gerade *C. typographi* wurde aber in der vorliegenden Studie in vielen Fällen überhaupt nicht oder in sehr geringer Häufigkeit gefunden.

Die beiden Pathogenarten sind vermutlich in Hinblick auf eine kurzfristig wirksame Populationsreduktion als unbedeutend zu bewerten, aus mittel- bis langfristiger Sicht einer Wirtspopulations-Regulierung könnte jedoch beiden Pathogenarten eine gewisse Bedeutung zukommen. Neben der Schwächung eines infizierten Individuums und einer Reduktion der individuellen Lebensdauer und der Fertilität kann ein chronischer Krankheitsverlauf für die Freisetzung infektiöser Propagula und damit für die horizontale Ausbreitung der Krankheitserreger innerhalb einer Population, aber auch für eine Ausbreitung der Erkrankung in andere Populationen hinein, günstig sein. Hohe Besiedlungsdichten und eine damit verbundene erhöhte Wahrscheinlichkeit von Käferkontakten könnten ebenfalls eine gewisse

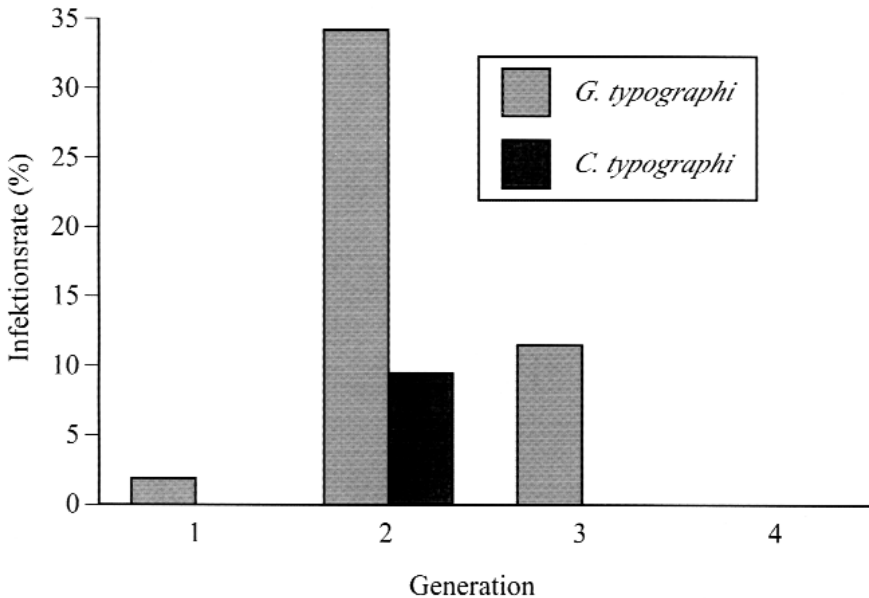


Abb. 3: Infektionsraten von *I. typographus* durch *G. typographi* und *C. typographi* am Standort Rothenburger Wald im Verlauf von vier Generationen.

Rolle spielen. Erste Anhaltspunkte für eine derartige Korrelation zwischen *I. typographus* und *G. typographi* konnten in einer früheren Studie unter Einbeziehung unterschiedlicher vergesellschafteter lebender Fichten-Borkenkäferarten beobachtet werden (Händel 2001).

Das in der vorliegenden Studie gefundene, eingeschränkte Pathogenartenspektrum bei den Käfern von den drei Standorten, in denen in der Vergangenheit kein nennenswertes Borkenkäferauftreten beobachtet worden ist, würde diese Überlegungen unterstützen, da höchstwahrscheinlich der grösste Teil der Käfer aus einem unbekanntem Einzugsgebiet (Zuzug aus unbestimmter Entfernung und Richtung) in die Untersuchungs-Waldflächen immigriert ist. Aus all diesen Gründen kann basierend auf den vorliegenden Ergebnissen ein wesentlicher Einfluss der beiden gefundenen Pathogenarten bei den Käfern der drei Standorte zwar nicht gänzlich ausgeschlossen, jedoch auch nicht als bedeutende und nachhaltig populationsregulierende Wirkung angesehen werden.

Der Verlauf der Infektionsraten am Standort mit phytosanitären Massnahmen unterscheidet sich nicht wesentlich von denjenigen der übrigen Standorte. Es lassen sich keine Aussagen über den Einfluss dieser Massnahmen auf die Pathogendynamik machen. Die Durchführung phytosanitärer Massnahmen muss aber auch dahingehend relativiert werden, als einerseits der rigorose Entzug von Wirtsinsekten negative Auswirkungen auf die Persistenz der Pathogene (und anderer natürlicher Gegenspieler) haben kann (vgl. Führer 1975, 1985) und andererseits bei zeitlich später Abfuhr befallenen Holzes auch infizierte Individuen entfernt werden, die damit als Pathogenüberträger ausfallen.

Das Auftreten entomopathogener Pilze stellte für die Untersuchungen ein

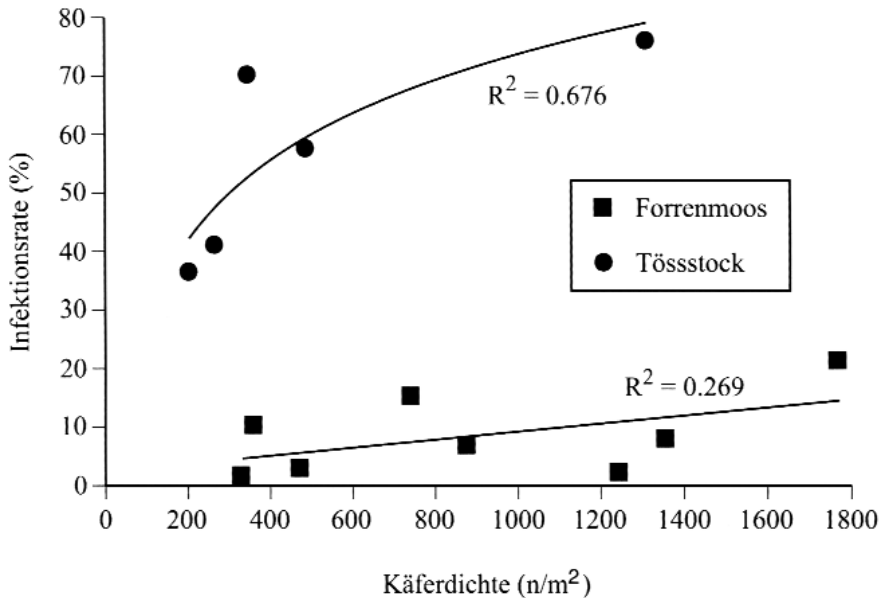


Abb. 4: Zusammenhang zwischen der Dichte von *I. typographus* unter der Rinde und der Infektionsrate durch *G. typographi*. Jeder Punkt stellt den Mittelwert einer Käfergeneration dar.

grosses Problem dar, da in sehr vielen Fällen eine grosse Anzahl an Individuen in den Röhrrchen gestorben und von Pilzmyzel überwachsen war, wodurch die Stichprobe an untersuchten Käfern sehr klein war. Nach Inokulation einer Spore an der Cuticula können entomopathogene Pilze durch perkutanes Eindringen in die Leibeshöhle ein Insekt effektiv infizieren und sich durch Teilung in der Hämolymphe rasch vermehren. In den Transportröhrrchen waren zudem die Bedingungen, v.a. die relative Feuchte, für ein Pilzwachstum sehr günstig. All diese Fakten wären zwar ein interessanter Anknüpfungspunkt für Bekämpfungsmassnahmen, vor allem da von früheren Analysen bekannt ist, dass unter Laborbedingungen sehr hohe Buchdruckersterblichkeitsraten in relativ kurzer Zeit zu erzielen sind (Wegensteiner 1992, 1996; Kreutz *et al.* 2004a). Eine Verifizierung dieser Labor-Resultate gelang vorerst aber nur in Käfigversuchen im Feld und somit unter Halfreiland-Bedingungen (Kreutz *et al.* 2004b). Bei stehenden oder liegenden Bäumen an Waldstandorten fehlen sowohl die Bestätigung all dieser sehr positiven Resultate als auch die Überprüfung der Nachhaltigkeit einer solchen Applikation.

Die in Einzelfällen relativ hohen Parasitierungsraten mit Nematoden in der Hämolymphe und das sehr häufige Auftreten von Nematoden im Darmlumen entsprechen den Beobachtungen früherer Untersuchungen (Wegensteiner 1994; Wegensteiner & Weiser 1996a). Im Gegensatz zu den Pathogenen haben allerdings (parasitische) Nematoden die Möglichkeit, ihre Wirte aktiv aufzusuchen und zu parasitieren. Die Auswirkungen eines Nematodenbefalls auf heimische Borkenkäferarten werden aber als eher gering eingeschätzt (Rüch 1956).

Die Qualität solcher Daten hängt von verschiedenen Faktoren ab (Wegensteiner & Weiser 1996a; Händel *et al.* 2001, 2003; Wegensteiner & Weiser 2004).

Einerseits kommt dem Stichprobenumfang eine grosse Bedeutung zu, andererseits spielen Lager- und Transportbedingungen vor der Sektion eine wesentliche Rolle. In dieser Zeit kann eine weitere Übertragung von Pathogenen und Nematoden erfolgen und vor der Sektion abgestorbene Tiere können nicht mehr diagnostiziert werden. Eine ausreichend grosse Stichprobe an seziierten Käfern ist vor allem darum besonders wichtig, weil es sich bei einer Stichprobe von 20–30 geschlüpften Individuen um die Nachkommen eines einzigen Brutsystems handeln kann. In der vorliegenden Arbeit handelte es sich jedoch stets um Proben verschiedener Brutsysteme von mehreren Bäumen.

Insgesamt scheinen die Infektionsraten einer Dynamik zu unterliegen, die sich durch relativ tiefe Anfangswerte auszeichnet, anschliessend jedoch innerhalb von ein bis drei Buchdrucker-Generationen stark zunehmen, um danach kontinuierlich abzunehmen.

#### VERDANKUNGEN

Finanziell unterstützt wurden die Untersuchungen vom Österreichischen Bundesministerium für Bildung, Wissenschaft und Kultur (GZ 30.831/1–III/A/4a/2000 und GZ 30.831/1–VI/4/2004) und in der Schweiz vom Staatssekretariat für Bildung und Forschung SBF, vom Bundesamt für Umwelt BAFU sowie von der Stiftung Velux. Danken möchten wir Pascale Contesse, Reto Rutishauser, Isabella Sedivy und Martin von Arx (alle WSL) für die Mithilfe bei den umfangreichen Feld- und Laborarbeiten und Frau Andrea Stradner (Univ.-BOKU-Wien) für die Hilfe bei der Sektion der Käfer.

#### ZUSAMMENFASSUNG

An drei Standorten des Schweizer Mittellandes wurden Buchdrucker (*Ips typographus*) aus neu entstandenen Befallsherden während bis zu zehn Generationen auf Befall durch Pathogene und Nematoden untersucht. Es konnten die beiden Pathogenarten *Gregarina typographi* und *Chytridiopsis typographi* sowie nicht näher bestimmte Pilze nachgewiesen werden. Im Allgemeinen wurde ein Anstieg der Infektionsraten zu Beginn einer lokalen Massenvermehrung («Käfernest») bis zur dritten Generation beobachtet. Danach war der Anteil infizierter Käfer rückläufig. Allerdings war dieser Verlauf nicht überall konsistent, teilweise bedingt durch den kleinen Stichprobenumfang in einzelnen Generationen. Der Anteil Nematoden-parasitierter Käfer erreichte Werte von bis zu 100 %, ergab aber im Befallsablauf kein einheitliches Muster. Unmittelbare Effekte der Pathogene auf die Populationsdynamik konnten nicht nachgewiesen werden.

#### LITERATUR

- Anderbrant, O. 1989. Reemergence and second brood in the bark beetle *Ips typographus*. — *Holarctic Ecology* 12: 494–500.
- Becnel, J.J. & Andreadis, T.G. 1999. Microsporidia in Insects. — *In*: Wittner, M. & Weiss, L.M., *The Microsporidia and Microsporidiosis*, pp. 447–501, ASM Press, Washington, DC.
- Führer, E. 1975. Überlegungen zur Wirkung resistenzsteigernder Massnahmen im Wald auf den Massenwechsel forstlicher Schadinsekten. — *Forstarchiv* 46: 228–233.
- Führer, E. 1985. Basic problems of long-term regulation of insect pest populations in a managed forest. — *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 99: 67–73.
- Händel, U. (2001). Untersuchungen zum Gegenspielerkomplex assoziiert lebender Fichtenborkenkäfer (Col., Scolytidae) aus naturnahen und sekundären Fichtenbeständen unter besonderer Berücksichtigung der Pathogene. — Dissertation, Universität für Bodenkultur Wien.
- Händel, U., Kenis, M. & Wegensteiner, R. 2001. Untersuchungen zum Vorkommen von Pathogenen und Parasiten in Populationen überwinternder Fichtenborkenkäfer (Col., Scolytidae). — *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 13: 423–428.
- Händel, U., Wegensteiner, R., Weiser, J. & Zizka, Z. 2003. Occurrence of pathogens in associated living bark beetles (Col., Scolytidae) from different spruce stands in Austria. — *Anzeiger für Schädlingskunde/Journal of Pest Science* 76: 22–32.

- Keller, S., Epper, C. & Wermelinger, B. 2004. *Metarhizium anisopliae* as a new pathogen of the spruce bark beetle *Ips typographus*. — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 77: 121–123.
- Kreutz, J., Zimmermann, G. & Vaupel, O. 2004a. Efficacy of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. against the spruce bark beetle *Ips typographus* L. in the laboratory under various conditions. — Journal of Applied Entomology 128: 384–389.
- Kreutz, J., Zimmermann, G. & Vaupel, O. 2004b. Horizontal transmission of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* among the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Col., Scolytidae) in the laboratory and under field conditions. — Biocontrol Science and Technology 14: 837–848.
- Rühm, W. 1956. Die Nematoden der Ipiden. — VEB Gustav Fischer, Jena.
- Tanada, Y. & Kaya, H. 1993. Insect Pathology. — Academic Press.
- Wegensteiner, R. 1992. Untersuchungen zur Wirkung von *Beauveria*-Arten auf *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). — Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 8: 104–106.
- Wegensteiner, R. 1994. *Chytridiopsis typographi* (Protozoa, Microsporidia) and other pathogens in *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). — IOBC/WPRS Bulletin 17: 39–42.
- Wegensteiner, R. 1996. Laboratory evaluation of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. against *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). — IOBC/WPRS -Bulletin 19: 186–189.
- Wegensteiner, R. 2004. Pathogens in bark beetles. — In: Lieutier, F., Day K., Battisti, A., Gregoire, J.C. & Evans, H., European bark and wood boring insects in living trees, a synthesis, pp. 291–313. Kluwer.
- Wegensteiner, R. & Weiser, J. 1996a. Untersuchungen zum Auftreten von Pathogenen bei *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) aus einem Naturschutzgebiet im Schwarzwald (Baden-Württemberg). — Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz und Umweltschutz 69: 162–167.
- Wegensteiner, R. & Weiser, J. 1996b. Occurrence of *Chytridiopsis typographi* (Microspora, Chytridiopsida) in *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) field populations and in a laboratory stock. — Journal of Applied Entomology 120: 595–602.
- Wegensteiner, R. & Weiser, J. 2004. Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. — Journal of Pest Science 77: 221–228.
- Wegensteiner, R. & Weiser, J. in Vorber. Geographical distribution and prevalence of pathogens in the spruce bark beetle, *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae), from distinct European countries.
- Wegensteiner, R., Weiser, J. & Führer, E. 1996. Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). — Journal of Applied Entomology 120: 199–204.
- Weiser, J. 1977. An Atlas of Insect Diseases. — Academia, Prague. 240 pp.
- 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.

(received February 7, 2007; accepted May 7, 2007)