

Der doppeläugige Fichtenbastkäfer
Polygraphus poligraphus L.

Ein Beitrag zur Kenntnis seiner Morphologie,
Anatomie, Biologie und Bekämpfung

Dubbelögade bastborren

Polygraphus poligraphus L.

Ett bidrag till kännedomen om dess morfologi, anatomi,
biologi och bekämpning

von

BERTIL LEKANDER

MEDDELANDEN FRÅN
STATENS SKOGSFORSKNINGSINSTITUT
BAND 48 · NR 9

INHALT

Einleitung	5
Kap. I. Material und Methoden	7
Kap. II. Systematische Übersicht über die in Schweden vorkommenden Polygraphus-Arten	9
1. Länge der Imagines	11
2. Grösse und Form der Antennenkeule	12
3. Punktierung und Behaarung des Kopfes	18
4. Vorderrand des Kopfschildes	20
5. Form und Anordnung der Schuppen	20
6. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen	21
Kap. III. Eistadium	22
Kap. IV. Larvenstadium	23
A. Anzahl der Larvenstadien	23
B. Beschreibung der Larve	27
a. Äussere Morphologie	27
b. Anatomie und Histologie	36
1. Verdauungskanal	37
2. Malpighische Gefässe	49
3. Tracheensystem	56
4. Oenocyten	57
Kap. V. Puppenstadium	58
Kap. VI. Imaginalstadium	59
A. Äussere Morphologie	59
B. Anatomie und Histologie	65
1. Verdauungskanal	66
2. Malpighische Gefässe	72
3. Tracheensystem	74
4. Oenocyten	76
5. Geschlechtsorgane	76
Kap. VII. Verbreitung und Ökologie	81
1. Verbreitung	81
2. Wahl der Holzart	82
3. Wahl der Brutbäume	82
4. Topographische Verteilung des Befalls	87
5. Verteilung des Befalls im Baum	89
Kap. VIII. Biologie	91
1. Schwärmen	91
2. Anlage und Ausbildung der Gangsysteme	94
3. Eiablage, Eizahl und Überwinterung	97
4. Generationsdauer	101
5. Geschlechtsverhältnis	103
6. Populationsdichte, Fruchtbarkeit und Produktion	104
7. Parasiten und andere Feinde	106
Kap. IX. Bekämpfung	109
Kap. X. Zusammenfassung	110
Literatur	114
Sammanfattning	117

Einleitung

Der doppeläugige Fichtenbastkäfer, *Polygraphus poligraphus* L., ist in schwedischen Fichtenwäldern ein keineswegs seltener Borkenkäfer. Er wird hier nächst dem Fichtenborkenkäfer, *Ips typographus* L., als der schlimmste Feind der Fichte unter den Borkenkäfern angesehen. Dennoch war bisher unser Wissen über dieses Tier relativ gering. Seine Biologie ist in verschiedenem Zusammenhang von Spessivtseff und Trägårdh in groben Zügen behandelt worden, doch haben ihm diese Verfasser keine eingehendere Untersuchung gewidmet. Die Morphologie und Anatomie des Tieres, und zwar des ausgewachsenen Insekts ebenso wie auch von Ei, Larve und Puppe, waren nur zum Teil bekannt. Vereinzelt diesbezügliche Angaben finden sich in der ausländischen Fachliteratur, aber ein Gesamtbild konnten diese Untersuchungen nicht vermitteln. Vor allem bezüglich der Biologie und Bekämpfung gibt die ausländische Literatur nur unvollständige und teilweise widersprechende Auskünfte. Aus naheliegenden Gründen liessen sich solche im Auslande gemachten und in vielen Fällen zweifelhafte Erfahrungen nicht auf schwedische Verhältnisse übertragen.

In den Jahren 1955 und 1956 bot sich eine besonders günstige Gelegenheit dar, diesen Schädling zum Gegenstand einer genaueren Untersuchung zu machen. Auf Grund der ungewöhnlich starken Trockenheit im Sommer des erstgenannten Jahres wurden die Fichten in grossen Teilen von vor allem Ostschweden mehr oder weniger stark mitgenommen, was zur Folge hatte, dass grosse Mengen solcher Fichten im Spätsommer 1955 und 1956 von dem doppeläugigen Fichtenbastkäfer befallen wurden. Das starke Auftreten dieses Borkenkäfers gab im Vorsommer 1956 Anlass zur Aufnahme recht umfangreicher Untersuchungen, deren Ergebnisse hier vorgelegt werden.

In dieser Arbeit wurde vor allem der Anzahl der Larvenstadien sowie der Morphologie und Anatomie der Entwicklungsstadien besonderes Interesse gewidmet. Zwar haben die Borkenkäfer lange im Mittelpunkt des Interesses der Forstentomologen gestanden, nicht nur wegen der grossen wirtschaftlichen Bedeutung, die diese Tiere für den Wald haben, sondern auch wegen der vielen faszinierenden biologischen Eigenheiten, die sie zeigen. Daher wurde mit den Jahren die Literatur auf diesem Gebiet sehr umfangreich und schwer übersichtlich. Aber trotz der imponierenden Anzahl von Abhandlungen erstaunt man doch bald darüber, wie wenig Aufmerksamkeit den

Entwicklungsstadien von verschiedenen Gesichtspunkten geschenkt wurde. Um nur ein Beispiel zu nennen, so war eine derart wichtige Einzelheit wie die Anzahl der Larvenstadien nur für einige wenige europäische Arten bekannt. Auch die Larvenanatomie ist wenig untersucht. Schliesslich sind äusserst wenige in Schweden vorkommende Borkenkäferlarven beschrieben, weshalb es zur Zeit unmöglich ist, solche Larven zu bestimmen. Ich habe daher die Absicht, in späteren Arbeiten die Entwicklungsbiologie und Anatomie eines Teiles der schwedischen Borkenkäferlarven zu behandeln.

Die Arbeit ist an der zoologischen Abteilung der forstlichen Forschungsanstalt Schwedens unter Leitung von Herrn Prof. V. Butovitsch ausgeführt worden, dem ich hiermit für das gezeigte Interesse danken möchte. Amanuensis K.-J. Heqvist bin ich für die Bestimmung des im Zusammenhang mit den Untersuchungen gesammelten Parasitenmaterials zu Dank verpflichtet. Weiterhin danke ich Forstmeister Dr. T. Palm für wertvolles Material von *Polygraphus punctifrons* sowie Dr. H. Eidmann für die Übersetzung der Arbeit und damit verbundene wertvolle Diskussionen. Dem Fond für forstwissenschaftliche Forschung möchte ich schliesslich meinen Dank aussprechen für die Bewilligung von Geldmitteln, welche ermöglichten, diese Arbeit zu Ende zu führen.

Kap. I. Material und Methoden

Mit Ausnahme der systematischen Übersicht behandelt die vorliegende Untersuchung hauptsächlich die Art *Polygraphus poligraphus* L. Das Material wurde zum grössten Teil in Mittelschweden eingesammelt, weshalb sich die hier gegebenen Daten und sonstigen Angaben hauptsächlich auf diesen Teil des Landes beziehen. Material wurde nur von solchen Bäumen eingesammelt, die reinen *poligraphus*-Befall aufwiesen. Es wurde also nie Material von Bäumen entnommen, welche gleichzeitig auch von anderen Borkenkäfer-Arten befallen waren, um mit Sicherheit jede Verwechslung der Larven zu vermeiden.

Damit auch während des Winterhalbjahres lebendes Material in verschiedenen Stadien zur Verfügung stehen sollte, wurden zu verschiedenen Zeitpunkten befallene Stammabschnitte ins Laboratorium gebracht. Die befallenen, etwa 40—50 cm langen Abschnitte wurden in fest verschlossenen Polyäthylenbeuteln aufbewahrt, um ein Austrocknen des Materials zu verhindern. In solchen, in Kunststoffbeuteln eingeschlossenen Stammabschnitten verlief die Entwicklung anscheinend normal, und Käfer schlüpften in grosser Anzahl.

Für die anatomischen Untersuchungen wurde von Eiern, Larven, Puppen und Imagines eine Reihe (etwa 40 Stück) vollständiger Schnittserien angefertigt. Wegen der Härte des Chitins bestanden seit jeher gewisse Schwierigkeiten für die Herstellung von Schnittserien von Insekten. Verschiedene Methoden, das Chitin aufzuweichen, sind vorgeschlagen und mit wechselndem Erfolg ausprobiert worden. Um diesem Problem aus dem Wege zu gehen, wurden in der vorliegenden Untersuchung — wenn eine vollständige Serie erwünscht war — nur solche Larven geschnitten, die sich gerade gehäutet hatten und deren Kopfkapsel noch nicht erhärtet war. Die Puppen, gleich welchen Entwicklungsgrades, bereiteten keinerlei Schwierigkeiten beim Schneiden. Zur Herstellung guter Serien von Imagines wurden nur frisch metamorphosierte, nicht ausgefärbte Exemplare verwandt. Solche waren zu bekommen, indem man Puppen aus der Rinde freipräparierte und sie in eine feuchte Kammer legte; sofort nach dem Schlüpfen der Käfer wurden diese dann fixiert.

Als Fixierungsflüssigkeit war Bouins Lösung (15 Teile gesättigte Pikrinsäurelösung, 5 Teile Formol und 1 Teil Eisessig) zufriedenstellend. Verschiedene andere Fixierungen, z. B. Carls Lösung (Alkohol, Formol, Eisessig), Smiths Lösung (Kaliumbichromat, Formol, Eisessig) ergaben wesentlich

schlechtere Resultate, weil die Flüssigkeiten nicht in das Objekt einzudringen vermochten. Bei der Fixierung hatten Larven, Puppen etc. die Neigung, auf der Fixierungsflüssigkeit zu schwimmen, was gewisse Nachteile hat. Dies wurde durch den Zusatz eines Tropfens Netzmittel (Comprox) verhindert, wonach das Objekt im allgemeinen sofort zu Boden sank. Als am schwersten fixierbar stellten sich die frischgeschlüpften Imagines heraus. Um zu befriedigenden Ergebnissen zu gelangen, wurde auf folgende Weise verfahren. Zuerst wird das ganze Tier einige Stunden in Bouins Lösung fixiert, dann schneidet man vorsichtig Flügel und Beine ab, während das Tier in der Lösung liegen bleibt. Führt man diese Operation gleich aus, so pflegt der Körperinhalt teilweise herausgepresst zu werden, was natürlich unerwünscht ist. Durch die genannte „Vorfixierung“ ist dagegen bereits eine gewisse Koagulation geschehen, und die Entfernung von Flügeln und Beinen erleichtert dann das weitere Eindringen der Fixierungsflüssigkeit. Darauf bleiben die Tiere einige Tage in der Fixierung liegen, bevor sie zur weiteren Aufbewahrung in 80 % Alkohol überführt werden.

Bei der weiteren Dehydrierung vor der Einbettung in Paraffin sollen die Tiere etwa einen Tag lang in jeder Alkoholkonzentration liegen, um Schrumpfungen zu vermeiden, die sonst leicht eintreffen. Es hat sich als besonders günstig herausgestellt, die Objekte nach der Behandlung mit absolutem Alkohol 12—24 Stunden in Methylbenzoat liegen zu lassen, das wenigstens einmal erneuert werden sollte. Anschliessend verfährt man auf die übliche Weise mit Benzol, Benzolparaffin (dies ist besser als 48° Paraffin) und zuletzt hartem Paraffin.

Für die Klärung der Anatomie wurden vollständige Schnittserien von 5—7 μ Dicke hergestellt. Übersichtspräparate wurden im allgemeinen nach der Azan-Mallory-Methode, modifiziert nach Heidenhain, gefärbt (Näheres hierüber siehe Romeis: Handbuch der mikrosk. Technik). Diese Färbung gibt ein gutes Übersichtsbild und ist auch für Insektenmaterial gut geeignet (vergl. Palm 1948). Es zeigte sich zwar, dass die Farben ohne sehr lange Behandlungszeiten schwer angehen, wenn jedoch die Färbungen bei einer Temperatur von etwa 45—50° C ausgeführt werden, kommt man mit rund einer halben Stunde Behandlung in Azan, Phosphorwolframsäure bzw. Anilinblau-orange-Mischung zu guten Ergebnissen. Allerdings haben die Schnitte bei dieser Methode eine unangenehme Neigung, sich vom Objektglas zu lösen, aber das kann vermieden werden, indem die Präparate nach der Behandlung mit absolutem Alkohol mit einer schwachen Celloidin-Lösung in wasserfreiem Äther überspült werden, die man durch Behandlung mit 70 % Alkohol fixiert. Das sich dadurch bildende dünne Häutchen verhindert das Ablösen der Schnitte, aber nicht die Färbung. Doch nimmt das Häutchen selbst schwach Farbe an und muss deshalb nach der Färbung entfernt werden. Dies

geschieht vor der Behandlung der fertig gefärbten Präparate mit Xylol durch Eintauchen in eine Mischung von gleichen Teilen wasserfreiem Äther und absolutem Alkohol. Zur Klärung bestimmter histologischer Einzelheiten wurden Schnittserien mit Eisenaun-Hämatoxylin und Eosin oder Azan als Kontrastfarben gefärbt. Mit dieser Färbemethode wurden besonders detailreiche Bilder erhalten.

Auf der Grundlage so hergestellter Schnittserien wurden die gewünschten Organe oder Organsysteme nach der graphischen Methode rekonstruiert. Als Basis für die Rekonstruktionen wurde von dem betreffenden Objekt in Benzol vor der Einbettung ein Profil genommen. Die erforderlichen Messungen wurden auf photographischen Negativen auf Kopierpapier von in der Regel jedem vierten Schnitt ausgeführt. Im allgemeinen wurde dabei die Vergrößerung so gewählt, dass vier Schnitte 2 mm auf der Originalrekonstruktion entsprachen.

Die Anfertigung von mikroskopischen Totalpräparaten bereitete in der Regel keine grössere Schwierigkeiten. Auch hier stellte sich eine Behandlung des Objekts mit Methylbenzoat als vorteilhaft heraus, da eine solche Behandlung die Durchsichtigkeit des Objekts zu erhöhen pflegte. Totalpräparate wurden in grossem Masse zur Untersuchung chitinierter Teile etc. verwandt.

Auch andere als die hier beschriebenen Methoden kamen zur Anwendung, diese sollen aber später im Zusammenhang mit den betreffenden Untersuchungen besprochen werden. Auf die zur Klärung biologischer und ökologischer Fragen verwandte Methodik wird in den entsprechenden Kapiteln (VII und VIII) eingegangen werden.

Kap. II. Systematische Übersicht über die in Schweden vorkommenden *Polygraphus*-Arten

Man war lange der Ansicht, dass die Gattung *Polygraphus* in Skandinavien von drei Arten vertreten ist, nämlich *poligraphus* L., *subopacus* Thoms. und *punctifrons* Thoms. In der moderneren nordischen Literatur, die diese Gattung behandelt, beispielsweise Spessivtseff 1922, 1925, Saalas 1923, 1929, Hellén u. a. 1939, sind sämtliche oben genannten Arten ohne Einschränkung aufgenommen.

Dasselbe war im allgemeinen in der ausländischen Literatur der Fall, z. B. Stark 1952, Nunberg 1954, um nur einige zu nennen. In der letzten Zeit tauchten jedoch gewisse Zweifel auf, ob es sich dabei wirklich um gute Arten handelt. So schreibt Baisch 1954 nach eingehenden Analysen an 98 *Polygraphus*-Exemplaren aus Südwestdeutschland: „Die Frage, ob es überhaupt

berechtigt ist, *P. subopacus* als ‚gute Art‘ der Gattung *Polygraphus* anzusehen, konnte zwar nicht beantwortet werden. Immerhin dürften die Tatsachen, dass in einem Brutbild Elternkäfer mit Merkmalen beider ‚Arten‘ zusammen vorkommen, sowie Jungkäfer verschiedener ‚Art‘merkmale aus einem Brutbild stammen, etwas bedenklich stimmen.“

Bei der Behandlung der Gattung *Polygraphus* schreibt Schedl 1955 bezüglich *punctifrons*: „Eine Trennung nach *P. poligraphus* und *P. punctifrons*, wie dies Spessivtseff und andere Autoren durchgeführt haben, liess ich nach langem Studium zahlreicher Serien fallen. Keiner der in der Literatur genannten Unterschiede ist konstant genug, um nur einigermaßen klare Grenzen zu schaffen, — —“. Dagegen nimmt Schedl *subopacus* als gute Art in oben genannte Übersicht auf. Als Schlussfolgerung aus den zitierten deutschen Aufsätzen würde sich demnach ergeben, dass *punctifrons* und eventuell auch *subopacus* aufzugeben sind und als sichere Art nur *poligraphus* bestehen bleibt.

Ausser diesen drei, in Skandinavien seit langem bekannten Arten ist von Schweden noch eine weitere Art beschrieben, nämlich *griseus*, Eggers 1923. Sie wurde bisher sehr wenig beachtet und in nordische systematische Übersichten etc. nicht aufgenommen. Dagegen führt Stark sie in seiner Fauna SSSR als selbständige Art auf. Schedl 1955 ist der Ansicht, dass eine Herausnahme von *griseus* aus *poligraphus* nicht berechtigt ist.

Bei einer Behandlung dieser Arten kann einleitungsweise festgestellt werden, dass die Variation sowohl der Grösse als auch gewisser morphologischer Einzelheiten, beispielsweise der Form der Antennenkeule, gross ist. Es bietet daher gewisse Schwierigkeiten, die Arten genau zu präzisieren und damit zugleich auch sichere Unterscheidungsmerkmale anzugeben. Eine Untersuchung von getrennten Populationen von *poligraphus*, von welcher Art ich am meisten Material zur Verfügung hatte, ergab so, dass erstaunlich grosse Unterschiede von Lokal zu Lokal vorkommen, selbst wenn der Abstand zwischen ihnen nur etwas mehr als 10 km ist. Dieser Unterschied drückt sich nicht nur in der Grösse der Tiere aus, was durch unterschiedlich zur Verfügung stehende Nahrung erklärt werden könnte, sondern auch in solchen Einzelheiten wie der Form der Antennenkeule etc. So kann an bestimmten Stellen die Keule sehr wenig variieren und ein bestimmter Typ (siehe unten) vorherrschen, an anderen Lokalen dagegen ein anderer Typ dominieren oder die Variationsbreite sehr gross sein.

Eine Beschreibung, die die ganze Variationsbreite decken soll, muss daher schwebend werden, was die Abgrenzung dieser Arten zusätzlich erschwert; darauf wies, wie oben angedeutet, Baisch 1954 hin. Demgemäss kann es gelegentlich schwierig sein, einzelne Exemplare zu benennen, hat man aber ein grösseres Material von einem Lokal oder noch besser vom selben Baum,

so dürfte die Bestimmung der Art nicht allzu grossen Schwierigkeiten begegnen. Vieles deutet demnach darauf hin, dass sich die Gattung *Polygraphus* noch nicht stabilisiert hat, und ich bin der festen Überzeugung, dass man nach Möglichkeit grosse Serien am besten von verschiedenen Lokalen zur Verfügung haben sollte, wenn man mit dieser Gattung systematisch arbeiten will.

Für eine allgemeine Beschreibung der Gattung und der verschiedenen Arten verweise ich auf die systematische Literatur. Ich möchte hier lediglich einige hauptsächlich unterscheidende Charaktere behandeln und etwas auf die Variation innerhalb der Arten, besonders bei *poligraphus*, eingehen. In diese Übersicht ist auch Eggers Art *griseus* aufgenommen, und ich werde später darauf zurückkommen, in wieweit diese als Art anzusehen ist oder nicht.

1. Länge der Imagines

P. poligraphus. Von dieser Art hatte ich ein grosses Material von verschiedenen Lokalen zur Verfügung. Die Länge variiert wesentlich von Lokal zu Lokal. Die Population mit den längsten Tieren habe ich auf Ingarö in den Stockholmer Schären, die mit den kürzesten bei Arvidsjaur in Lappland gefunden. Die erstgenannte Population hat eine durchschnittliche Länge von $2,68 \pm 0,129$ mm, die letztere eine solche von $2,21 \pm 0,180$ mm. Bei einem Material von etwa 600 gemessenen Tieren aus verschiedenen Teilen des Landes waren die Minimum- bzw. Maximummasse 1,7 und 3,1 mm. Die Längenangaben in der Literatur sind unterschiedlich; so nennen z. B. Spessivtseff 1922, Escherich 1923, Saalas 1949, Stark 1952, Nunberg 1954 und Schedl 1955 2,2—3 mm, Nüsslin 1913 2,0—2,5 mm, Baisch 1954 1,9—2,9 mm.

Es besteht kein statistisch gesicherter Unterschied in der Länge zwischen Männchen und Weibchen, doch fällt es auf, dass in allen bisher untersuchten Populationen die Weibchen stets die grösste Variationsbreite hatten. Demgemäss waren die kleinsten und die grössten Exemplare immer Weibchen; ein Beispiel dafür ist in dem Diagramm auf Fig. 1 dargestellt.

P. punctifrons. Von dieser Art waren mir nur 100 Exemplare aus verschiedenen Teilen Lapplands zugänglich. Ihre mittlere Länge betrug $2,88 \pm 0,147$ mm. Diese Art ist also deutlich grösser als die vorhergehende. Die Länge variierte zwischen 2,5 und 3,2 mm. Spessivtseff, Stark und Nunberg geben die Länge mit 2,3—3 mm an, Saalas 2,5—3 mm.

P. subopacus. Die Länge beträgt nach Spessivtseff, Escherich und Saalas 1,8—2,2 mm, nach Baisch 1,5—2,0, nach Stark 1,2—2,2, nach Schedl 1,8—2,3 und nach Nunberg 1,6—2,4 mm. Mir standen nur 50 Exemplare von verschiedenen Lokalen vorwiegend in Lappland zur Verfügung. Die Längen variierten zwischen 1,7—2,3 mm; die mittlere Länge betrug $2,02 \pm 0,114$ mm.

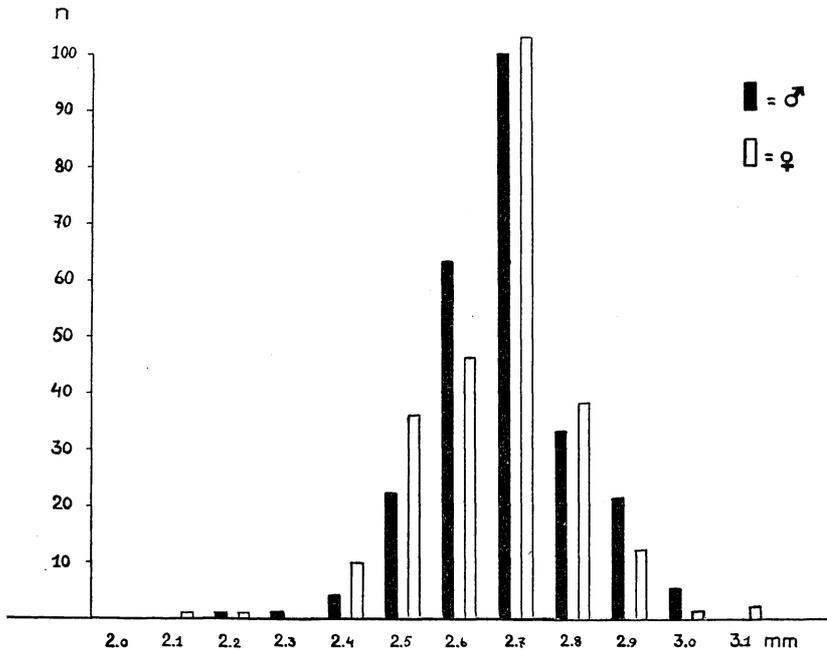


Fig. 1. *P. polygraphus*. Diagramm über die Verteilung der Längen von je 250 Männchen und Weibchen. Ingarö 1956.

P. polygraphus. Diagram visande längden av 250 hanar och 250 honor. Ingarö 1956.

P. griseus. Es standen mir nur 3 Exemplare (Cotypen) zur Verfügung. Ihre Länge betrug 2,4, 2,5 und 2,6 mm.

Die Längen der obengenannten Arten sind in Tabelle 1 zusammengefasst.

Tabelle 1. Längen der schwedischen *Polygraphus*-Arten.

De svenska *Polygraphus*-arternas längder.

Art Art	Anzahl Antal	Min.—Max.- Länge in mm Min.—max.- längd i mm	Mittelwert u. Streuung medeltal och standardavvikelse	Mittlerer Fehler Medelfel
<i>punctifrons</i>	100	2,5—3,2	2,88 ± 0,147	± 0,0147
<i>polygraphus</i>	600	1,7—3,1	2,46 ± 0,207	± 0,0084
<i>subopacus</i>	50	1,7—2,3	2,02 ± 0,114	± 0,0161
<i>griseus</i>	3	(2,4—2,6)	(2,5)	

2. Grösse und Form der Antennenkeule

In den meisten systematischen Übersichten wurde der Form der Antennenkeule grosse Bedeutung als Merkmal zur Unterscheidung der Arten beigegeben. Auch meine Untersuchungen haben erwiesen, dass gewisse Unterschiede bestehen, dass aber andererseits die Variationsbreite, besonders bei

poligraphus, sehr gross ist, weswegen die verschiedenen Keulentypen in einander übergehen können. Als sicheres Unterscheidungsmerkmal der Arten ist daher die Keulenform nicht ganz zuverlässig, was auch von Baisch 1954 nachgewiesen wurde.

P. poligraphus. Wie oben erwähnt ist die Variation in der Form der Keule bei dieser Art sehr gross. Schedl 1955 hat in seiner Übersicht über die paläarktischen *Polygraphus*-Arten u. a. eine männliche und eine weibliche Keule von *P. poligraphus* abgebildet. Nach dieser Abbildung sollte die weibliche Keule wesentlich grösser als die männliche sein und ausserdem eine andere Form haben. Ich habe einige schwedische Populationen einer Analyse bezüglich der männlichen und weiblichen Keulen unterzogen und dabei festgestellt, dass zwischen denselben kein statistisch gesicherter Unterschied besteht. Die männliche Keule zeigt jedoch eine schwache Tendenz zu grösserer Ausbildung, was im Gegensatz zu Schedls Abbildung steht. Die Masse von einem Lokal gehen aus der untenstehenden Tabelle 2 hervor. Analysen von anderen Lokalen zeigen im Prinzip dasselbe Bild.

Tabelle 2. *P. poligraphus*. Unterschiede in Länge und Breite der Antennenkeule bei Männchen und Weibchen. Ingarö 1956.

P. poligraphus. Skillnaden mellan antennklubbans längd och bredd hos hanar och honor. Ingarö 1956.

	Anzahl Antal	Minimale Länge × Breite Minimal längd × bredd	Maximale Länge × Breite Maximal längd × bredd	Durchschnitt Länge × Breite Medel- längd × bredd	Durchschnitt Länge/ Breite Medel- längd/ bredd	Längenunter- schied ♂ — ♀ Skillnad i längd ♂ — ♀	Breitenunter- schied ♂ — ♀ Skillnad i bredd ♂ — ♀
♂	50	0,25 × 0,14	0,29 × 0,16	0,267 × 0,147	1,82	0,0024 ± 0,0024	0,0032 ± 0,0012
♀	50	0,24 × 0,13	0,29 × 0,15	0,265 × 0,144	1,84		

Dagegen variieren Grösse und Form der Keule wesentlich zwischen den verschiedenen Populationen. Ich hatte für eine statistische Bearbeitung ausreichendes Material von neun Lokalen. Nach Möglichkeit wurden von jedem Lokal 50 weibliche Keulen gemessen. Dazu wurde die rechte Keule von dem Tier abgelöst und in Kanadabalsam unter ein Deckglas gelegt. Die Länge und die grösste Breite der Keule wurde danach mit einem Messokular bei 100-facher Vergrösserung gemessen. Es sind zwar zu wenige Lokale um beurteilen zu können, wie weit ein geographischer Unterschied in der Form und Grösse der Antennenkeule vorliegt. Auffallend ist jedoch, dass die kleinsten Werte von den nördlichen Lokalen erhalten wurden. In diesem Zusammenhang muss darauf hingewiesen werden, dass zwischen der Länge der Imagines und der der Keule ein ziemlich konstantes Verhältnis besteht. Für das untersuchte *poligraphus*-Material beträgt dieses Verhältnis 10,3, aber bei *puncti-*

Tabelle 3. Länge und Breite der Antennenkeule bei *P. poligraphus*, *punctifrons* und *subopacus*.

Antennklubbans längd och bredd hos *P. poligraphus*, *punctifrons* och *subopacus*.

Lokal Lokal	<i>n</i>	Kleinste Länge × Breite Minsta längd × bredd	Grösste Länge × Breite Största längd × bredd	Mittlere Länge u. Streuung Medellängd o. standardav- vikelse	Mittlerer Fehler Medelfel	Mittlere Breite u. Streuung Medelbredd o. standardav- vikelse	Mittlerer Fehler Medelfel	Länge Breite Längd bredd	% geteiltes i. Funiculus- glied % delad i:sta funiculusled
<i>P. poligraphus</i>									
Järlåsa, n. Upl.	50	0,19 × 0,11	0,25 × 0,14	0,220 ± 0,013	± 0,0019	0,124 ± 0,008	± 0,0011	1,77	29,2
Arvidsjaur, Lpl.	51	0,18 × 0,10	0,26 × 0,14	0,221 ± 0,017	± 0,0023	0,123 ± 0,009	± 0,0012	1,80	37,1
Bispgården, Jmtl.	45	0,20 × 0,11	0,27 × 0,15	0,228 ± 0,016	± 0,0024	0,128 ± 0,008	± 0,0015	1,78	55,8
Lämshaga, s. Upl.	50	0,20 × 0,12	0,26 × 0,15	0,232 ± 0,013	± 0,0019	0,132 ± 0,007	± 0,0009	1,76	55,9
Hästhölm, s. Upl.	50	0,21 × 0,12	0,26 × 0,15	0,240 ± 0,014	± 0,0019	0,136 ± 0,009	± 0,0012	1,76	61,3
Barnvik, s. Upl.	50	0,20 × 0,12	0,27 × 0,15	0,243 ± 0,013	± 0,0019	0,137 ± 0,007	± 0,0009	1,77	34,0
Möggestorp, Ögtl.	50	0,21 × 0,13	0,25 × 0,15	0,244 ± 0,014	± 0,0020	0,139 ± 0,007	± 0,0010	1,76	40,0
Ingarö, s. Upl.	50	0,25 × 0,13	0,29 × 0,16	0,265 ± 0,013	± 0,0018	0,145 ± 0,008	± 0,0012	1,83	44,0
Summe, Mittelwert etc.	396	0,18 × 0,11	0,29 × 0,16	0,237 ± 0,018	± 0,0009	0,133 ± 0,011	± 0,0005	1,78	44,7
Summa, medeltal etc.									
<i>P. punctifrons</i>									
Arvidsjaur, Lpl.	23	0,20 × 0,13	0,25 × 0,15	0,227 ± 0,009	± 0,0019	0,141 ± 0,007	± 0,0014	1,52	70,0
<i>P. subopacus</i>									
N. Schweden.	20	0,18 × 0,10	0,19 × 0,11	0,185 ± 0,0005	± 0,0011	0,105 ± 0,005	± 0,0011	1,76	
N. Sverige									

frons ist das gleiche Verhältnis 12,7. Hier liegt also ein deutlicher Unterschied zwischen den Arten vor.

In der untenstehenden Tabelle 3 sind die Masse der Keulen zusammengestellt. Diese Tabelle wurde absichtlich recht ausführlich gemacht, um einen Begriff über die Variationen bei schwedischem *poligraphus*-Material vermitteln zu können und damit als Grundlage bei einem Vergleich mit z. B. mitteleuropäischen Populationen dienen zu können.

In einer Abhandlung aus dem Jahre 1914 hat Röhrli darauf hingewiesen, dass die Anzahl der Antennenglieder bei den Arten in der Gattung *Polygraphus* nicht konstant ist. Er fand so bei *P. poligraphus*, dass der normalerweise 4-gliedrige Funiculus einer mehr oder weniger deutlichen Vermehrung oder Verminderung der Anzahl von Gliedern unterworfen sein kann. Beispielsweise stellte er fest, dass bei 67 % der untersuchten Exemplare das erste Funiculusglied mehr oder weniger geteilt war. Bei diesbezüglichen Untersuchungen an meinem schwedischen Material fand ich ähnliche Verhältnisse. Die Häufigkeit von mehr oder weniger geteiltem ersten Glied (Fig. 2 D) variiert jedoch stark zwischen den verschiedenen Populationen. Die gefundenen Werte sind in Tabelle 3 wiedergegeben. Nur ausnahmsweise konnte ich an dem untersuchten Material Reduktionserscheinungen feststellen, und ein ganz geteiltes erstes Glied, also ein 5-gliedriger Funiculus, wurde nicht beobachtet. Hier besteht demnach möglicherweise ein Unterschied zwischen den schwedischen und den mitteleuropäischen Populationen.

Wie oben angedeutet, variiert nicht nur die Länge und Breite, sondern auch

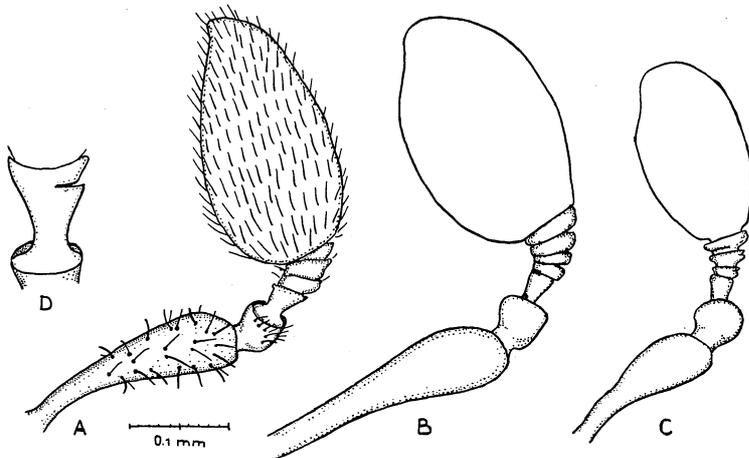
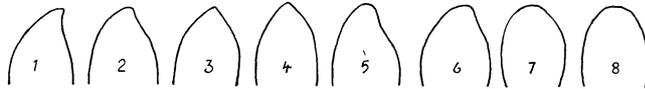


Fig. 2. Antenne von A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*. D: Teilweise geteiltes erstes Funiculusglied bei *P. poligraphus*.

Antenn av A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*, D: delvis delad första funiculusled hos *P. poligraphus*.

Tabelle 4. Häufigkeit der einzelnen Typen der Antennenkeule
Frekvensen antennklubbtyper hos de olika

Lokal Lokal	Typen der Antennenklubbtyper,			
	1	2	3	4
	Spitze Keule Spetsig klubba			
	Stark konkav kraftigt konkav	Schwach konkav Svagt konkav	Nicht konkav unsymmetrisch Ej konkav osymmetrisk	Nicht konkav symmetrisch Ej konkav symmetrisk
	<i>P. poli-</i>			
Bispgården	12	17	2	—
Hästholmen	—	28	2	—
Barnvik	5	17	1	1
Ingarö	16	33	1	—
	<i>P. punc-</i>			
Arvidsjaur	—	—	—	—
	<i>P. sub-</i>			
N. Schweden . . .	—	—	—	—
N. Sverige	—	—	—	—



die Form der Keule. So soll die typische *poligraphus*-Keule eine mehr oder weniger deutlich gebogene Spitze haben. Fig. 2 A zeigt eine typische Keule dieser Art. Eine ziemlich gleiche Form findet sich auf Abbildungen bei z. B. Schedl 1955 (weibliche Keule) und Nunberg 1955. Dagegen weicht Balachowskys (1949) Bild der Keule von der typischen Form ab. Die von ihm abgebildete Keule sieht dagegen ganz wie eine *punctifrons*-Keule aus.

Die Variationsbreite ist jedoch sehr gross. Um die Variation der Keule von Population zu Population beurteilen zu können, habe ich versucht, die Formen der Keule in acht verschiedene Typen aufzuteilen und das Material nach dieser Aufteilung zu klassifizieren. Selbstverständlich war es oft schwer zu entscheiden, zu welcher Gruppe eine bestimmte Keule zu stellen sei, und so musste die Aufteilung aus natürlichen Gründen mehr oder weniger subjektiv werden. Die Tabelle 4 zeigt aber, dass sich die verschiedenen Populationen deutlich von einander unterscheiden. Es sind jedoch nur einige Beispiele aufgenommen worden. Vergleicht man z. B. die Lokale Barnvik und Ingarö, die nur etwa 10 km Luftlinie von einander entfernt in den Stockholmer

bei *Polygraphus*-Arten von verschiedenen Lokalen.

Polygraphus-arterna samt på olika lokaler.

nenkeule, siehe unten se nedan			
5	6	7	8
Stumpfe Keule Trubbig klubba			
Stark konkav kraftigt konkav	Schwach konkav Svagt konkav	Nicht konkav unsymmetrisch Ej konkav osymmetrisk	Nicht konkav symmetrisch Ej konkav symmetrisk
<i>graphus</i>			
II 3 2 —	I 15 17 —	— 2 6 —	— — I —
<i>tifrons</i>			
—	20	2	—
<i>opacus</i>			
—	II	9	12

Schären liegen, so findet man, dass die Barnvik-Population auf sämtliche Typen verteilt ist, während die Variationsbreite bei dem Material von Ingarö sehr gering ist. Nach allem zu urteilen bestehen demnach wesentliche Unterschiede zwischen den Populationen.

In Fig. 3 sind schliesslich einige Abbildungen von der Form der Keule dargestellt (Material von Barnvik), und diese dürfen gleichzeitig als Beispiele für die Variationsbreite der Keulenform bei der Art *polygraphus* dienen.

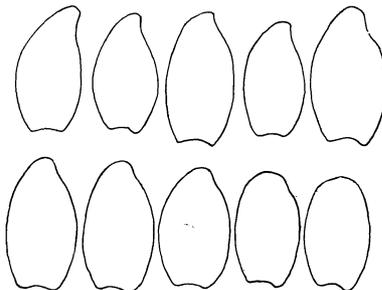


Fig. 3. *P. polygraphus*. Beispiele für die Variation der Fühlerkeule in der Barnvik-Population.

P. polygraphus. Några exempel på klubbans variation hos Barnvikspopulationen.

P. punctifrons. Von dieser Art stand mir kein so reichliches Material zur Verfügung, weshalb ich mich zumindest jetzt nicht über eventuelle lokale Variationen äussern kann. Die Grösse und Form der Keule geht aus den Tabellen 3 und 4 hervor. Danach ist die Keule kürzer und breiter als bei *poligraphus*, was durch den Wert L/B (Länge durch Breite) deutlich erhellt wird (Tab. 3). Auch die Form ist anders, da die stumpfen Keulentypen völlig vorherrschen. Eine typische Keule aus dem Arvidsjaur-Material ist in Fig. 2 B abgebildet; diese stimmt in Form und Grösse völlig mit Nunnbergs Abbildung 1954 überein. Die Zweiteilung des ersten Funiculus-Gliedes ist bei dieser Art häufiger als bei der vorhergehenden, da 70 % mehr oder weniger deutlich geteilt sind. Ein vollkommen geteiltes erstes Glied, also ein 5-gliedriger Funiculus, wurde bei 25 % des Materiales gefunden (siehe Fig. 2 B), wogegen es bei dem *poligraphus*-Material nicht beobachtet wurde.

P. subopacus. Von dieser Art konnte ich nur 20 Keulen untersuchen. Eine typische Keule ist in Fig. 2 C wiedergegeben. Variationen in Grösse und Form der Keulen sind aus den Tabellen 3 und 4 ersichtlich.

P. griseus. Die Antennenkeulen der drei Exemplare, die mir zur Verfügung standen, stehen in Grösse und Form *poligraphus* am nächsten. Die Form entspricht etwa Typ 1 in Tabelle 4, d. h. eine spitze, stark konkave Keule.

3. Punktierung und Behaarung des Kopfes

Bei den *Polygraphus*-Arten sind die Geschlechter in der Regel leicht zu unterscheiden. Die Männchen haben zwei Höcker auf der Stirn, welche bei den Weibchen fehlen oder nur schwach ausgebildet sind; diese haben stattdessen eine starke, malerpinselartige Behaarung. In der etwas älteren Literatur, z. B. Reitter 1923 und viele andere, sind die Geschlechter verwechselt worden. Dieser Fehler ist jedoch in der moderneren Literatur berichtigt worden mit Ausnahme von Balachowsky 1949, wo die alte Verwechslung noch zu finden ist. Ich werde bei der Behandlung der Biologie darauf zurückkommen, wie sich die Entstehung dieses Irrtums erklären lässt.

Bezüglich der Punktierung muss ich zuerst darauf hinweisen, dass es sehr schwer ist, das Charakteristische in Worten auszudrücken. Aus naheliegenden Gründen kann man nur zu mehr oder weniger vage ausgedrückten Vergleichen kommen. Hat man nur Zugang zu Vertretern einer Art, so ist es deshalb oft schwierig, zu Klarheit über das zu gelangen, was gemeint ist. Wenn man dagegen zwei oder mehrere Arten für Vergleiche zur Verfügung hat, so dürften keine Schwierigkeiten bestehen, die Unterschiede zu sehen.

P. poligraphus. Bei dieser Art ist der Unterschied zwischen den Geschlechtern sehr deutlich ausgeprägt. Das Männchen hat auf der Stirn zwei im all-

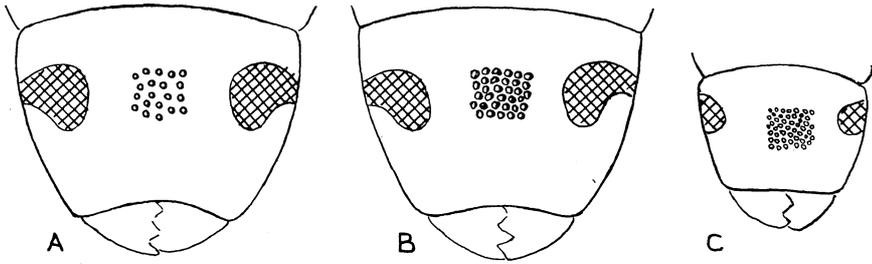


Fig. 4. Halbschematisches Bild der Vorderansicht des Kopfes mit der Ausbildung des Vorderrandes und der Punktierung. A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*.

Halvschematisk bild av huvudet sett framifrån visande framkantens utformning samt punkturen. A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*.

gemeinen gut ausgebildete Höcker, während das Weibchen einen kräftigen gelbbraun schimmernden Haarpinsel hat und einer Andeutung von Höckern entbehrt. Die Punktierung der Stirn ist unterschiedlich, aber im allgemeinen sind die Punkte so wohl von einander getrennt, dass sich zwischen ihnen eine glatte, oft glänzende Fläche befindet (Fig. 4 A).

P. punctifrons. Im Gegensatz zu der vorigen Art sind hier die Unterschiede zwischen den Geschlechtern sehr gering, und die Bestimmung des Geschlechtes kann schwierig sein. Das Männchen hat zwei Höcker, aber diese sind in der Regel nicht so kräftig ausgebildet wie bei *poligraphus*. Das Weibchen hat keinen Haarpinsel und oft angedeutete Höcker auf der Stirn. Diese Verhältnisse, die eigentümlicherweise vorher nicht beachtet wurden, stellen den sichersten und gleichzeitig am leichtesten festzustellenden Unterschied zwischen dieser und der vorigen Art dar. Der Grund dafür, dass dieser Unterschied nicht bemerkt wurde, ist möglicherweise darin zu suchen, dass man bei der Untersuchung von Exemplaren dieser Art glaubte, Männchen vor sich zu haben.

Die Punktierung der Stirn ist wesentlich grober als bei der vorhergehenden Art, und die Punkte berühren einander, so dass keine glatten Zwischenräume zwischen ihnen vorkommen (Fig. 4 B). Am einfachsten lässt es sich so ausdrücken, dass die Punkte bei *poligraphus* von Flächen, bei *punctifrons* von Erhöhungen begrenzt werden.

P. subopacus. Die Geschlechter sind bei dieser Art ebenso deutlich wie bei *poligraphus* unterschieden. Die Stirn ist jedoch im Gegensatz zu den vorigen Arten sehr fein und dicht punktiert (Fig. 4 C), ein Merkmal, auf das Hansen 1956 hingewiesen hat und das diese von den beiden vorhergehenden Arten gut trennt. Die Punktierung ähnelt am meisten *punctifrons*, d. h. die Punkte werden von Erhöhungen begrenzt, unterscheidet sich von jener Art jedoch dadurch, dass die Punkte viel kleiner sind.

P. griseus. Diese Art stimmt in den hier besprochenen Einzelheiten ganz mit *poligraphus* überein.

4. Vorderrand des Kopfschildes

Seine Ausgestaltung wurde oft als Merkmal zur Trennung der Arten verwandt. Der von Baisch 1954 vorgebrachte Einwand, dass dieser Rand auf Grund der starken Behaarung schwer zu erkennen sei, erscheint mir nicht sehr stichhaltig. Betrachtet man ihn in einem bestimmten Winkel, so ist sein Aussehen ohne Schwierigkeit festzustellen. An meinem schwedischen Material konnte ich feststellen, dass die Ausgestaltung dieses Vorderrandes ein sehr anwendbares Merkmal zur Trennung der Arten darstellt (Fig. 4).

P. poligraphus hat einen tief eingebuchteten Vorderrand (Fig. 4 A). Obwohl ich ein sehr grosses Material untersucht habe, konnte ich eine Abweichung hiervon bisher nicht feststellen.

P. punctifrons hat im allgemeinen einen schwach eingebuchteten Vorderrand (Fig. 4 B), aber in einigen Fällen war er auch fast gerade.

P. subopacus hat einen nahezu geraden Vorderrand (Fig. 4 C).

P. griseus stimmt völlig mit *P. poligraphus* überein.

5. Form und Anordnung der Schuppen

P. poligraphus, *punctifrons* und *subopacus*. Mehrere Autoren bedienen sich der Form und Anordnung der Schuppen als Unterscheidungsmerkmal für die verschiedenen Arten, z.B. Spessivtseff 1922, 1925 und Balachowsky 1949. Meiner Ansicht nach sind aber diese Unterschiede in der Form der Schuppen sehr unsicher, und selbst wenn man die verschiedenen Arten nebeneinander hat und sie bei starker Vergrösserung untersucht, ist es schwer, deutlichere Unterschiede zu finden. Ich messe daher den Schuppen in Bezug auf diese Arten nur untergeordnete Bedeutung als Unterscheidungsmerkmal bei.

P. griseus macht hier jedoch eine Ausnahme. Die Schuppen auf den Flügeldecken weichen nämlich sowohl in ihrer Form als auch in der Anordnung deutlich von der übrigen Arten ab. Die Schuppen sind viel breiter, das Verhältnis zwischen Länge und Breite ist 1,5 durchschnittlich. Die Variation ist zwar ziemlich gross, aber die überwiegende Mehrzahl ist doch auffallend breit (Fig. 5 A, B). Eine ganz andere Form haben sie bei *poligraphus*. Sie sind viel schmaler, das Verhältnis zwischen Länge und Breite ist demgemäss im Durchschnitt 2,7. Auch bei dieser Art kommt eine gewisse Variation vor. Die meisten sehen aber aus, wie in Fig. 5 C dargestellt. Auch vereinzelte breitere Schuppen kommen vor (Fig. 5 D), doch auch diese selteneren Schuppen haben eine andere Form als bei *griseus*.

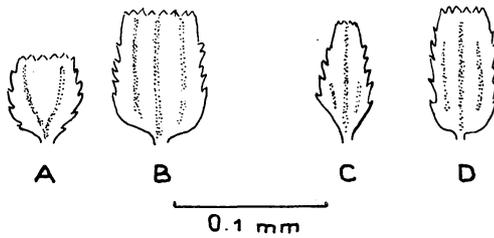


Fig. 5. Schuppen der Flügeldecken von A, B: *P. griseus*, C, D: *P. poligraphus*.
Fjäll från täckvingarna av A, B: *P. griseus*, C, D: *P. poligraphus*.

Dazu kommt, dass bei *griseus* die Schuppen wesentlich dichter und unregelmässig sitzen, wodurch das Tier einen ganz anderen Glanz bekommt. Obwohl ich eine grosse Anzahl von *poligraphus*-Exemplaren von verschiedenen Lokalen untersucht habe, habe ich kein einziges Exemplar gefunden, das in dieser Hinsicht auch nur annähernd den drei Tieren von *griseus* geähnelt hätte, die mir zur Verfügung standen.

Auch andere nicht so unmittelbar feststellbare Unterschiede zwischen den hier behandelten Arten kommen vor. Diese Unterschiede sollen später im Zusammenhang mit der Morphologie behandelt werden.

6. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

Aus den obenstehenden Ausführungen geht mit Deutlichkeit hervor, dass *poligraphus*, *punctifrons* und *subopacus* als gute Arten anzusehen sind, die sich ohne Schwierigkeit unterscheiden lassen. Vor allem die Art *punctifrons* wurde ja, wie eingangs erwähnt, als so umstritten angesehen, dass sie in einer kürzlich herausgekommenen *Polygraphus*-Übersicht gestrichen wurde, aber Unterschiede in der Länge, in Form und Grösse der Antennenkeule, in der Behaarung der Stirn u. a. m. treten im Vergleich mit *poligraphus* so deutlich hervor, dass es sich meiner Ansicht nach ohne jeden Zweifel um zwei gute Arten handelt. Hierzu kommt, dass diese Arten sich auch bezüglich ihrer Biologie in wesentlichen Punkten unterscheiden, worauf ich in anderem Zusammenhang zurückkommen werde.

Dagegen können Zweifel wach werden, wo es sich um Eggers Art *griseus* handelt. Leider war mir nur so wenig Material zugänglich, dass sich eine statistische Bearbeitung der Art nicht durchführen liess; auch konnte ich mir keine Auffassung über die eventuelle Variationsbreite der Art bilden. Sie steht wie aus der obigen Übersicht hervorgeht, *poligraphus* sehr nahe und stimmt allem Anschein nach mit dieser Art bezüglich Grösse, Antennenkeule und Punktierung überein. Dagegen weicht die Form der Schuppen sowie ihre Anordnung auf markante Weise von *poligraphus* ab. Mit Rücksicht darauf, dass ich eine sehr grosse Anzahl von Tieren der letzteren Art

untersucht und dabei kein einziges Exemplar gefunden habe, das auch nur annähernd den mir zur Verfügung stehenden *griseus*-Exemplaren ähnlich gesehen hätte, bin ich geneigt, auch *griseus* als gute Art anzusehen.

Schliesslich darf in diesem Zusammenhang auf die interessante Tatsache hingewiesen werden, dass die obige systematische Übersicht sowie andere Fakta, die später im Zusammenhang mit der Morphologie behandelt werden, deutlich zeigen, dass *punctifrons* und *subopacus* einander sehr nahe stehen und eine Gruppe bilden, der eine andere Gruppe mit *poligraphus* und *griseus* gegenübersteht.

Beim Vergleich von mitteleuropäischen (nach Literaturangaben) mit schwedischen *poligraphus*-Populationen treten bestimmte Unterschiede deutlich hervor. Es ist daher möglich, dass es sich um verschiedene Varietäten oder Arten handeln kann. Eine Entscheidung darüber ist jedoch erst nach eingehender Untersuchung von mitteleuropäischem und Vergleich mit skandinavischem Material möglich.

Als Abschluss dieses Kapitels über die Systematik soll hier eine kurzgefasste, für den praktischen Gebrauch gedachte Bestimmungstabelle für die vier schwedischen Arten angefügt werden.

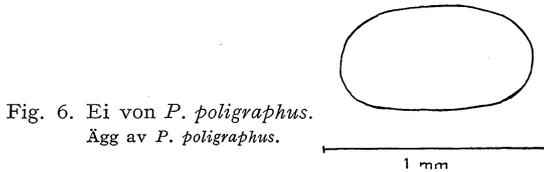
- | | | |
|---|---|--------------------|
| 1 | Kleine Art, 1,7—2 mm lang, Keule mehr oder weniger oval, Stirn sehr fein und dicht punktiert, Vorderrand des Kopfschildes gerade | <i>subopacus</i> |
| — | Grössere Arten, 2—3 mm, Keule mit mehr oder weniger deutlicher Spitze, Stirn grob punktiert, Vorderrand des Kopfschildes mehr oder weniger eingebuchtet | 2 |
| 2 | Punkte auf der Stirn liegen dicht bei einander, durch Erhöhungen getrennt, Weibchen ohne Borsten auf der Stirn | <i>punctifrons</i> |
| — | Punkte auf der Stirn liegen mehr vereinzelt, durch glatte, oft glänzende Fläche getrennt. Weibchen mit kräftiger, heller Behaarung auf der Stirn | 3 |
| 3 | Schuppen auf den Flügeldecken verhältnismässig vereinzelt angeordnet, etwa 2,5—3 mal so lang wie breit | <i>poligraphus</i> |
| — | Schuppen auf den Flügeldecken stehen sehr dicht, etwa 1,5 mal so lang wie breit | <i>griseus</i> |

Kap. III. Eistadium

Das Ei ist ungefärbt, milchig weiss, seine Form geht aus Fig. 6 hervor. Die Länge, Breite und Form des Eies variiert etwas, wie aus beigefügter Tabelle 5 ersichtlich ist. Diese Eier wurden am 18. September 1957 aus Gangsystemen in einer frisch befallenen Fichte in der Nähe von Nyköping

herauspräpariert. Die Eier wurden unfixiert unmittelbar nach der Freilegung gemessen.

Nach Angaben von Baisch 1954, die sich auf Material von Südwestdeutschland gründen, sollen die Eier dort 0,6 mm lang sein, also wesentlich kleiner als die schwedischen Eier. Ausserdem weichen sie in der Form etwas von



den schwedischen Eiern ab, da sie „eine einseitige gekrümmte, ovale Form aufweisen“. Obwohl eine recht grosse Anzahl schwedischer Eier untersucht wurde, zeigte keines diese Form (op. c. Fig. 18), sondern alle hatten das in Fig. 6 dargestellte Aussehen. Nach Heeger 1866 sollen die Eier $\frac{1}{4}$ ''' (etwa 0,75 mm) gross und kugelrund sein, aber auf seiner Abbildung hat das Ei eine deutlich ovale Form, was ganz mit meinen eigenen Beobachtungen übereinstimmt.

Tabelle 5. Grösse der Eier bei *P. poligraphus*.

Äggens storlek hos *P. poligraphus*.

Länge in mm Längd i mm	Breite in mm Bredd i mm	Länge/Breite Längd/bredd
0,79	0,50	1,58
0,79	0,50	1,58
0,77	0,51	1,51
0,77	0,44	1,75
0,76	0,45	1,69
0,76	0,45	1,69
0,75	0,49	1,53
0,73	0,45	1,62
0,71	0,49	1,45
0,71	0,47	1,51
0,75	0,47	1,60

Kap. IV. Larvenstadium

A. Anzahl der Larvenstadien

Obwohl die Borkenkäfer lange Gegenstand eingehender Studien waren, sind nur wenige europäische Arten hinsichtlich der Anzahl der Larvenstadien untersucht worden. Hier sind zu nennen *Chaetoptelius vestitus* (5 Stadien), Russo 1926, *Ips curvidens* (3 Stadien), Hierholzer 1954 und

Dendroctonus micans (5 Stadien), Beier-Petersen 1954. Nach Balachowsky 1949 sollen alle Borkenkäfer 5 Larvenstadien durchlaufen. Zieht man die grösseren forstentomologischen Handbücher zu Rate, z. B. Escherich 1923 oder Chamberlins ausführliche Monographie 1939 über die Scolytiden Nordamerikas, so findet man darin keinerlei diesbezügliche Angaben. Kürzlich wurde jedoch eine amerikanische Art, *Dendroctonus pseudotsugae*, in dieser Beziehung von Vité (1957) untersucht, der 4 Stadien feststellen konnte.

Zur Bestimmung der Anzahl der Larvenstadien bei *poligraphus* wurden an einem grossen Material die Kopfkapselbreiten gemessen. Um mit Sicherheit alle Stadien zu erfassen, wurde das Material auf zweierlei Weise eingesammelt, und zwar wurden einesteils von verschiedenen Lokalen zu verschiedenen Zeitpunkten Larven gesammelt, andererseits wurden mit bestimmten Zwischenräumen im Laboratorium aus demselben Probestamm Larven entnommen. Ausserdem wurden aus frisch befallenen Bäumen Eier herauspräpariert und in eine feuchte Kammer gelegt, und die frischgeschlüpf-

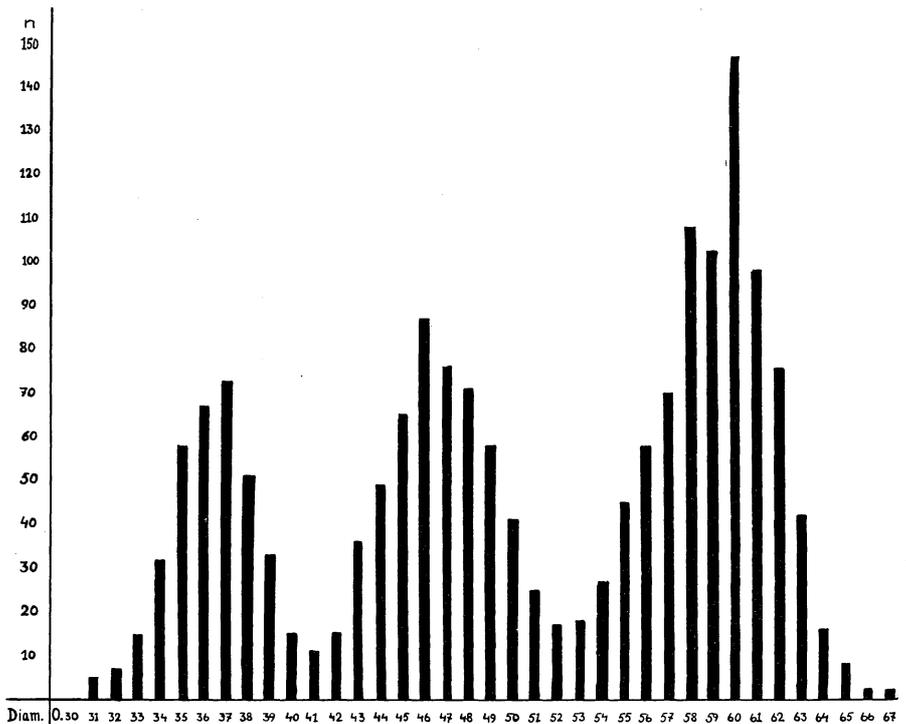


Fig. 7. Diagramm über die Verteilung der Kopfkapselbreiten von 728 *P. poligraphus*-Larven.

Diagram visande huvudkapsels bredd hos 728 *P. poligraphus*-larver.

ten Larven wurden sofort fixiert; auf diese Weise sollten mit Gewissheit Larven im ersten Stadium erhalten werden.

Für die Messungen wurde der Kopf vom Körper losgelöst und unter dem Mikroskop bei hundertfacher Vergrößerung mittels Okularmikrometer gemessen. Die Erfahrung zeigte, dass bei stark fixiertem Material die Prozedur am leichtesten und das Ergebnis am sichersten war.

Das Ergebnis der Messung von 1728 Kopfkapseln geht aus Fig. 7 hervor. Das Diagramm zeigt deutlich, dass diese Art nur drei Larvenstadien hat und dass die Variationsbreite innerhalb der Stadien so gross ist, dass diese etwas in einander übergehen. Die durchschnittlichen Kopfkapselbreiten der verschiedenen Stadien sind:

Stadium	I	0,36 mm
»	II	0,47 mm
»	III	0,59 mm

Dies Ergebnis war mit Hinsicht auf die 4 bzw. 5 Stadien der früher untersuchten *Hylesini*-Arten etwas überraschend. Um dieses Problem näher zu beleuchten, wurde vorläufig bei zwei weiteren Arten die Anzahl der Larvenstadien bestimmt, nämlich bei *Blastophagus piniperda* und *Crypturgus cinereus*. Diese Arten hatten 4 bzw. nur 2 Stadien (Näheres darüber soll in einem späteren Aufsatz veröffentlicht werden). Die Untersuchungen zeigen demnach, dass die Anzahl der Larvenstadien zumindest innerhalb der *Hylesini*-Gruppe von Art zu Art sehr unterschiedlich sein kann.

Tabelle 6. Durchschnittliche Kopfkapselbreite der verschiedenen Larvenstadien bei einigen Borkenkäferarten; gemessene und nach Dyar's Regel berechnete Werte.

Huvudkapseln medelbredd hos några barkborrearter i olika stadier samt det teoretiskt beräknade värdet enligt Dyar's regel.

Art Art	Stadium Stadium	Gemessene Breite Uppmätt bredd	Berechnete Breite Beräknad bredd	Fehler % Fel %
<i>P. poligraphus</i>	I	0,36	—	
	II	0,47	0,46	— 2,1
	III	0,59	0,59	0,0
<i>B. piniperda</i>	I	0,47	—	
	II	0,59	0,60	+ 1,7
	III	0,77	0,77	0,0
	IV	0,99	0,99	0,0
<i>D. micans</i>	I	0,38	—	
	II	0,54	0,52	— 3,7
	III	0,76	0,72	— 5,3
	IV	1,02	0,99	— 2,9
	V	1,37	1,37	0,0

In Tabelle 6 sind die mittleren Breiten der Kopfkapseln für die einzelnen Stadien der drei untersuchten Arten im Vergleich mit den nach der sog. Dyars Regel theoretisch berechneten Werten wiedergegeben. Die Berechnung wurde vom Stadium I ausgehend vorgenommen. Diese Regel, die 1890 von H. G. Dyar nach Untersuchungen an Schmetterlingsraupen aufgestellt wurde, begegnete einer gewissen Kritik, z. B. von Taylor 1931 und Gehnt 1956, da es sich herausgestellt hatte, dass die Regel nicht für alle Insektenarten zutrifft, wie beispielsweise für bestimmte Blattwespenarten. Die Tabelle zeigt jedoch, dass die Regel für Borkenkäferlarven sehr gut verwendbar ist, was die Sicherheit bei der Bestimmung der Anzahl von Larvenstadien erhöht; das Risiko, ein Stadium zu überspringen, dürfte deswegen bezüglich dieser Larven minimal sein.

Bevor mehr Arten in dieser Hinsicht untersucht sind, ist es schwer, sich eine bestimmte Auffassung darüber zu bilden, warum so nahe verwandte

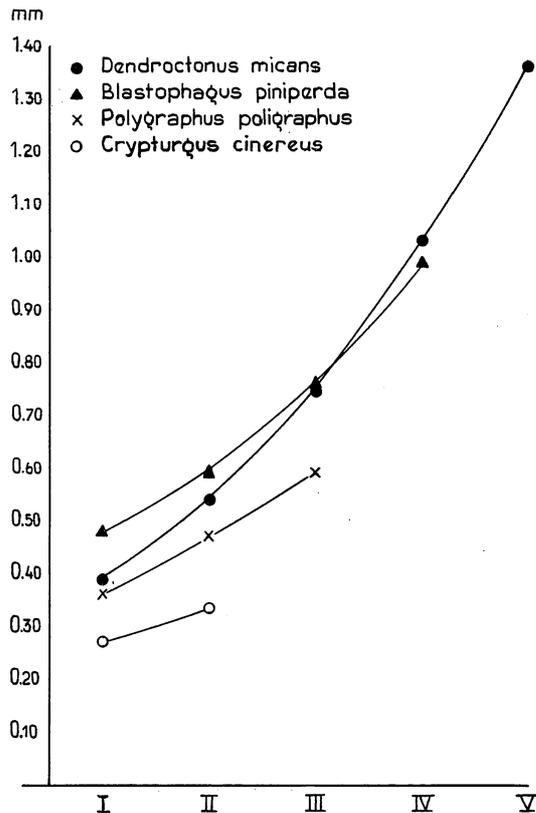


Fig. 8. Kopfkapselbreiten und Anzahl der Larvenstadien bei einigen Borkenkäferarten. Ordinate: Kopfkapselbreite in mm, Abszisse: Larvenstadien (I—V).

Huvudkapsels bredd och antalet larvstadiet hos några barkborreararter. Ordinata: huvudkapsels bredd i mm, abskissa: larvstadiet (I—V).

Tiere eine derartige Variation in der Anzahl der Larvenstadien haben. Möglicherweise kann es ganz einfach mit der Grösse der Arten zusammenhängen. Das erste Stadium ist nämlich bei den untersuchten Arten ziemlich gleich gross. So ist der geringe Unterschied in der Kopfkapselbreite zwischen *Dendroctonus micans* und *Polygraphus poligraphus* auffallend (Fig. 8). Dagegen sind die Unterschiede zwischen den Arten bezüglich des letzten Stadiums sehr gross. Aus der folgenden Tabelle 7 geht das Verhältnis zwischen den Kopfkapselbreiten im ersten und letzten Stadium bei den oben genannten Arten hervor.

Allem Anschein nach besteht ein bestimmtes Verhältnis zwischen der Grösse der Imagines und der Anzahl der Larvenstadien, und zwar etwa in dem Sinne, dass Borkenkäfer-Arten mit kleinen Imagines weniger Larvenstadien haben als solche mit grossen.

Tabelle 7. Verhältnis zwischen den Kopfkapselbreiten im ersten und letzten Stadium bei einigen Borkenkäferarten.

Förhållandet mellan huvudkapselbredden i första och sista larvstadiet hos några barkborrearter.

Art Art	Verhältnis zwischen dem ersten und dem letzten Stadium Förhållandet mellan första och sista stadiet	Anzahl der Larvenstadien Antal larvstadiier
<i>Crypturgus cinereus</i>	1,2 : 1	2
<i>Polygraphus poligraphus</i>	1,6 : 1	3
<i>Blastophagus pini-perda</i>	2,1 : 1	4
<i>Dendroctonus micans</i>	3,5 : 1	5

B. Beschreibung der Larve

a. Äussere Morphologie

Die Larve von *P. poligraphus* ist von mehreren Verfassern in verschiedenem Zusammenhang behandelt worden. So findet sich eine recht schematische Abbildung der Larve bei Baisch 1954 (Seite 316), eine ähnliche Abbildung hat Heeger 1866, der auch die Mundwerkzeuge abgebildet hat, weiterhin hat Nunberg 1929 die Unterlippe beschrieben und abgebildet und schliesslich hat Leisewitz 1906 die Chitindornen in der Haut und ihre Anordnung ausführlich beschrieben.

Die ungefähre Grösse und das allgemeine Aussehen der Larve in den verschiedenen Entwicklungsphasen geht aus Fig. 9 hervor. Die Abbildungen A und B stellen Larven im ersten Stadium dar, die erste ist eine frisch geschlüpfte Larve, die noch keine Nahrung aufgenommen hat, die andere eine etwas ältere Larve, die schon einige Tage gefressen hat. D und E stellen

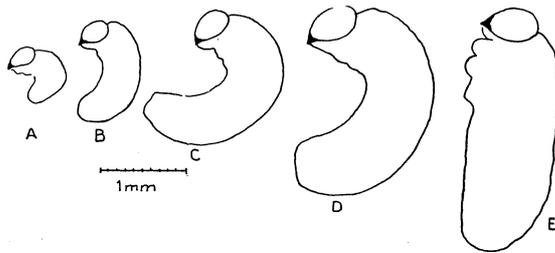


Fig. 9. *P. poligraphus*. Relative Grösse der Larvenstadien. A: Eilarve, B: Stadium I, C: Stad. II, D: Stad. III, E: Praepupalstadium.

P. poligraphus. Relativa storleken av larvstadierna. A: Ägglarv, B: Stadium I, C: Stad. II, D: Stad. III, E: Praepupalstadiet.

Larven im III. Stadium dar, E zeigt eine Larve kurz vor der Verpuppung in dem sog. Praepupalstadium.

Ein genaueres Bild der Larve findet sich auf Fig. 10. Es handelt sich um eine nahezu ausgewachsene Larve im III. Stadium. Die Larve ist schwach gebogen, weisslich und ohne Chitinflecken. Der Kopf mit Ausnahme der Mandibeln ist schwach gelbbraun, die Mandibeln sind dunkler braun. Extremitäten fehlen. Der Körper besteht aus drei Thorakal- und neun Abdominalsegmenten. Da sich diese etwas von einander unterscheiden, sollen sie hier etwas näher beschrieben werden. Das erste Thorakalsegment hat nur einen Rückenwulst, die beiden folgenden haben je zwei solche, einen vorderen keilförmigen (praescutal lobe nach Hopkins 1909) und einen hinteren, der oben schmaler ist und sich an den Seiten recht stark verbreitert (scutellar lobe). Die Abdominalsegmente sind alle im Prinzip gleich gebaut; sie haben drei Rückenwulste, von denen der erste kurz und keilförmig ist und die beiden hinteren (scutal und scutellar lobe) sich mehr oder weniger ausbreiten und weit an den Seiten des Körpers herunterreichen. Von den Bauchwulsten kann nur gesagt werden, dass die drei thorakalen stärker als die übrigen sind, was besonders im Praepupalstadium hervortritt (Fig. 9 E).

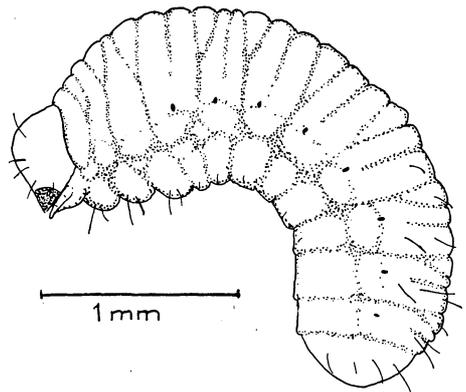
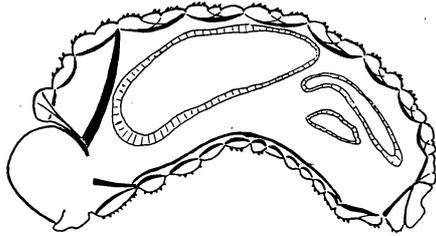


Fig. 10. Larve von *P. poligraphus* im III. Stadium.

Larv av *P. poligraphus* i stadium III.

Fig. 11. Schematischer Sagittalschnitt durch eine Larve von *P. poligraphus* im I. Stadium mit der segmentalen Längsmuskulatur und der Richtung der Hautzähne.
Schematiskt sagittalsnitt genom larv av *P. poligraphus* i stadium I visande den segmentala längsgående muskulaturen samt hudtändernas riktning.



Der Zusammenhang zwischen diesen Wulsten und der Längsmuskulatur der Larve geht deutlich aus Fig. 11 hervor. In jedem Segment verläuft zwischen dem Vorder- und dem Hinterrand ein ziemlich starker Muskel, und von diesem gehen schwache Muskeln aus, die sowohl zwischen Praescutal- und Scutalloben als auch zwischen Scutal- und Scutellarloben inserieren. Ebenso werden die Bauchsegmente von segmentalen Muskeln zusammengehalten, aber ausserdem gibt es hier noch einen langen Längsmuskel, der über die ganze Ventralseite verläuft.

Wie von Leisewitz 1906 ausführlich beschrieben ist der grösste Teil der Haut, vor allem Rücken- und Bauchwulste, mit zahlreichen kleinen Chitindornen versehen, die in mehr oder weniger regelmässigen Reihen angeordnet sind. Für nähere Einzelheiten wird auf die genannte Arbeit verwiesen. Leisewitz hat jedoch keine Abbildung von diesen Dornen veröffentlicht, deren Aussehen und Anordnung aus Fig. 12 hervorgeht. Die kleineren Dorne stammen von einem Praescutalwulst auf einem der vorderen Abdominalsegmente, die grösseren von der Bauchseite des elften Segmentes, wo sie



Fig. 12. *P. poligraphus*. Chitindorne auf der Larvenhaut; oben: von der Dorsalseite eines Thorakalsegmentes, unten: von der Ventralseite des letzten Segmentes.
P. poligraphus. Kitintaggar på larvhuden; överst från dorsalsidan på ett thorax-segment, underst från sista segmentets ventralsida.

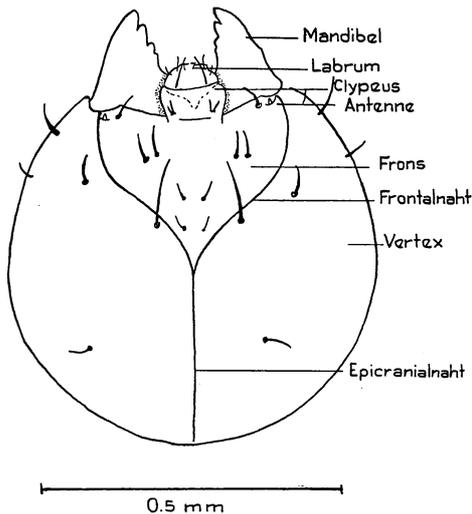


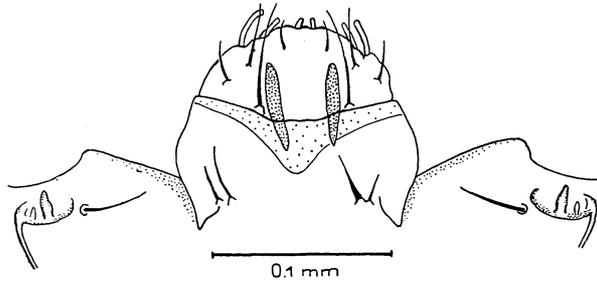
Fig. 13. Kopf einer Larve von *P. poligraphus* im III. Stadium.
Huvud av larv av *P. poligraphus* i stadium III.

besonders kräftig ausgebildet sind. Auf den abgebildeten Stellen waren die Dorne wohl von einander getrennt, aber auf anderen Präparaten wurden zwei- und gelegentlich dreizackige Bildungen beobachtet. Wie Leisewitz hervorgehoben hat, gibt es vom sechsten Segment an einen sehr schwach ausgebildeten Wulst auf der Dorsalseite in unmittelbarem Anschluss an den Hinterrand des Scutellarwulstes, auf dem die Dorne nach vorn gerichtet sind. Diese Dorne sind aber nur schwach ausgebildet und erstrecken sich nur in der Höhe des halben Praescutalwulstes. Vermutlich machen die Tiere von diesen Dornen Gebrauch, wenn sie sich rückwärts in den Gängen bewegen. Bezüglich der Grösse der Dorne ist zu erwähnen, dass sie während des Wachstums der Larven nicht nennenswert grösser werden. Sie sind daher bei kleinen Larven relativ gross.

An Kopf und Körper finden sich weiterhin eine Anzahl mehr oder weniger kräftiger Haare oder Borsten, deren Anordnung aus den Figuren 10 und 13 ersichtlich ist. Sie sind am Körper auf die Dorsalseite der fünf letzten Segmente konzentriert. An der Ventralseite sind auf jedem der drei Thorakalsegmente zwei Paar kräftige Haare, auf den ersten sechs Abdominalsegmenten befindet sich je nur ein Paar schwache Haare.

An den Seiten des Körpers liegen je 9 Stigmen, und zwar auf dem Prothorakalsegment und auf allen Abdominalsegmenten mit Ausnahme des letzten. Diese Verteilung ist die gleiche wie bei anderen beschriebenen *Ipiden*-Larven, z. B. *Dendroctonus valens* (Hopkins 1909) und *D. pseudotsugae* (Vité 1957). Die gleichen Verhältnisse scheinen bei *Curculioniden*-Larven vorzuliegen, z. B. *Otiorrhynchus ovatus* (Spessivtseff 1923), *Hylobius abietis* und *Pissodes pini* (Trägårdh 1939).

Fig. 14. Clypeus, Labrum
und Antennen einer Larve von *P. polygraphus*.
Clypeus, labrum och
antenner hos en *P. polygraphus*-larv.



Kopf. Form und allgemeines Aussehen des Kopfes sind aus Fig. 13 ersichtlich. Die Figur zeigt auch die Grösse und Anordnung der Borsten. Ihnen dürfte grosse systematische Bedeutung zukommen, da ihre Anzahl und Anordnung von Art zu Art variiert; zu dieser Auffassung gelangt man jedenfalls beim Vergleich der wenigen Arten, deren Kopf genau abgebildet ist, wie *Dendroctonus ponderosae* (Hopkins 1905), *Hylurgops glabratus* (Spessivtseff 1928), *Ips sexdentatus* (Balachowsky 1949). Kürzlich (1957) hat Thomas eine Anzahl nordamerikanischer Borkenkäferlarven behandelt und ebenfalls auf den grossen systematischen Wert dieser Haare und Borsten hingewiesen.

Antennen. Sie liegen (Fig. 13 und 14) am Vorderrand der Frons auf einem schwach chitinisierten Gebiet im Anschluss an den vorderen Teil der Frontalnaht. Sie sind farblos, sehr klein, ungegliedert und ohne Haare oder Borsten. Stets befindet sich unmittelbar seitlich der Antennen ein kleines, schuppenähnliches Haar und seitlich von diesem ein feines Haar (Fig. 14). Bei *Xyloterus (Trypodendron) lineatus* fehlen nach Hadorn 1933 die Antennen. Bei anderen beschriebenen *Ipiden*-Arten sind sie jedoch vorhanden und haben anscheinend das gleiche Aussehen wie bei *Polygraphus*. Die oben genannte Schuppe und das Haar neben den Antennen sind jedoch bei keiner anderen europäischen Art erwähnt.

Clypeus. Das Aussehen des Kopfschildes geht aus Fig. 14 hervor. An der Basis sitzen zwei Paar kräftige Borsten; nach Thomas 1957 ist dies bei allen untersuchten Borkenkäferlarven das Übliche.

Labrum. Die Oberlippe (Fig. 14) sitzt am Clypeus und ist durch eine deutliche Naht von diesem getrennt, was das Normale für die Borkenkäferlarven ist. Bei *Xyloterus lineatus* (Hadorn 1933) sind jedoch Clypeus und Labrum ganz verschmolzen und die Naht fehlt. Hadorn deutet die Verhältnisse so, dass der Clypeus fehlt und das Labrum direkt an die Kopfkapsel geheftet ist. Vergleicht man aber die Anzahl und Anordnung der Borsten auf Clypeus und Labrum bei *polygraphus* mit den entsprechenden Borsten auf dem Labrum — sensu Hadorn — von *lineatus*, so stellt man fest, dass sie fast völlig übereinstimmen. Das ist so zu deuten, dass auch *lineatus* wie

die anderen Borkenkäferlarven sowohl Clypeus als auch Labrum besitzt, die jedoch bei dieser Art miteinander verschmolzen sind.

Auf dem Labrum sitzen bei *poligraphus*-Larven vier Paar Borsten, deren Grösse und Lage aus Fig. 14 ersichtlich ist. Wie schon von Hadorn betont, ist es sehr schwer, auf durchscheinenden Präparaten, wie man sie meiner Ansicht nach zur genauen Unterscheidung aller Einzelheiten braucht, zu entscheiden, welche Strukturen auf der Ober- oder Unterseite liegen und demnach zum Labrum oder zum Epipharynx zu rechnen sind. Mit Hilfe der Mikrometerschraube des Mikroskopes lässt es sich aber durchführen, besonders dann, wenn man ein richtig orientiertes und ein umgekehrtes Präparat neben einander legt. Für *poligraphus* wurde die Lage ausserdem durch Sagittalschnitte durch den Kopf festgestellt (Fig. 16).

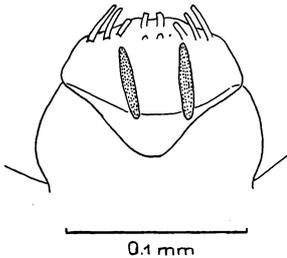


Fig. 15. Epipharynx einer Larve von *P. poligraphus*.
Epipharynx hos en *P. poligraphus*-larv.

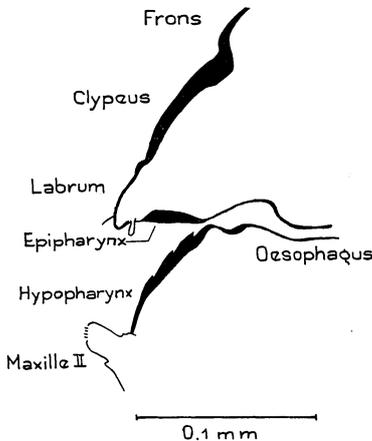


Fig. 16. Parasagittalschnitt durch den Kopf einer Larve von *P. poligraphus*.
Parasagittalsnitt genom huvudet på en *P. poligraphus*-larv.

Epipharynx. (Fig. 15 und 16.) Wie bei anderen Insekten erstreckt sich auch bei Borkenkäferlarven die obere Hautbekleidung der Mundhöhle unter Clypeus und Labrum und wird hier als Epipharynx bezeichnet. Es war nicht sicher feststehend, wo seine rostrale Grenze bei Borkenkäferlarven zu ziehen sei. Nunberg 1929, der die Mundwerkzeuge der Borkenkäferlarven am eingehendsten studiert hat, zieht so die Grenze in Höhe des Vorderrandes

der Chitinstäbe, die unten näher behandelt werden. Dagegen betrachtet Hopkins 1905 alle Borsten etc., die auf der Unterseite des Labrum sitzen, als epipharyngeale Bildungen, und ich selbst schliesse mich dieser Auffassung als der natürlichsten an.

Demgemäss befinden sich auf dem Epipharynx rostro-lateral drei Paar breite, gerade abgeschnittene Bildungen, „apical palpi“ nach Hopkins, „zähnenartige Fortsätze“ nach Nunberg, „soies-denticules“ nach Hadorn, „antero-lateral setae“ nach Thomas, dazu rostro-medial zwei Paar ähnliche, aber kleinere Bildungen, „antero-median setae“ nach Thomas. Die Anzahl dieser Bildungen variiert stark von Art zu Art. So kommen nach Nunberg 4 Stück vor bei *Hylesini*, *Hylestini*, *Crypturgini* u. a., 6 bei *Blastophagus piniperda*, 8 bei *Pityogenes chalcographus*, 16 bei *Ips*-Arten usw.

Im Epipharynx liegen weiterhin zwei sehr charakteristische, mehr oder weniger parallele Chitinstäbe, „labral hooks“ nach Hopkins oder „tormae“ nach Thomas. Ihre Form und Grösse sowie ihr Abstand von einander variiert von Art zu Art und ist von grosser systematischer Bedeutung, worauf schon Hopkins hingewiesen hat. Nach Nunberg sollen sie mit ihrem Vorderende mit der Oberlippe und mit dem Hinterende mit dem Epipharynx verwachsen sein. Auch Hopkins gibt an, dass sie mit dem dorsalen Exoskelett im Labrum verwachsen sein sollen. Ich habe versucht, diese Angaben durch Studien an Sagittalschnitten durch das Labrum zu bestätigen, doch gelang es mir leider nicht, Präparate zu erhalten, auf denen die Tormae in ihrer ursprünglichen Lage waren. Dagegen kann man auf solchen Schnitten (Fig. 16) eine deutliche, mediale, längsgehende Verdickung des Chitins im Epipharynx sehen, eine Bildung, die möglicherweise mit dem sogenannten Epipharyngeal-skleriten homolog sein kann, welcher allgemein bei vielen orthopteroiden Insekten auftritt.

Diese Stäbe (Tormae) divergieren bei *poligraphus* vorne schwach und enden hinten in der Höhe des Hinterrandes des Labrum. Wie bereits erwähnt ist die Variation von Art zu Art gross. So liegen sie z. B. bei *Xyloterus*, Hadorn 1933, dicht neben einander und erstrecken sich unter den ganzen Clypeus, bei *Dryocoetes autographus*, op. c., sind sie gebogen, bei *Xylechinus pilosus*, Eichelbaum 1903, sind sie lang und konvergieren hinten stark, etc.

Hypopharynx. (Fig. 16.) Er bildet den Boden der Mundhöhle, ist stark chitiniert und mit einigen querstehenden Leisten mit scharfem Hinterrand versehen, deren Aussehen aus der Figur ersichtlich ist.

Mandibeln. Das Aussehen der Oberkiefer bei der Larve von *P. poligraphus* geht aus Fig. 17 hervor. Die Kaufläche ist mit drei scharfen Zähnen versehen. Der distale Teil trägt einen gut ausgebildeten Gelenkkopf, der proximale Teil eine längliche, flache Gelenkpfanne. Die „Zähne“ der

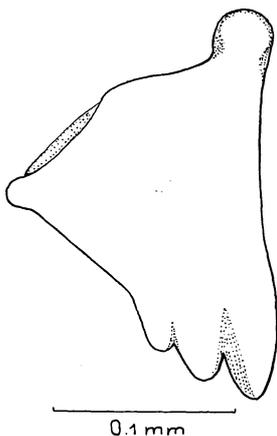


Fig. 17. Mandibel einer Larve von *P. poligraphus*.
Mandibel av en larv av *P. poligraphus*.

Mandibeln sind nach der Literatur zu urteilen bei verschiedenen Arten unterschiedlich ausgebildet und dürften einen gewissen systematischen Wert haben. Die Mandibulärmuskulatur ist sehr kräftig und füllt einen grossen Teil der Kopfkapsel aus. Die Anordnung der Muskeln geht aus Fig. 18 hervor.

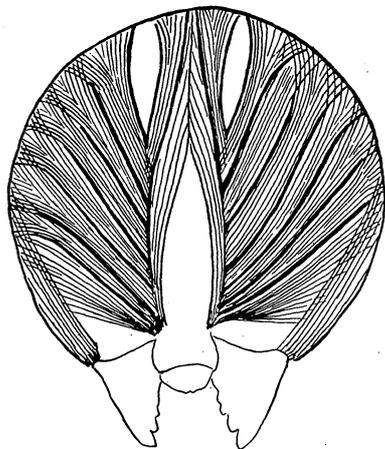


Fig. 18. Ausbildung der Mandibulärmuskulatur bei einer Larve von *P. poligraphus*.
Mandibulärmuskulaturens utformning hos en larv av *P. poligraphus*.

Maxillen I. Der Unterkiefer ist in Fig. 19 dargestellt. Er ist relativ schwach chitinisiert. Cardio und Stipes bilden einen rechten Winkel. Es ist schwer zu entscheiden, ob sich eine Naht zwischen ihnen befindet; wenn ja, so ist sie schwach ausgebildet. Der Stipes ist sehr flach und ziemlich gleichmässig chitinisiert, an dem Medialrand ist die Chitinisierung aber etwas stärker und an der Insertion der Palpen sehr schwach. Auf der Unterseite des Stipes sitzen drei kräftige Borsten, eine auf der Aussenseite in der Nähe des Cardio. In einem Ausnahmefall konnte ich hier zwei neben einander

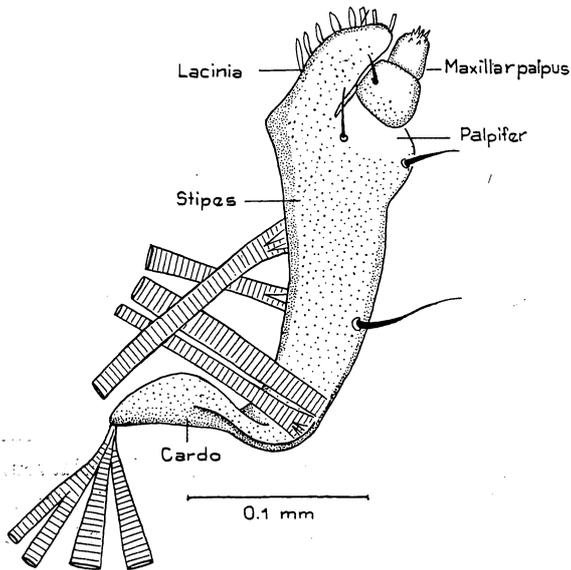


Fig. 19. Ventralansicht einer Maxille von einer *P. poligraphus*-Larve. Maxill från en larv av *P. poligraphus* från ventralsidan.

sitzende, fast gleich kräftige Borsten feststellen. Die beiden anderen Borsten sitzen in der Nähe des Palpus. Nach Nunberg 1929 und Thomas 1957 haben Borkenkäferlarven normalerweise diese drei Borsten, und auch ihre Stellung entspricht etwa der bei *poligraphus*. Die Lacinia ist im medialen Teil stärker chitinisiert, dagegen sehr schwach im proximalen Teil, wo 8 schwertförmige Bildungen angeheftet sind. Die Anzahl derselben und etwas auch ihr Aussehen variiert von Art zu Art (vergl. Nunberg op. c.). Die Maxillarpalpen sind wie bei anderen Borkenkäferlarven zweigliedrig, das erste Glied ist breiter und grösser als das zweite und hat auf der Medialseite eine kräftige Borste. An der Spitze des zweiten Gliedes sitzen konzentrisch eine Anzahl kleine Sinneshaare. Nach Nunberg sollen ausserdem bei Borkenkäferlarven auf der Aussenseite des zweiten Gliedes 1—3 Rinnen vorkommen, in denen dicke Borsten sitzen sollen. Solche Bildungen konnte ich jedoch bei *poligraphus* nicht feststellen.

Die Muskeln, die die Maxillen bewegen, sind auf Fig. 19 abgebildet. Am distalen Teil des Cardo inserieren zwei Remotoren, ein Promotor fehlt. Am Stipes sitzen 4 Adduktoren, die zum Hypopharynx gehen. Alle an den Maxillen ansetzenden Muskeln ziehen diese also nach der Mitte.

Labium. Die Unterlippe besteht bei den Larven aus einem Mentum und einem Submentum. Das Mentum ist relativ schwach chitinisiert und geht nach hinten in ein unchitinisiertes Submentum über. Form und Aussehen des Mentum gehen aus Fig. 20 hervor. Es ist praktisch dreieckig mit konkaven Seiten. Die Chitinisierung ist am stärksten in der Medianlinie

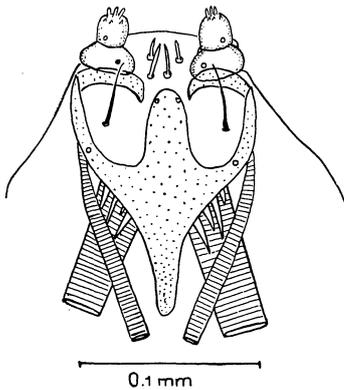


Fig. 20. Ventralansicht des Mentum von einer Larve von *P. poligraphus*.

Mentum från en *P. poligraphus*-larv från ventralsidan.

und an der Basis der Palpen. Eine ähnliche Form findet sich nach Nunberg auch bei gewissen anderen Borkenkäferlarven, beispielsweise *Xyleborus saxeseni*, *Lymantor aceris*, *Pityophthorus lichtensteini*. Die Labialpalpen sind zweigliedrig, das erste Glied ist kurz und breit und das zweite ist etwa ebenso lang wie breit. An der Spitze sitzen wie an den Maxillarpalpen konzentrisch eine Anzahl kleine Sinneshaare. Bei Borkenkäferlarven kann der Labialpalpus entweder eingliedrig wie bei *L. aceris* und *P. lichtensteini* oder zweigliedrig wie bei *poligraphus* sein, z. B. *Dryocoetes autographus*, Hadorn 1933, *Dendroctonus valens*, Hopkins 1905, und viele andere. An der Basis des Palpus ist eine kräftige Borste, und zwischen den Palpen befinden sich zwei Paar schwertförmige Bildungen, die an die entsprechenden auf der Lacinia der Maxillarpalpen erinnern. Auf der Ventralseite des Labium befinden sich 4 Paar symmetrisch angeordnete, kreisrunde, stark lichtbrechende Punkte („premental sensilla“ nach Thomas), deren Lage auf Fig. 20 als kleine runde Ringe dargestellt ist. Ihre Natur konnte nicht klargelegt werden. Am Mentum setzen zwei Paar starke Muskeln an, die nach hinten ziehen und eventuell auch eine gewisse drehende Bewegung bewirken können.

b. Anatomie und Histologie

So weit mir bekannt finden sich in der Literatur keine Angaben über anatomische Daten bezüglich der Larven von *Polygraphus*. Überhaupt ist das Interesse für die Anatomie der Borkenkäferlarven nur gering gewesen; die an Borkenkäfern ausgeführten anatomischen Untersuchungen beschäftigen sich vorwiegend mit dem Imaginalstadium. Die vorliegende Untersuchung gründet sich hauptsächlich auf graphische Rekonstruktionen von Schnittserien.

1. *Verdauungskanal*

Der Darmtraktus der Insekten besteht aus einem ektodermalen Vorder- und Enddarm und einem entodermalen Mitteldarm. Die Homologisierung der einzelnen Darmabschnitte bei verschiedenen Insektengruppen bereitete jedoch grosse Schwierigkeiten, weshalb in der Nomenklatur ziemliche Verwirrung herrscht. Ich folge hier im allgemeinen der von Weber in „Lehrbuch der Entomologie“ 1933 verwendeten Einteilung.

Das allgemeine Aussehen des Verdauungskanals bei einer *poligraphus*-Larve ist aus den Figuren 24 und 25 ersichtlich. Daraus geht hervor, dass das Aussehen im Prinzip für Larven in verschiedenen Stadien das gleiche ist, wenn auch gewisse Verschiebungen in den Grössenverhältnissen der einzelnen Darmabschnitte untereinander vorkommen. Schon während des letzten Larvenstadium beginnen jedoch gewisse Vorbereitungen zur Metamorphose, was daraus hervorgeht, dass Teile des Organsystemes abgebaut werden, und bereits bevor die Larven sich verpuppen, hat die Anlage gewisser typisch imaginaler Organe, wie z. B. des sog. Kaumagens, deutlich angefangen sich zu differenzieren. Der Übersichtlichkeit halber soll hier jeder Darmabschnitt für sich behandelt werden und vom Schlüpfen der Larve aus dem Ei bis zur Verpuppung verfolgt werden.

Das *Stomodaeum* oder der Vorderarm erstreckt sich von der Mundöffnung bis zum Mesenteron. Dieser Darmabschnitt ist ektodermalen Ursprungs, was sich unter anderem dadurch zeigt, dass seine Oberfläche mit einer mehr oder weniger deutlichen cuticularen Intima bekleidet ist. Bei der Larve von *poligraphus* lassen sich drei deutliche Abschnitte unterscheiden, nämlich Mundhöhle, Pharynx und Oesophagus. Dagegen fehlen der Larve Ingluvies und Proventriculus.

Die Mundhöhle ist die direkte Fortsetzung von Epi- und Hypopharynx, welche bereits besprochen wurden. Die Cuticula ist verhältnismässig kräftig und wenig gefaltet. Die Muscularis ist schwach ausgebildet.

Der Pharynx-Abschnitt ist nach vorne und hinten gut abgegrenzt (Fig. 21). Die cuticulare Intima ist immer noch relativ dick und leicht festzustellen. Sie ist in diesem Abschnitt stark gefaltet. Die Muscularisschicht ist stark entwickelt, vor allem die Längsmuskulatur, die bündelweise zwischen den Intimafalten liegt. Daran schliesst sich aussen eine verhältnismässig dünne Ringmuskelschicht an. Am kennzeichnendsten für diesen Teil des Stomodaeum sind jedoch die ventralen und dorsalen Dilatatormuskeln, welche lateral zu fehlen scheinen. Die dorsalen Muskeln sind an den Mandibelmuskeln angeheftet und die ventralen am ventralen Teil der Kopfkapsel. Sie gehen nicht von der äusseren Ringmuskelschicht aus, sondern durchbrechen diese und die Längsmuskeln und setzen an der cuticularen Intima an.

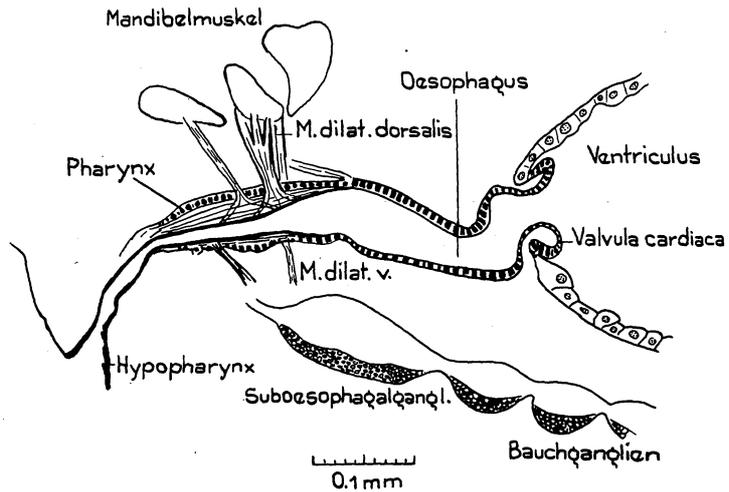


Fig. 21. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil des Verdauungskanal bei einer Larve von *P. poligraphus* im III. Stadium.

Sagittalsnitt genom främre delen av matsmältningkanalen hos en *P. poligraphus*-larv i stadium III.

Der Oesophagus ist vom Pharynx deutlich abgegrenzt. Die Chitinintima ist hier dünner und weniger gefaltet als vorher. Die Längsmuskeln sind schwach ausgebildet, weshalb die Muscularis hauptsächlich aus Ringmuskeln besteht. Der Oesophagus buchtet in das Mesenteron ein, so dass eine schwach ausgebildete Valvula cardiaca entsteht; sie hat genau das von Karawaiew 1899 für *Stegobium paniceum* beschriebene Aussehen. An der Übergangsstelle zum Endothel des Mesenteron ist der Oesophagus deutlich verdickt, und auf mikroskopischen Schnitten färbt sich dieser Teil intensiver als das übrige Gewebe. Dieser Abschnitt ist, wie weiter unten gezeigt wird, ein wichtiges Wachstumszentrum, aus dem sich später der sog. Kaumagen entwickelt.

Der Kaumagen oder Proventriculus ist eigentlich ein typisch imaginales Organ, aber da er schon während des letzten Larvenstadium angelegt wird, soll seine frühere Entwicklung hier behandelt werden. Einige Angaben über seine Anlage finden sich bei Nüsslin 1911. Danach wird der Kaumagen bei den Borkenkäfern während des Puppenstadium oder bei der Larve kurz vor der Verpuppung in dem proventrikelähnlichen hinteren Teil des Vorderarms angelegt. Das Studium mehrerer Schnittserien von *poligraphus*-Larven im dritten Stadium zeigt, dass diese Auffassung nur teilweise richtig ist.

Bevor in dem betreffenden Abschnitt des Oesophagus irgendwelche Veränderungen eintreten, sieht er wie in Fig. 21 abgebildet aus. Wie oben hervorgehoben ist die Wand des Oesophagus beim Übergang in das Mesenteron, d. h. die Valvula cardiaca-Partie, deutlich verdickt. In einem sehr frühen prae-

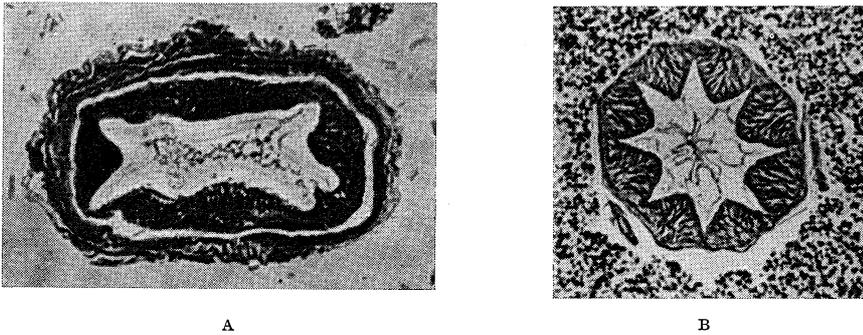


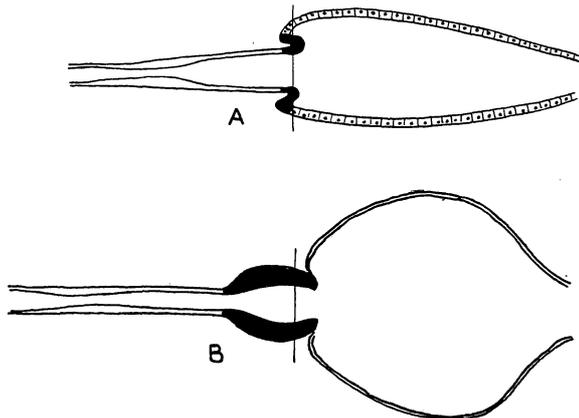
Fig. 22. Mikrophotografie der ersten Anlage des Proventriculus bei einer *poligraphus*-Larve. Die Lage der Schnitte ist aus Fig. 23 ersichtlich. 240-fache Vergrößerung. A: frühes Praepupalstadium, B: spätes Praepupalstadium.

Mikrofotografi visande proventriculus tidigaste anläggning hos en *poligraphus*-larv. Snittens läge framgår av fig. 23. Förstoring 240 X. A: tidigt praepupalstadium, B: sent praepupalstadium.

pupalen Stadium beginnt dieser Abschnitt an Länge und Dicke zuzunehmen und wird aus einem zu Anfang im Querschnitt kreisrund gewesenen zu einem dorsoventral abgeplatteten Gebilde (Fig. 22 a). Die Photographie zeigt einen Schnitt in der Cardia-Region, aussen ist die Ventriculuswand und innerhalb derselben der doppelt gefaltete hintere Teil des Oesophagus zu erkennen. Wie man sieht ist die innere Schicht nicht überall gleich hoch, an bestimmten Stellen ist sie bedeutend dicker, und man kann schon jetzt die Form des werdenden Kaumagens ahnen. In einem etwas späteren praepupalen Stadium haben die Wände weiterhin an Dicke zugenommen und die Anlage ist wieder kreisrund geworden. Die acht Wülste des Proventriculus treten nun deutlich hervor (Fig. 22 b), und kurz vor der Verpuppung werden sie noch deutlicher. In Fig. 23 ist die Proventriculus-anlage im Längsschnitt auf den entsprechenden Stadien dargestellt, die Anlage ist auf den Bildern schwarz markiert. Die Natur der Elemente, die diese

Fig. 23. Schematischer Längsschnitt durch Oesophagus und Ventriculus. Anlage des Proventriculus schwarz. A: Larve im III. Stadium, B: Larve in spätem Praepupalstadium.

Schematisk bild av oesophagus och ventriculus i längdsnitt. Svart anlaget till proventriculus. A: larv i stadium III, B: larv i sent praepupalstadium.



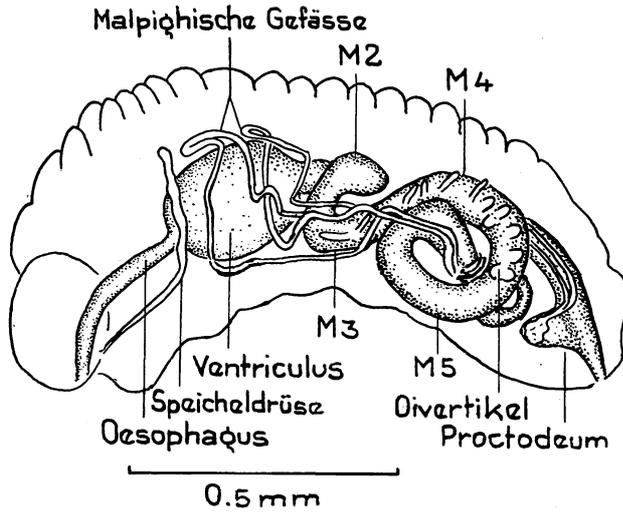


Fig. 24. Graphische Rekonstruktion des Darmsystems bei einer Larve von *P. poligraphus* im II. Stadium.

Grafisk rekonstruktion av tarmsystemet hos en *poligraphus*-larv i stadium II.

Anlage bilden, konnte nicht klargestellt werden. Nach Nüsslin op. c. sollen es Epithelzellen mit deutlichen Kernen sein, was auch eine Photographie in seiner Abhandlung zu zeigen scheint. Bei dem vorliegenden Material konnten in keiner Phase der Entwicklung Kerne in diesem Abschnitt festgestellt werden, ebenso wenig auch andere deutliche Strukturen, so dass die Frage

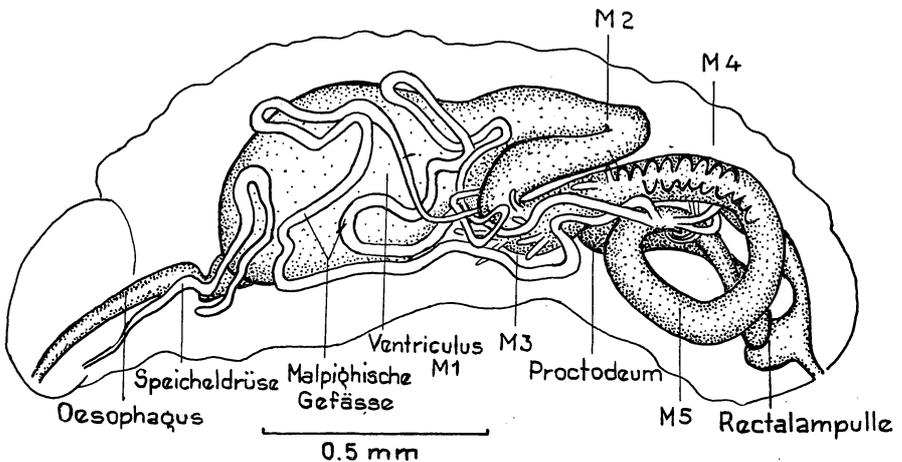


Fig. 25. Graphische Rekonstruktion des Darmsystems bei einer *poligraphus*-Larve im III. Stadium.

Grafisk rekonstruktion av tarmsystemet hos en *poligraphus*-larv i stadium III.

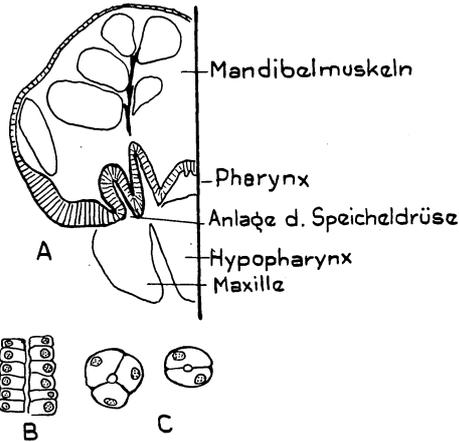


Fig. 26. A: Querschnitt durch den Kopf einer embryonalen Larve von *poligraphus*. B: Längsschnitt durch die Speicheldrüse. C: Querschnitte durch die Speicheldrüse. A: Tvärsnitt genom huvud av en embryonal *poligraphus*-larv. B: Spottkörtel i längdsnitt. C: Dito i tvärsnitt.

nach der Natur der Gewebe bis auf weiteres offen gelassen werden muss. Zusammenfassend kann über die frühe Anlage des Proventriculus gesagt werden, dass er aus dem Valvula cardiaca-Abschnitt des Oesophagus entsteht, der stark in Länge und Dicke zuwächst, und nicht direkt aus dem hinteren Teil des Oesophagus.

Die Speicheldrüsen. — Die Larven haben ein Paar Speicheldrüsen, deren allgemeine Lage und Aussehen aus Fig. 24 und 25 ersichtlich ist. Es handelt sich um einfache tubulöse Drüsen, die im Laufe der Entwicklung stark in die Länge wachsen. In einem frühen Entwicklungsstadium vor dem Schlüpfen der Larven aus dem Ei werden diese als epitheliale Einstülpungen angelegt. Dies ist deutlich auf einem Querschnitt durch den vorderen Teil des Kopfes eines solchen Embryos zu erkennen (Fig. 26). Die Speicheldrüse ist aus einem einschichtigen Zylinderepithel aufgebaut, dessen Zellen einen stets distal gelegenen, relativ grossen Kern haben. Aus den Querschnitten geht hervor (Fig. 26 B, C), dass zwei oder drei Zellen die Wände bilden und dass das Lumen der Drüse interzellulär ist. Die Drüsen münden nicht in das Stomodäum, sondern seitlich des Hypopharynx an der Basis der Maxillenoberseite.

Das Mesenteron oder der Mitteldarm ist der entodermale Abschnitt des Verdauungskanal. Auch dieser Darmabschnitt ist in mehrere gut von einander getrennte Teile unterteilt. Da wie bereits erwähnt eine Homologisierung der einzelnen Darmabschnitte bei verschiedenen Insektengruppen unsicher ist, werden die Teile mit Zahlen bezeichnet; eine Ausnahme davon bildet der vordere, erweiterte Teil des Mitteldarms, der allgemein als Ventriculus oder Magen bezeichnet wird.

Der Ventriculus ist der vordere, erweiterte Teil des Mitteldarms. Dieser geht ohne scharfe Grenze und ohne Andeutung eines Pylorus in den darauf

folgenden Teil über. Seine allgemeine Form geht aus den Figuren 24 und 25 hervor. Es ist schwer, von seinem histologischen Bau eine Beschreibung zu geben, da nach allem zu urteilen seine Wand während der Ontogenie verschiedene Phasen durchläuft. Das gleiche wurde beim Ventriculus von *Tenebrio molitor* beobachtet (Frenzel 1882, Rengel 1897). Um diese verschiedenen Phasen und deren eventuelle Verknüpfung mit beispielsweise Häutungen und Überwinterung klären zu können bedürfte es einer vollständigen Reihe von Serienschnitten an sicher altersbestimmtem Material. Hierzu eignen sich die Borkenkäfer aber denkbar schlecht, da es schwer oder besser gesagt unmöglich ist, gleichaltriges Material zu bekommen, was wiederum mit der langen Eiablagezeit zusammenhängt. Um die verschiedenen Entwicklungsphasen der Magenschleimhaut zu klären, muss man daher Insekten wählen, von denen man ein gleichaltriges Material erhalten kann, und aus diesem Material fixiert man Larven mit ziemlich kurzen zeitlichen Abständen. Da ein solches Verfahren bei Borkenkäferlarven wie gesagt nicht möglich ist, muss ich mich hier darauf beschränken, beobachtete Phasen zu beschreiben, ohne sie in ein Verhältnis zu einander oder zu äusseren Umständen zu stellen.

Die ursprüngliche Form dürfte diejenige sein, welche man bei embryonalen und jungen Larven antrifft. Bei diesen besteht die Schleimhaut aus einem einschichtigen Zylinderepithel mit zentripetal liegenden kugeligen Kernen. Zellen, die man als Generationszellen deuten könnte, sind hier nicht festzustellen. Die Membrana propria ist sehr dünn und schwer zu sehen, ebenso ist auch die Muscularis oder Peritonealschicht (Karawaiew 1899) sehr schwach ausgebildet. Es lassen sich nur vereinzelt liegende Muskelfasern erkennen, die andeutungsweise auf eine innere Ringmuskelschicht und eine äussere Längsmuskelschicht verteilt sind. Dieser Typ der Magenschleimhaut kommt auch bei älteren Larven vor, aber je mehr sich diese dem Praepupalstadium nähern, desto stärker wird die Schleimhaut umgewandelt.

Die sekretorische Tätigkeit in der Schleimhaut geht allem Anschein nach so vor sich, dass der gesamte Zellinhalt mit dem Kern ausgestossen wird (Fig. 27) und kugelige Körper bildet (siehe gleiche Fig.), die im Darmlumen liegen. Vor allem im vorderen Teil des Ventriculus scheint dieser Prozess am intensivsten zu sein. Die freien Zellen findet man nicht oder sehr selten im darauf folgenden Darmabschnitt, weshalb man annehmen darf, dass sie bald zerfallen. Die Mutterzelle wird demnach zerstört und kann ihre Tätigkeit nicht fortsetzen, also eine typisch holokrine Sekretion.

Diese Zellabschnürung kann gelegentlich besonders intensiv werden und dazu führen, dass das ganze Ventriculusendothel sich praktisch auf einmal löst, wodurch das Darmlumen völlig von gelösten Zellen erfüllt wird und von der Darmwand nur noch die Membrana propria und die Muscularis

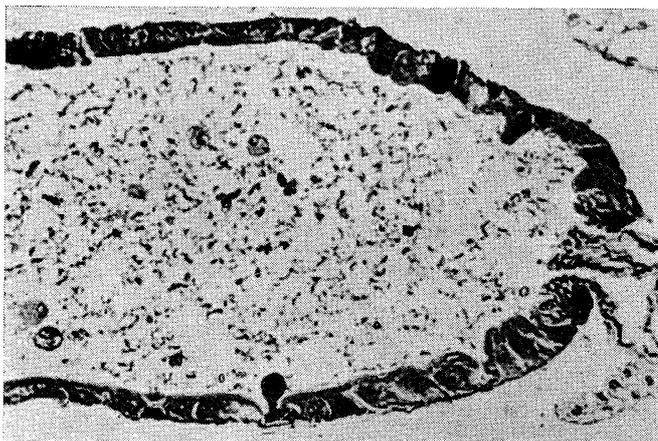


Fig. 27. Sagittalschnitt durch die vordere Hälfte des Ventriculus bei einer Larve von *poligraphus* im II. Stadium; holokrine Sekretion und freie Zellen im Lumen. Mikrophotographie, 230-fache Vergrößerung.

Sagittalsnitt genom främre hälften av ventriculus hos en *poligraphus*-larv i stadium II visande holokrin sekretion och fria celler i lumen. Mikrofotografi, förstoring 230 ×.

übrig bleiben. Dieser Vorgang beginnt damit, dass der Kern aufschwillt und zerfällt, während sich gleichzeitig kleine Vakuolen in der Zelle bilden. Danach rundet sich die Zelle ab und löst sich von der Wand. Alle Grade des Zerfalls der losgelösten Zellen lassen sich im Darmlumen feststellen. Ein solches Loslösen der Zellen beschränkt sich jedoch nicht nur auf den Ventriculus, sondern kommt, wenn auch nicht so intensiv, ebenfalls in den anderen Abschnitten des Mesenteron vor. Ich konnte dieses eigentümliche Bild nur auf einer Schnittserie von einer frisch gehäuteten Larve im III. Stadium beobachten (Fig. 28). Bei anderen frischgehäuteten Larven sah ich dieses Bild nicht, weshalb das Loslösen des Endothels offenbar nichts mit der eigentlichen Häutung zu tun hat.

Bei anderen Larven deuten die Schnittbilder darauf hin, dass eine sehr starke Regeneration des Darmepithels vorkommt. Sie geht von einer sog. Generationskrypta aus, in der eine besonders lebhaft Zellvermehrung stattfindet. Aus der Photographie, Fig. 29, ist ersichtlich, dass diese Zellen einen grossen Teil vom Lumen des Ventriculus ausfüllen können. Die Zellen breiten sich von der Krypta her aus und ersetzen auf diese Weise die alten, verbrauchten Zellen. Eine Anzahl von Schnittserien lässt darauf schliessen, dass die Kryptabildung keine konstante Erscheinung ist, sondern anscheinend sporadisch auftritt. Nur auf einer von gut 20 Serien wurde es beobachtet, auf allen anderen fehlt jegliche Andeutung eines solchen Prozesses.

Der Ventriculus wird allmählich nach hinten zu schmaler und geht ohne Andeutung eines Pylorus in den folgenden Darmabschnitt, hier M 2 genannt,

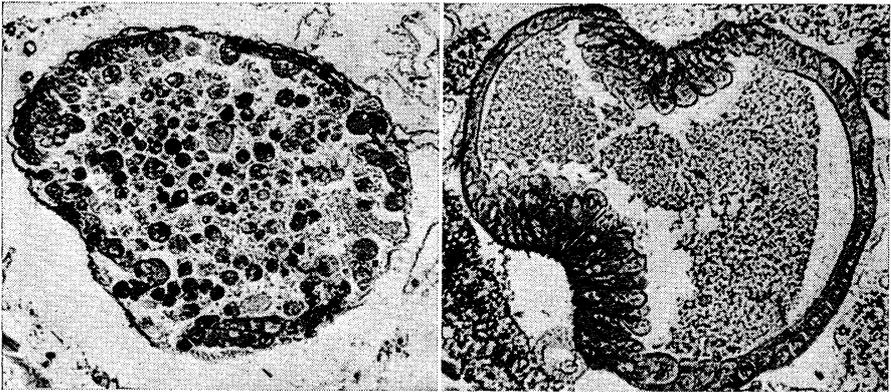


Fig. 28

Fig. 29

Fig. 28. Querschnitt durch den Ventriculus einer frisch gehäuteten Larve im III. Stadium; starke Absonderung von Zellen. Mikrophotographie, 170-fache Vergrößerung.
Tvärsnitt genom ventriculus hos nyömsad larv i stadium III visande kraftig cellavsöndring. Mikrofotografi, förstoring 170 ×.

Fig. 29. Querschnitt durch den hinteren Teil des Ventriculus bei einer Larve von *poligraphus* im III. Stadium; Endothelkrypta mit starker Endothelbildung. Mikrophotographie, 170-fache Vergrößerung.
Tvärsnitt genom bakre delen av ventriculus hos en *poligraphus*-larv i stadium III visande en endothelkrypta med kraftig endothelgeneration. Mikrofotografi, förstoring 170 ×.

über. Das Endothel ist immer noch einschichtig, aber die Zellen sind stärker zylindrisch. Hier und da lassen sich deutliche Generationsherde feststellen, d. h. eine Ansammlung kleiner Zellen unter und zwischen den eigentlichen Endothelzellen. Auch hier ist die Sekretion stark und scheint derart zu erfolgen, dass zuerst die Kerne aufgelöst und dann zusammen mit dem Zellinhalt ausgestossen werden. Membrana propria und Muscularis sind in diesem Darmabschnitt ebenfalls schwach ausgebildet. Nach einem kleinen Stück macht der Darm eine kurze Schlinge nach links und vorne und biegt danach wieder nach hinten um (siehe Fig. 24 und 25). Nach dieser zweiten Biegung beginnt der Abschnitt M 3, der durch eine Anzahl Drüsenschläuche (Nüsslin 1912, „Blindschläuche“ Sedlaczek 1902), die hier einmünden, charakterisiert ist. Ihre Anzahl variiert etwas, beträgt jedoch im allgemeinen 8. Da diesbezüglich andere Borkenkäferlarven nicht untersucht sind, kann jetzt kein Vergleich mit anderen Arten angestellt werden, doch wird bei der unten folgenden Behandlung der entsprechenden Verhältnisse bei den Imagines ein solcher Vergleich angestellt werden. Eine Larve kurz vor dem Schlüpfen aus dem Ei hat bereits diese Schläuche, aber der zugehörige sowie der folgende Darmabschnitt mit dort vorkommenden Divertikeln sind sehr kurz, weshalb die Schläuche und Divertikel, die auf diesem frühen Stadium gleich aussehen, sehr dicht zusammen sitzen. Bei einer frischgeschlüpfen Larve sind dagegen die Darmabschnitte wie auch die Schläuche stark gewachsen. Ihre Anzahl

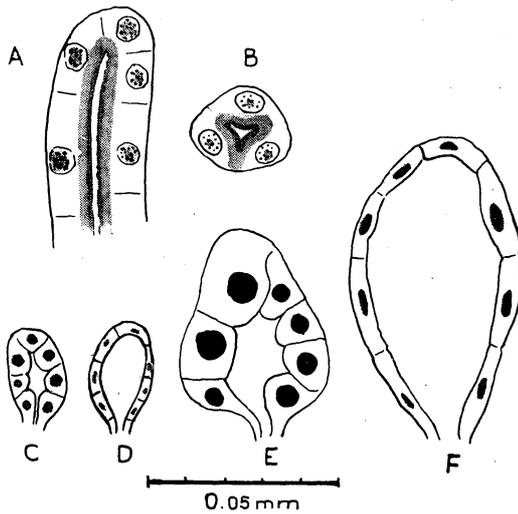


Fig. 30. *P. poligraphus*, Larve. A: Längsschnitt durch Drüsenschlauch, B: Querschnitt durch Drüsenschlauch, C: leerer Divertikel einer frisch geschlüpften Larve, D: gefüllter Divertikel derselben Larve, E: leerer Divertikel einer Larve im III. Stadium, F: gefüllter Divertikel derselben Larve.

P. poligraphus-larv. A: längssnitt av körtelrör, B: tvärsnitt av detsamma, C: tom divertikel från nykläckt larv, D: fylld divertikel från samma larv, E: tom divertikel från larv i stadium III, F: fylld divertikel från samma larv.

beträgt auf diesem jungen Stadium nur vier. Danach nimmt die Anzahl zu, bis es acht bei der ausgewachsenen Larve sind.

Die Darmwand dieses Abschnittes hat das gleiche Aussehen wie weiter vorn. Die Drüsenschläuche sind aus flachen Zellen mit verhältnismässig grossen Kernen aufgebaut. Das Lumen der Schläuche ist zwar deutlich, aber sehr klein, was stark durch die begrenzenden dicken Wände bedingt ist (Fig. 30 A, B). Es ist schwer zu entscheiden, ob die dicken Wände nur eine zentripetale Verdickung des Zellprotoplasma sind oder ein Produkt der Tätigkeit der Zellen.

Der nächste Darmabschnitt M₄ (Fig. 24 und 25) ist durch eigentümlich ausgebildete Divertikel gekennzeichnet. Bei einer ausgewachsenen Larve sind es etwa 40 Stück. Die Schleimhaut ist im grossen Ganzen wie vorher gebaut, doch sind die Zellen stärker zylindrisch und die Kerne liegen mehr zentral orientiert. Auf der Oberseite der Zellen beginnt sich ein Stäbchensaum zu zeigen, der früheren Abschnitten fehlte. Das Typische für diesen Darmabschnitt sind aber die Divertikel. Auf einem späten Embryonalstadium sind sie birnenförmig und völlig massiv, aber sowie die Larven schlüpfen und zu fressen beginnen, bekommen sie ein verhältnismässig grosses Lumen. Sie sind jedoch selbst beim selben Exemplar sehr unterschiedlich von einander. Entweder sind sie kleiner mit dicken Zellwänden, runden Kernen und kleinem

Lumen oder auch grösser mit dünnen Wänden, flachen Zellen und grossem Lumen (Fig. 30 C—F und Fig. 31). Alle Übergänge zwischen diesen Extremen kommen vor. Eine solche Variation lässt sich bei allen Larven von frischgeschlüpften bis zu ausgewachsenen feststellen. Das anatomische Bild lässt darauf schliessen, dass diese Drüsen ihr Sekret nicht kontinuierlich an den Darm abgeben, sondern dass es sich in den Divertikeln ansammelt, so dass jene ausgedehnt werden; ob dann der ganze Inhalt auf einmal oder sukzessiv entleert wird, war nicht festzustellen. Es ist jedoch deutlich, dass jeder Divertikel sozusagen selbständig im Verhältnis zu den übrigen arbeitet, da wie bereits erwähnt alle Grade der Dehnung bei einem Individuum vorkommen. In diesem Zusammenhang kann ein Vergleich mit der Larve von *Ips typographus* von einem gewissen Interesse sein. Hier sind die Divertikel erstens wesentlich zahlreicher und zweitens münden sie mit einer weiten Öffnung in den Darm. Ausserdem sind sie stets mit Sekret gefüllt, das sich mit Eisenalaunhämatoxylin intensiv schwarz färbt. Bei *poligraphus* erscheinen die Divertikel immer leer, da man nie eine solche Farbreaktion erhält.

Der nächste Mitteldarmabschnitt M 5 (Fig. 24, 25 und 31) beginnt, wo die Divertikel aufhören, und erstreckt sich bis zu den Malpighischen Gefässen, bei denen das Proctodeum anfängt. Er ist eine halbkreisförmige Darmschlinge, die in ventro-rostraler Richtung verläuft. Der Grund dafür, dass dieser Teil als besonderer Abschnitt behandelt wird, ist der Bau der Darmschleimhaut, der hier wesentlich von den vorhergehenden Abschnitten abweicht. Die gegen das Darmlumen gerichtete Fläche der Zellen ist hier mit einem sehr deutlichen und starken Stäbchensaum versehen und die Zellen sind stark vakuolisiert. In jeder Zelle entsteht eine sehr grosse Vakuole, die fast die ganze Zelle erfüllt, und dadurch wird der Kern in eine Ecke der Zelle gepresst. Die Vakuolen wandern gegen die Oberfläche der Zellen, wo sie platzen und ihren Inhalt in das Darmlumen ergiessen, also im Gegensatz zu der früher besprochenen eine typisch merokrine Sekretion (Fig. 31).

Das Proctodeum oder der Enddarm ist bei dieser Art sehr lang (Fig. 24 und 25). Zuerst verläuft er in caudaler Richtung, wendet sich danach scharf nach rechts und vorne, biegt sich anschliessend nach oben und hinten und mündet schliesslich durch den Anus am Hinterende der Larve aus. In seinem caudalen Teil befindet sich eine sackähnliche Erweiterung, im Anschluss an welche vier der Malpighischen Gefässe ein Knäuel bilden (mehr darüber siehe weiter unten). An der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm ist eine deutliche Valvula rectalis (Fig. 31) in Form einer Falte, die in das Darmlumen hineinreicht. Ausserdem münden am Anfang des Enddarmes die Malpighischen Gefässe ein. Es sind sechs an der Zahl, von denen vier gemeinsam auf einer Papille münden und die beiden anderen auf einer zweiten,

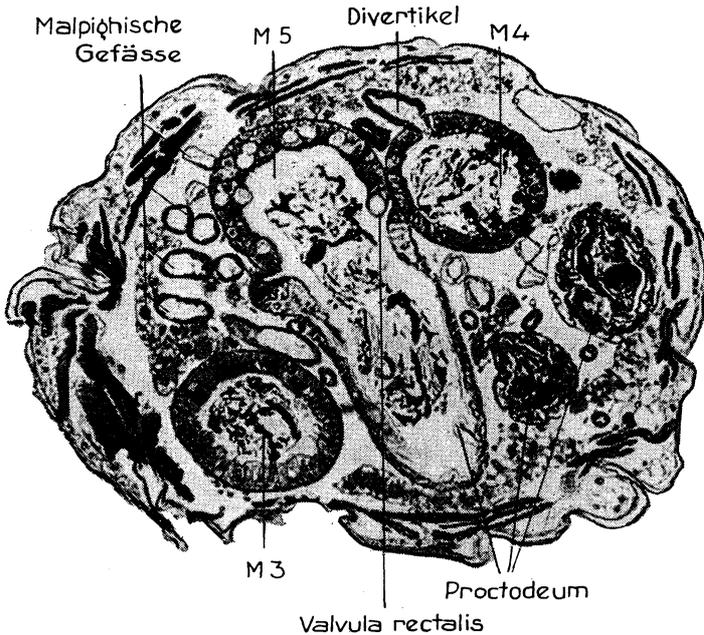


Fig. 31. Querschnitt durch den hinteren Teil einer Larve von *poligraphus* im III. Stadium. Mikrophotographie, 125-fache Vergrößerung.

Tvårsnitt genom bakre delen av en *poligraphus*-larv i stadium III. Mikrofotografi, förstoring 125 ×.

deutlich von der ersten getrennten Papille. Diese Gefäße werden weiter unten eingehender behandelt werden.

Die Wand des Proctodeum weicht in ihrem Bau markant von den früher besprochenen Darmabschnitten ab. Das Endothel besteht aus flachen Zellen mit kleinem Kern, dagegen ist die Muscularis, vor allem die Ringmuskelschicht, stark entwickelt. Dies gilt für den ersten Teil. Im Gebiet der ersten Biegung des Enddarms bilden die Endothelzellen sechs eigenartige, faltenartige Auswüchse, die bei leerem Darm das Lumen ganz erfüllen (Fig. 32).

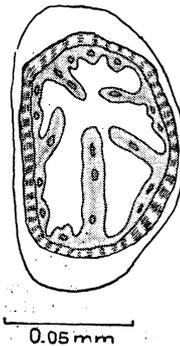


Fig. 32. Querschnitt durch das Proctodeum einer Larve von *poligraphus* im III. Stadium mit den endothelialen Faltenbildungen.

Tvårsnitt genom proctodeum av en *poligraphus*-larv i stadium III. visande endotheliala veckbildningar.

Solche Faltenbildungen sind von Borkenkäfern durch die Untersuchungen von Marcus 1930 bekannt. Er fand sie z. B. bei *Xyleborus monographus*, *Blastophagus pini-perda* und *Hylastes cunicularius*. Im rostral gerichteten Teil des Enddarms kommen ähnliche Gebilde vor, aber sie sind dort nicht so stark entwickelt und die Muscularis ist nicht auffallend kräftig. Im hinteren Teil des Enddarms nach der letzten Biegung ändert sich das Bild erneut. Die Endothelzellen sind hier mit einer deutlichen, dicken Cuticula bekleidet. Die Zellen sind flach und die Faltenbildung ist schwach. Die Muscularis ist sehr stark entwickelt, vor allem die Ringmuskeln. Die aussen herum liegenden Längsmuskeln bekleiden die Ringmuskeln nur als dünne Schicht, aber nach der Anälöffnung zu nimmt die Ringmuskelschicht sukzessiv an Dicke ab und die Längsmuskelschicht wird entsprechend dicker. Letztere liegt hier schön in sechs Bündeln geordnet, zwischen denen die Malpighischen Gefässe verlaufen. Aussen auf der Muskelschicht und den sechs Gefässen liegt eine dünne, aber deutliche Haut oder Membran, über deren Natur im Einzelnen keine Klarheit gewonnen werden konnte. Näheres hierüber bei der Behandlung der Malpighischen Gefässe. In der Nähe des oben erwähnten Rectalsackes ist die Muskelschicht schwach entwickelt. Am Anus befindet sich ein kräftiger Sphincter.

Als Abschluss der Behandlung des Verdauungskanales sollen einige Zahlen über die Länge der verschiedenen Darmabschnitte bei den drei Larvenstadien angegeben werden. Die Zahlen sind in der untenstehenden Tabelle aufgeführt. Es muss hier jedoch bemerkt werden, dass anscheinend die Länge des Darms am Anfang und am Ende des gleichen Stadium nicht dieselbe ist, aber

Tabelle 8. Länge der verschiedenen Darmabschnitte in mm und ihre Verhältnisse zu einander bei den drei Larvenstadien und der Imago.

De olika tarmpartiernas längd i mm och inbördes förhållande hos de tre larvstadierna samt hos imagon.

	Larvenstadium			Imago Imago
	Larvstadium			
	I	II	III	
Vorderdarm.....	0,23	0,35	0,57	1,40
Framtarm				
Mitteldarm.....	1,23	1,65	2,80	2,52
Mellantarm				
Enddarm.....	0,62	0,95	1,82	2,10
Ändtarm				
Gesamtlänge des Darms.....	2,08	2,95	5,19	6,06
Total tarmlängd				
Länge der Larve bezw. Imago.....	0,99	1,26	1,96	2,45
Larvens resp. imagens längd				
Darmlänge/Körperlänge.....	2,1/1	2,3/1	2,6/1	2,5/1
Tarmlängd/kroppslängd				
Vorder- und Mitteldarm/Enddarm.....	2,4/1	2,2/1	1,9/1	1,9/1
Fram- och mellantarm/ändtarm				

die angegebenen Zahlen dürften doch ein ungefähres Bild der Längen und ihrer Verhältnisse zu einander geben können.

Aus der Tabelle geht hervor, dass die Gesamtlänge des Darms im Vergleich zur Körperlänge mit fortschreitendem Wachstum der Larven zunimmt. Ein Vergleich zwischen der Länge des Vorder- und Mitteldarms und der des Enddarms zeigt, dass der letztere bei jüngeren Larven verhältnismässig kurz ist und bei älteren länger wird. Ein Vergleich der Verhältnisse bei der Larve und bei der Imago findet sich auf Seite 71.

2. Malpighische Gefässe

Die Malpighischen Gefässe von Borkenkäfern wurden von Lindemann 1876, Sedladczek 1902, Nüsslin 1912 und Marcus 1930 untersucht und beschrieben. In den meisten Fällen wurden lediglich die Verhältnisse bei den Imagines behandelt. Nüsslin hat jedoch auch einige Beobachtungen an Larven mitgeteilt, u. a. auch an *P. poligraphus*, und bezüglich dieser Art festgestellt, dass keine wesentlichen Unterschiede in den Verhältnissen bei der Larve und bei der Imago vorliegen dürften. Auch Marcus op. c. hat einige Larven untersucht, nämlich *Blastophagus pini-perda* und *Hylastes cunicularius*. Die verschiedenen Autoren haben jedoch unterschiedliche Auffassungen über den Verlauf dieser Gefässe und ihr Verhältnis zum Enddarm, und man vermerkt eine gewisse Unsicherheit in den einzelnen Abhandlungen bezüglich der Beobachtungen und Schlussfolgerungen. Eine Erklärung dafür dürfte sein, dass diese Gefässe entweder nur mittels Dissektion studiert wurden, was auf recht grosse Schwierigkeiten stossen dürfte, da sie sich zwischen den verschiedenen Darmabschnitten winden und deswegen schwer zu verfolgen sind, oder aber auch wurden nur einzelne mikroskopische Schnitte untersucht, was zu falschen Schlussfolgerungen führte. Bei der vorliegenden Untersuchung standen eine Anzahl vollständige Schnittserien zur Verfügung, und die einzelnen Gefässe konnten von Schnitt zu Schnitt verfolgt und rekonstruiert werden. Die so erhaltenen Resultate können daher als sicher angesehen werden, wenn auch die Rekonstruktionsarbeit auf gewisse Schwierigkeiten stiess, weil die Gefässe sich oft um einander winden und schwer zu verfolgen sein können.

Alle, die dies Organsystem bearbeitet haben, waren sich in einem Punkte einig, nämlich dass die Anzahl der Gefässe sechs ist. Sie gehen vom Übergang zwischen Mesenteron und Proctodeum aus und werden heute allgemein als ektodermal angesehen (siehe z. B. Johannsen und Butt 1941).

Bei der Mehrzahl der Borkenkäfer sind diese sechs Gefässe an ihrem Ausgangspunkt vom Enddarm mehr oder weniger deutlich in zwei Gruppen zu vier bzw. zwei Gefässen aufgeteilt. Nach Nüsslin op. c. ist dies sehr deutlich bei *Cryphalus*, *Hypoborus*, *Carphoborus*, *Taphrorychus* und *Crypturgus*.

Dagegen soll eine solche Aufteilung bei *Ips*, *Polygraphus* und *Dryocoetes* nicht vorkommen. Das trifft aber zumindest für *P. poligraphus* nicht zu, bei dem sich eine sehr deutliche Aufteilung in zwei Gruppen feststellen lässt. In der einen Gruppe münden gemeinsam auf einer Papille vier grössere Gefässe, und auf einer deutlich von der ersteren getrennten zweiten Papille münden zwei kleinere Gefässe. Diese Aufteilung in zwei Gruppen ist bei Käfern keine Seltenheit, sondern ist von verschiedenen anderen Familien beschrieben (siehe z. B. Holmgren 1902). Auch bei der Larve von *Ips typographus* konnte ich feststellen, dass die sechs Malpighischen Gefässe in zwei Gruppen aufgeteilt sind.

Bezüglich des Verlaufes der Gefässe im Körper und vor allem deren Verhältnis zum Enddarm herrschten jedoch unterschiedliche Auffassungen. Nach Sedladczek 1902 „treten in der letzten Biegung des Krummdarmes zwei von den malpighischen Gefässen an denselben heran und bohren sich in die Muscularis ein, welche eine Duplicatur bildet. Vor dem verjüngten letzten Teil (des Darmes) wenden sich die malpighischen Gefässe wieder um, laufen in der Duplicatur zurück, verlassen an der Einbohrstelle dieselbe wieder und treten dann frei in den Leibesraum“. Nach Sedladczeks Auffassung sollten sie dann wie die übrigen vier Gefässe frei im Körper enden. Dies soll für sämtliche von ihm untersuchte Arten zutreffen. Nach Nüsslin 1912 „verlaufen die malpighischen Gefässe der Borkerkäfer teilweise nach vorn, teilweise nach hinten, ihre Richtung vielfach umkehrend; meist legen sich vier, teilweise auch 6 dem hinteren Enddarm an, wobei sie unter eine Hülle dieses Darmteils, unter welcher auch Tracheen und Muskel verlaufen, treten.“

Marcus 1930 fand nur bei der Imago von *Ips typographus* Verhältnisse, die mit den von Sedladczek beschriebenen übereinstimmen könnten. In der Wand des Enddarms wurden auf Schnitten 4 oder 5 Gefässe festgestellt; im letzteren Falle nahm er an, dass ein Gefäss auf Grund von Windungen zweimal getroffen wurde. Diese Beobachtungen könnten nach Marcus Sedladczeks Auffassung bekräftigen, dass nur zwei Gefässe in die Darmwand eindringen und dass diese sich umwenden und den Darm wieder verlassen. Auf Grund der Verhältnisse bei anderen Käfern hält er dies aber für weniger wahrscheinlich, sondern misst der Auffassung, dass zwei Gefässe auf Grund von Verwachsungen oder Reduktionserscheinungen nicht in den Darm eindringen, die grösste Wahrscheinlichkeit bei. Bei *typographus* liegen die vier (evtl. fünf) Gefässe auf der Unterseite des Darmes konzentriert. Bei anderen von Marcus untersuchten Borkenkäfern (auch Larven), z. B. *Xyleborus monographus*, *Blastophagus piniperda* und *Hylastes cunicularius* lagen andere Verhältnisse vor. Bei diesen fand er sechs Gefässe um den Enddarm, und er nennt das den „radialen Verwachsungstyp“. Sämtliche Gefässe sollen hier also um den Enddarm liegen und zwischen den Längsmuskelbündeln ver-

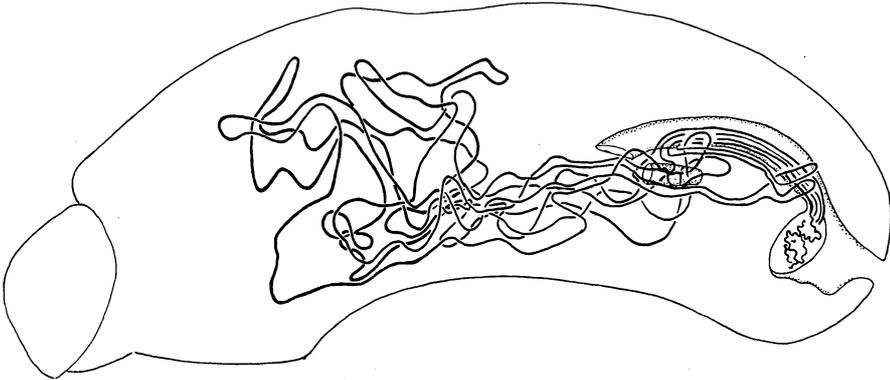


Fig. 33. Übersichtsbild über den Verlauf der vier langen Malpighischen Gefäße im Körper einer Larve von *poligraphus*. Graphische Rekonstruktion.

Översiktsbild av de fyra malpighiska kärlens utbredning i kroppen hos en *poligraphus*-larv. Grafisk rekonstruktion.

laufen. Ich habe noch keine Gelegenheit gehabt, eine *typographus*-Imago zu untersuchen, konnte aber bei Larven eine typisch radiale Verteilung der sechs Gefäße um den Enddarm feststellen.

Dank der Tatsache, dass vom gesamten Verlauf aller sechs Gefäße graphische Rekonstruktionen angefertigt werden konnten, bekräftigen die bei *P. poligraphus* gefundenen Verhältnisse Marcus Auffassung über den radialen Verwachsungstyp. Die Verhältnisse bei *Ips typographus* sollen in einem späteren Aufsatz behandelt werden.

Um auf die Verhältnisse bei *poligraphus* zurückzukommen, so entspricht der deutlichen Aufteilung der Gefäße in zwei Gruppen zu vier bzw. zwei Gefäßen ein wesentlicher Unterschied bezüglich deren Länge, Verlaufes und histologischen Baues.

Ein schematisches Bild über den allgemeinen Verlauf der vier langen Gefäße ist in Fig. 33 wiedergegeben. Ein genaues Bild von einem dieser Gefäße und von dem Verlauf der zwei kleinen Gefäße geben die Figuren 34 und 35 (auf letzterer nur die beiden kleinen Gefäße). Auf den Figuren wurden die Gefäße willkürlich von 1—6 nummeriert; 1—4 sind die grossen und 5—6 die kleinen Gefäße. Von diesen Gefäßen verlaufen Nr. 1 und 2 auf der linken Seite des Körpers nach vorne, Nr. 3 und 4 verlaufen zuerst nach hinten, wenden aber dann nach vorne um und breiten sich auf der rechten Seite aus. Nachdem sie sich hauptsächlich in der Höhe des Ventriculus vor- und rückwärts gewunden haben, biegen sie wieder nach hinten um und schliessen sich bei der letzten Biegung des Proctodeum dem Enddarm an, um in einer sackartigen Ausbuchtung des Proctodeum, der Rectaltasche, zu enden. Das kurze Gefäss Nr. 5 macht zuerst eine kurze Windung nach hinten und tritt dann nach vorne an die oben erwähnte Rectalbiegung heran,

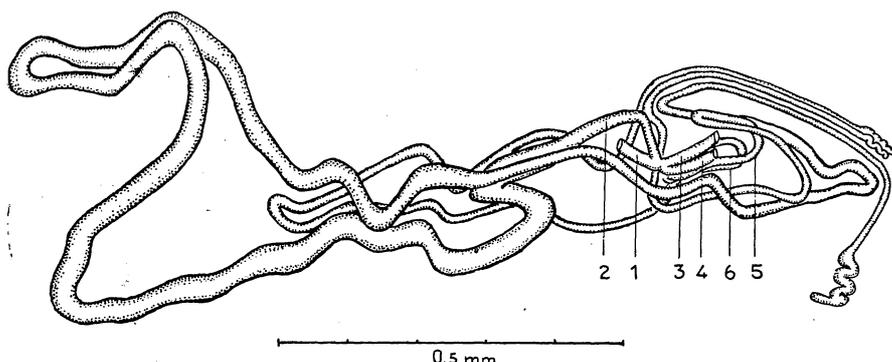


Fig. 34. Graphische Rekonstruktion von einem der langen (Nr. 2) und den beiden kurzen (Nr. 5 und 6) Malpighischen Gefässen bei einer Larve von *P. poligraphus*. Grafisk rekonstruktion av ett av de längre malpighiska kärlen (nr 2) samt de två kortare (nr 5 och 6) hos en *poligraphus*-larv.

wo es sich wie die langen Gefässe dem Enddarm anschliesst. Dieses Gefäss wie auch Nr. 6 endet jedoch nicht in der sackartigen Tasche wie die Gefässe 1—4, sondern hat sein Ende schon vor dieser (siehe Fig. 34). Gefäss Nr. 6 schliesslich wendet nach einer kurzen rückwärtigen Windung nach vorn und verläuft hauptsächlich auf der Ventralseite des Darmes. Auch dies Gefäss schliesst sich bei der Rectalbiegung dem Darm an und endet in gleicher Höhe mit Gefäss 5. Längs des Enddarms verlaufen die Gefässe radial vorwiegend in den Falten zwischen den Längsmuskelbündeln. Die beiden kurzen Gefässe liegen latero-dorsal, die vier langen lateral und latero-ventral. Gegen das Ende des Enddarms, hinter dem Ende der Gefässe 5 und 6, sammeln sich

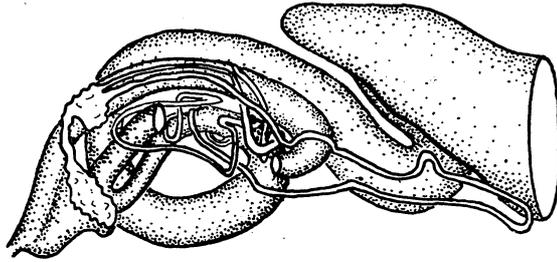
Tabelle 9. Zusammenfassung über die Abschnitte der hauptsächlich Ausbreitung etc. der Malpighischen Gefässe.

Sammanfattning av de malpighiska kärlens utbredningsområden m. m.

Gefäss Nr. Kärl nr	Körperseite Sida av kroppen	Abschnitt der hauptsächlich Ausbreitung Huvudutbredningsområde	Länge in mm Längd i mm	Lumen Lumen
1	Links Vänster	Vorderer Teil des Ventriculus Främre delen av ventriculus	4,13	Gross Stor
2	Links Vänster	Hinterer Teil des Ventriculus Bakre delen av ventriculus	3,71	Gross Stor
3	Rechts Höger	Vorderer Teil des Ventriculus Främre delen av ventriculus	4,00	Gross Stor
4	Rechts Höger	Hinterer Teil des Ventriculus Bakre delen av ventriculus	4,06	Gross Stor
5	Medio-ventra Medio-ventralt	Hinterer Teil des Mitteldarms Bakre delen av mellantarmen	1,26	Klein Liten
6	Medio-ventral Medio-ventralt	Vorderer Teil des Mitteldarms Främre delen av mellantarmen	1,92	Klein Liten

Fig. 35. Verhältnis der beiden kurzen Malpighischen Gefäße zum Darm bei einer *poligraphus*-Larve; graphische Rekonstruktion.

Grafisk rekonstruktion av de två kortare malpighiska kärlens förhållande till tarmen hos *poligraphus*-larven.



jedoch die vier langen Gefäße auf der Ventralseite des Darms und treten gemeinsam in die oben erwähnte Tasche ein.

Eine Zusammenfassung über die Abschnitte der hauptsächlichlichen Ausbreitung, Länge etc. der Gefäße ist in der Tabelle 9 wiedergegeben.

Aus der Zusammenstellung geht u. a. hervor, dass die Gefäße 1—4 wesentlich länger als die Gefäße 4 und 5 sind, ihre mittlere Länge ist 3,98 mm gegenüber 1,59 mm.

Nach Sedlaczek sollen die Malpighischen Gefäße die Darmwand durchbohren, und nach Marcus sollen sie zwischen Tunica propria und dem Epithel bzw. der Muskulatur verlaufen. Nun ist aber die Frage, was Marcus mit Tunica propria meint. Nach der üblichen histologischen Nomenklatur ist Tunica propria eine Bezeichnung für die ausserhalb der Membrana mucosa liegenden Schicht, die aus Muskeln, Bindegewebe, Blutgefäßen und anderem besteht. Ihr liegt aussen das Peritoneum als eine dünne Haut auf. Nach Marcus Bildern gewinnt man den Eindruck, als ob er möglicherweise die Membrana propria mit dem Peritoneum verwechselt hätte.

Meine Untersuchungen an *poligraphus* zeigen mit aller Klarheit, dass die Malpighischen Gefäße die Darmwand nicht durchbohren, jedenfalls nicht so, wie Sedlaczek sich gedacht hatte, und dass die dünne Membran, die ausserhalb der Gefäße liegt, mit aller Wahrscheinlichkeit auch nicht das Peritoneum sein kann. Überhaupt ist das Verhältnis der Malpighischen Gefäße zum Proctodeum und dem Rectalsack sehr kompliziert und bei weitem nicht so einfach, wie sich frühere Autoren gedacht hatten. Leider bin ich selbst zur Zeit auch nicht im Stande, eine vollkommen befriedigende Beschreibung abzugeben, da mir gewisse Eistadien fehlen. Es hat sich nämlich als erforderlich herausgestellt, in allen Einzelheiten die früheste Embryologie der Gefäße, des Proctodeum und der Membran zu klären, um die Verhältnisse bei der geschlüpften Larve deuten zu können. Auf Fig. 36 habe ich schematisch den hinteren Teil des Proctodeum mit den Malpighischen Gefäßen und der Membran wiedergegeben. Daraus geht hervor, dass die letztere gewissermassen einen Beutel um die Gefäße bildet und dass diese mit der Membran durch die Darmwand in den vorderen oberen Teil der Rectaltasche ein-

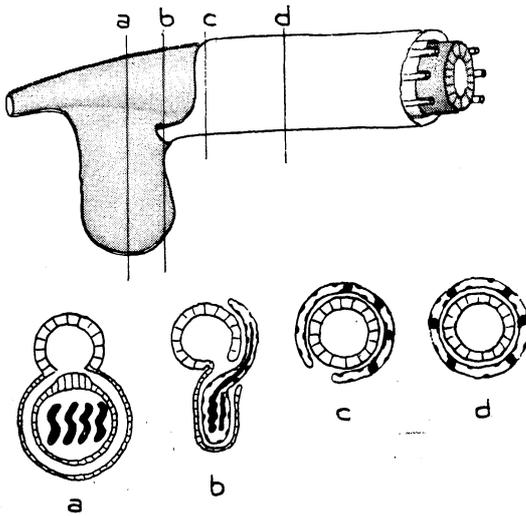


Fig. 36. Schematische Darstellung des hinteren Abschnittes des Enddarms und des Verhältnisses der Malpighischen Gefässe zu diesem bei einer Larve von *poligraphus*.

Schematisk bild av bakredelen av ändtarmen och malpighiska kärrens förhållande till denna hos en *poligraphus*-larv.

dringen. Die Rectaltasche, die eine sackförmige Erweiterung des Proctodeum ist, wird ganz von den hier in Schlingen liegenden distalen Teilen der vier langen Gefässe ausgefüllt, welche auch jetzt von der Membran umgeben sind. Die Querschnittsbilder auf Fig. 36 zeigen die Verhältnisse bei einer frischgeschlüpften Larve. Woher embryologisch gesehen diese Membran kommt und wie sie daher aufzufassen ist, konnte im Einzelnen noch nicht geklärt werden. Es besteht die Möglichkeit, dass sie von dem sog. Dorsalorgan früher embryologischer Stadien her stammt, aber ich hoffe, in einem späteren Aufsatz auf diese Frage zurückkommen zu können.

Wie bereits erwähnt ist die Histologie der langen bzw. kurzen Gefässe verschieden. Vor allem in den langen Gefässen lassen sich mehrere verschiedene Abschnitte unterscheiden. Alle Gefässe sind jedoch aus zwei Schichten aufgebaut, einer äusseren, sehr dünnen Peritonealhaut mit spärlich vorkommenden Zellkernen und einer starken, sezernierenden Epithelschicht mit grossen Zellen und verhältnismässig grossen Zellkernen. Der Umfang des Schlauches wird aus zwei bis drei Zellen gebildet. Eine innere Chitinschicht mit Stäbchensaum, wie sie Holmgren 1902 bei *Apion* beschrieben hat, konnte jedoch nicht beobachtet werden. Die Wände der grossen Gefässe färben sich ein kurzes Stück, nachdem sie den Darm verlassen haben (etwa 0,15 mm), intensiv an. Die Gefässe sind dick und das Lumen ist sehr klein, die Zellkerne sind rund und enthalten zahlreiche Körner. Danach ändern die Gefässe plötzlich ihr Aussehen, sie werden wesentlich grösser, die Zellwände sind relativ dünner und färben sich sehr schwach. Die Zellkerne sind immer noch rund und buchten im allgemeinen in das Lumen aus. Dies

Aussehen behalten die grossen Gefässe bei, bis sie sich an das Proctodeum anschliessen. Im Zusammenhang damit wird ihr Durchmesser wesentlich kleiner, die Gefässwände werden sehr dünn und die Kerne klein und flach, während das Lumen noch relativ gross ist. Längs des gesamten hinteren Teils dieses Darmabschnittes verlaufen sie gerade zwischen den längslaufenden Muskelbündeln. Beim hinteren Teil des Enddarmes sammeln sich alle vier langen Gefässe auf der Ventralseite des Darmes und treten danach in den oben beschriebenen Sack ein. Mit dem Eintritt in diesen werden die Gefässe bedeutend grober und liegen in einer Vielfalt von Falten und Schlingen, was auf der Figur 34 angedeutet ist. Diese gefalteten distalen Teile der Gefässe zeigen von Individuum zu Individuum ein ganz verschiedenes Bild. Entweder können die Zellwände sehr dünn und die Lumina infolgedessen gross sein oder auch können die Zellen stark angeschwollen sein und Lumina ganz fehlen. Im letzteren Fall werden sie durch Azan intensiv rot gefärbt. Dieses Wechseln zwischen leeren und angeschwollenen Zellen lässt sich während der ganzen Larvenzeit beobachten. Es ist deutlich, dass dieses histologische Bild einen Rhythmus im Stoffwechsel widerspiegelt, aber eine nähere Analyse hiervon fällt ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit.

Die kleinen Gefässe zeigen mit Ausnahme des distalen Teils in ihrem ganzen Verlauf ein einheitliches Bild. Die Zellen, die die Wände der Gefässe bilden, sind verhältnismässig gross und werden beispielsweise von Azan stark gefärbt. Die Kerne sind ebenfalls verhältnismässig gross und im allgemeinen etwas abgeflacht. Das Lumen dieser Gefässe ist sehr klein. Damit, dass die Gefässe sich dem Enddarm anschliessen, werden sie noch schmaler, aber die Wände sind immer noch relativ dick und färben sich wie vorher stark. Dadurch lassen sie sich auch hier leicht von den grossen Gefässen (1—4) unterscheiden. Wie früher betont wandern die kurzen Gefässe nicht in die taschenförmige Ausbuchtung am Ende des Enddarms ein, sondern hören vor dieser auf. In ihrem distalen Teil zeigen diese Gefässe das gleiche Bild wie die grossen, d. h. der Durchmesser nimmt zu und sie legen sich in Falten und Schlingen. Auch die gleiche Periodizität in der Grösse der Zellen, wie sie vorher für die grossen Gefässe beschrieben wurde, lässt sich hier beobachten.

Aus der vorstehenden Beschreibung geht hervor, dass bei *poligraphus* zwei Typen von Malpighischen Gefässen vorkommen, die sich in Länge, Verlauf und histologischem Bau von einander unterscheiden. Eine solche Differenzierung der Gefässe in vier „normale“ und zwei mehr oder weniger abgewandelte ist von Käfern bekannt und beispielsweise von Holmgren 1902 für den Curculioniden *Apion flavipes* beschrieben, bei dem die Differenzierung jedoch wesentlich stärker ist als hier im Falle von *poligraphus*. Ob dieser Differenzierung der Gefässe auch verschiedene physiologische Aufgaben entsprechen,

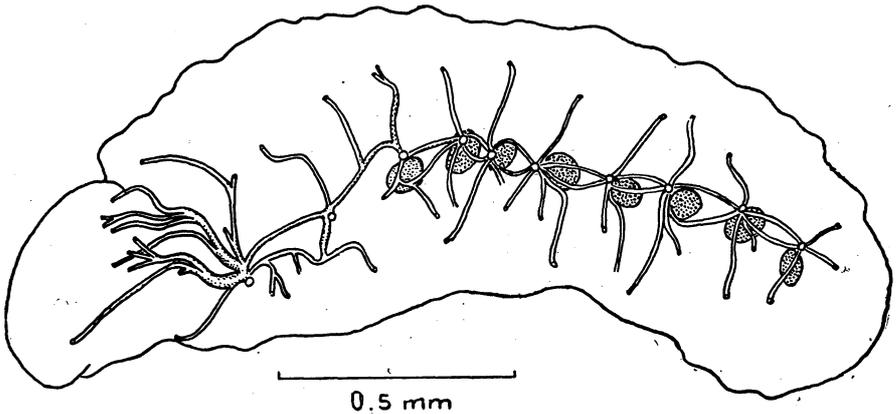


Fig. 37. Graphische Rekonstruktion des Tracheensystems und der Oenocyten bei einer Larve von *P. poligraphus* im III. Stadium.

Grafisk rekonstruktion av trachésystemet och oenocyterna hos en *poligraphus*-larv i stadium III.

vermag ich nicht zu beurteilen, aber es dürfte nicht unmöglich sein, diese Frage auf physiologischem Wege zu beantworten.

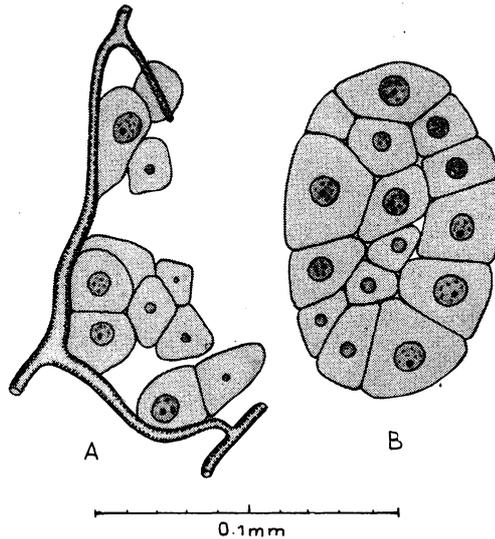
3. Tracheensystem

Das Tracheensystem von Borkenkäferlarven ist meines Wissens nicht untersucht. Die Lage und Anzahl der Stigmen sowie der Verlauf der grösseren Tracheenstämmen geht aus Fig. 37 hervor. Stigmen kommen demnach auf dem Prothorakalsegment und auf den Abdominalsegmenten ausser dem letzten vor, zusammen 9 auf jeder Seite. Dies stimmt ganz mit dem Peripneustiertyp a von Weber 1933 nach de Gryse überein.

Vom Thorakalstigma gehen drei kräftige Schläuche nach vorne, von denen der untere hauptsächlich zum vorderen Teil des Gehirns, der Kiefermuskulatur etc. tritt und die beiden anderen die laterale und dorsolaterale Muskulatur versorgen. Nach hinten gehen von dem Stigma zwei Schläuche aus, die sich später vereinigen und zum Stigma zwei ziehen. Der allgemeine Verlauf der Schläuche in diesem Abschnitt lässt darauf schliessen, dass früher noch ein weiteres Thorakalstigma vorhanden war, das jedoch verschwunden ist. Die Tracheenstämmen im Abdomen sind im grossen Ganzen segmental gleich ausgebildet. Von jedem Stigma gehen fünf Schläuche aus: zwei verlaufen mehr oder weniger parallel direkt zum dahinter liegenden Stigma und bilden ein deutliches laterales Längsstammpaar, zwei ziehen zur Muskulatur mit einem Schlauch zur dorsalen und einem zur ventralen Muskulatur, der fünfte schliesslich geht zum Darmsystem. Im Grossen gesehen bietet das Tracheensystem dieser Larve daher nichts von besonderem Interesse, sondern folgt dem Schema, das schon früher von gewissen Käfern bekannt war.

Fig. 38. Tangentialschnitt durch die Oenocyten einer Larve von *poligraphus* im II. Stadium. A: oberflächlicher Schnitt, der Kontakt der Zellen mit den Tracheen deutlich erkennbar. B: tiefer liegender Schnitt.

Tangentialsnitt av oenocyter från *poligraphus*-larv i stadium II. A: ytligt snitt visande cellernas kontakt med trachéerna. B: djupare liggande snitt.



4. Oenocyten

Bezüglich dieser Organe konnte ich in der Borkenkäferliteratur keine Angaben finden. Bei der *poligraphus*-Larve kommen 8 Paar Oenocytengruppen vor, die streng segmental angeordnet sind und sämtlich in unmittelbarer Nähe der abdominalen Stigmen liegen (Fig. 37). Eine solche Oenocytengruppe (beim zweiten Abdominalstigma) ist auf Fig. 38 b abgebildet. Das Bild zeigt, dass die Gruppe in diesem Fall aus 15 Zellen besteht. Diese sind verhältnismässig gross, polygonal und haben einen grossen, zentral gelegenen Kern. Das Chromatin besteht aus feinen Körnchen, und in jedem Kern liegt ein deutlicher Nukleolus. Figur 38 A, die einen Tangentialschnitt durch das gleiche Organ wie auf Fig. 38 B darstellt, zeigt, wie das Organ in intemem Kontakt mit den Tracheen steht.

Die Anzahl der Zellen in den verschiedenen Gruppen scheint während der Larvenentwicklung relativ konstant zu sein. Ihre ungefähre Anzahl beträgt so beim ersten Abdominalstigma etwa 12, beim zweiten etwa 17 und beim dritten bis zum achten etwa 8.

Die untenstehende Tabelle zeigt, dass die Anzahl der Zellen in den Oenocytengruppen während der Larvenentwicklung im grossen Ganzen konstant ist; die Zahlen sind jedoch als angenähert zu betrachten, da es gelegentlich schwer war, die genaue Anzahl festzustellen. Beim Auszählen wurden die Zellen beim zweiten und achten Abdominalstigma gezählt.

Während des Verlaufes der Entwicklung ändern die Zellen nicht nennenswert Form oder Aussehen. Sie sind wie in Fig. 38 die ganze Zeit über wohl

Tabelle 10. Anzahl der Oenocytenzellen beim zweiten und achten Abdominalstigma in verschiedenen Larvenstadien von *P. poligraphus*.

Antalet oenocytceller vid andra och åttonde abdominalstigmat hos olika larvstadier hos *P. poligraphus*.

Abdominalstigma Abdominalstigma	2	8
Spätes Embryonalstadium Sent embryonalstadium	14	8
Stadium I Stadium I	18	8
Stadium II Stadium II	15	7
Stadium III Stadium III	18	9
Früh praepupal Tidigt praepupal	18	9
Mittel praepupal Mellanpraepupal	17	8
Spät praepupal Sent praepupal	18	8
Frisch metamorphosierte Puppe Nymetamorfoserad puppa	18	8
Durchschnitt Medeltal	17	8

zu Organen zusammengefügt. Erst in einem späten praepupalen oder frühen pupalen Stadium lässt sich eine Andeutung der Auflösung der Organe beobachten. Die Zellen ändern dann auch etwas ihr Aussehen, indem der Kern mehr diffus wird und man ein Bild erhält, das darauf schliessen lässt, dass die Chromatinkörnchen in das Plasma auswandern.

Kap. V. Puppenstadium

Über das Aussehen der Puppe fand ich Angaben nur bei Heeger 1866, der auch ein recht gutes Bild derselben gegeben hat. Das allgemeine Aussehen der Puppe geht aus Fig. 39 hervor. Sie ist etwa 2,5—2,6 mm lang und anfangs weisslich ungefärbt. Bei etwas älteren Puppen färben sich zuerst die deutlich zweigeteilten Augen und etwas später die Mandibeln (siehe Abbildung).

Männliche und weibliche Puppen können mit Hilfe der Kopfform und des Analsegmentes leicht unterschieden werden. Die weibliche Puppe hat auf der Stirn ein Paar nur schwach ausgebildete Höcker mit je einer Borste, bei der männlichen Puppe sind dagegen diese Höcker sehr kräftig (siehe Fig. 39 B). Auf dem Analsegment ist die Skulptur der Ventralseite bei männlichen und weiblichen Puppen völlig verschieden (Fig. 39 C, D). Die Form der Cerci ist jedoch in diesem Fall nicht signifikant, da sie unabhängig vom Geschlecht recht stark zu variieren scheint.

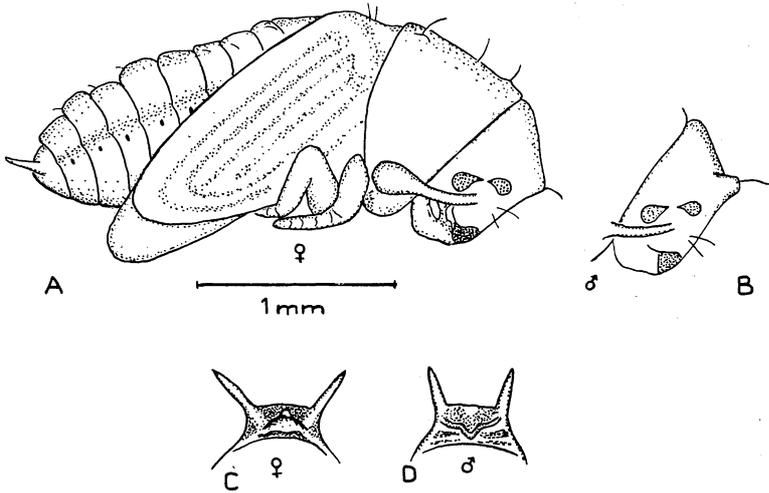


Fig. 39. *P. poligraphus*. A: weibliche Puppe, B: vorderer Teil einer männlichen Puppe, C, D: Ventralansicht des Analsegmentes einer weiblichen bzw. männlichen Puppe.

P. poligraphus. A: honpuppa, B: främre delen av hanpuppa, C, D: ventralsidan av analsegmentet på hon- resp. hanpuppa.

Kap. VI. Imaginalstadium

A. Äussere Morphologie

Da das Aussehen des fertig ausgebildeten Insekts gut bekannt und in der systematischen Literatur ausführlich beschrieben ist, will ich hier nur kurz darauf eingehen. Bestimmte Einzelheiten wie Geschlechtsunterschiede, Länge, Form der Antennenkeule etc. sind bereits in dem einleitenden systematischen Kapitel behandelt worden.

Ausser in den rein systematischen Arbeiten, die diese Art behandelt haben, finden sich eine Reihe von Angaben bei Heeger 1866 und Nunberg 1929. Letzterer hat ausschliesslich die Mundwerkzeuge der Borkenkäfer behandelt und dabei auch einige Einzelheiten über *poligraphus* mitgeteilt. Ich möchte in der vorliegenden Arbeit lediglich die Mundwerkzeuge der schwedischen Arten behandeln und von der Beschreibung anderer Einzelheiten absehen, da ich der Ansicht bin, dass sie so gut bekannt sind, dass eine eingehende Beschreibung davon nichts wesentlich Neues bringen könnte.

Die Oberlippe, das Labrum, gehört im strengen Sinne eigentlich nicht zu den Mundwerkzeugen, aber die Mehrzahl der Autoren pflegt sie unter denselben aufzuführen. Bei Imagines der Familien *Curculionidae* und *Ipidae* soll sie jedoch ebenso wie ein deutlicher Clypeus fehlen. Hopkins 1909 hat aber bei *Dendroctonus* einen „epistomal process“ beschrieben, den er (1915) für

das gleiche wie die von Eichhoff beschriebene Oberlippe bei *Pycnarthum* hält. Demnach ist Hopkins der Ansicht, dass den Borkenkäfern ein echtes Labrum fehlt, und dass Bildungen, die als ein solches gedeutet wurden, als Fortsätze des Epistoma anzusehen sind. Nunberg 1929 schreibt, dass bei Borkenkäfern im allgemeinen Spuren der Oberlippe in Form einer flachen Haarbürste übriggeblieben sind, so z. B. gemäss der genannten Arbeit bei *P. poligraphus*. Reste eines „epistomal process“ kommen — nach Nunberg — bei einer Anzahl von Arten wie *Crypturgus pusillus*, *Ernoporus tiliae* e. a. in Form einer undeutlichen Falte quer über die Basis der Bürste vor. Bei anderen Arten schliesslich, z. B. *Phloeophthorus rhododactylus*, *Carphoborus minimus* e. a., soll die Oberlippe in Form eines stark chitinierten Zipfels deutlich erkennbar sein. In diesem Fall ist es mir jedoch schwer, Nunbergs Gedankengang zu folgen. Einesteils soll eine Haarbürste, andererseits aber eine stark chitinierte Lippe die Oberlippe darstellen, und dabei ist zu bemerken, dass beispielsweise bei *Phthorophloeus spinulosus* (Nunberg, Taf. VII: 10) sowohl Lippe als auch Haarbürste vorkommen. Ich kann mir kaum vorstellen, dass es sich bei dieser Art und z. B. *poligraphus* um völlig verschiedene Haarbürsten handeln sollte. Man müsste daraus den Schluss ziehen, dass nach Nunberg die Oberlippe bei bestimmten Arten von zwei verschiedenen, gleichzeitig vorhandenen Bildungen repräsentiert wird. Dagegen kann ich mich seiner Auffassung des Epistoma anschliessen.

Russo 1926 beschreibt bei *Chaetoptelius* einen Clypeus, der nach der Beschreibung und den Abbildungen zu urteilen mit Nunbergs Labrum und Hopkins „epistomal process“ homolog sein muss. Auf der Unterseite des Clypeus kommt bei der genannten Art ein konischer, chitiniertes Fortsatz vor, den Russo für möglicherweise homolog mit dem Labrum hält. Die Auffassungen des Clypeus bzw. Labrum bei Borkenkäfern variieren also bedeutend bei verschiedenen Verfassern.

In dieser Hinsicht sind die Verhältnisse bei *P. poligraphus* einerseits und *P. punctifrons* und *subopacus* andererseits interessant. Auf Fig. 40 ist der mittlere Teil des Vorderrandes der Stirn (Epistoma) mit ansitzenden Haaren etc. abgebildet. Sowohl *poligraphus* als auch *punctifrons* haben seitlich zwei Haarbüschel, die jedoch für die weitere Betrachtung ohne Interesse sind. Medial liegt bei *poligraphus* eine deutlich markierte Chitin Falte, die nicht bis zum Vorderrand reicht. Unter dieser Falte sitzen eine Anzahl kräftige Haare oder Borsten, die derart nach der Mittellinie gerichtet sind, dass das Haarbüschel ein konisches Aussehen bekommt (siehe Fig. 40 A). Bei *punctifrons* ist das Bild völlig anders. Die epistomale Falte geht hier direkt in den Vorderrand über und bildet mit diesem eine zusammenhängende Linie (Fig. 40 B). Auf diese Weise wird vor dem Epistoma eine gut ausgeprägte Scheibe gebildet. Auf ihr sitzen — hauptsächlich unter der Epistomafalte — eine

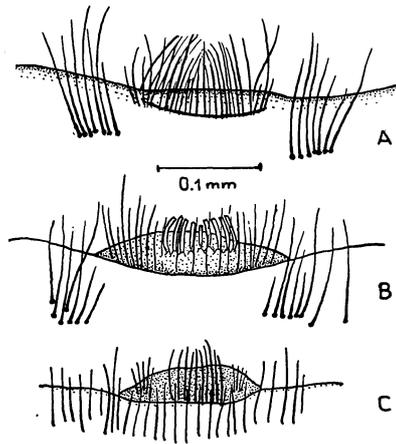


Fig. 40. Oberlippe von A: *P. poligraphus*,
 B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*.
 Überlappen hos A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*.

Anzahl steife Borsten, welche anscheinend mit den entsprechenden Borsten bei *poligraphus* homolog sind. Bei *punctifrons* kommen aber ausserdem medial auf der Scheibe eine Anzahl mehr oder weniger medial gerichtete, breite, schuppenförmige Haare vor. Sie sitzen weit vor den steifen Borsten auf kleinen, deutlich markierten Erhöhungen. Ich habe nicht so viele Exemplare jeder Art untersucht, dass ich mir eine Auffassung über eventuelle Variationen innerhalb der Arten bilden konnte, aber anscheinend liegt hier ein weiteres gutes Unterscheidungsmerkmal zwischen den betreffenden Arten vor.

Subopacus ähnelt in dieser Hinsicht am meisten *punctifrons*, indem vor dem Epistoma eine gut ausgebildete Scheibe liegt. Dagegen fehlen bei dieser Art die schuppenförmigen Haare.

Wie ist nun diese Scheibe zu deuten? Aus der obenstehenden Beschreibung dürfte hervorgehen, dass die Partie, die bei *poligraphus* rostral der Epistomafalte liegt, homolog mit der mehr selbständigen Scheibe bei *punctifrons* sein muss. Es handelt sich nur um unterschiedliche Grade der Selbständigkeit bei den verschiedenen Arten. Die Frage ist also, wie die Scheibe bei *punctifrons* zu deuten ist. Wenn obige Überlegungen richtig sind, kann es sich nicht um einen epistomalen Fortsatz sensu Hopkins handeln. Man hat daher zwischen Clypeus und Labrum zu wählen. Es ist jedoch sehr schwer zu entscheiden, um welchen von beiden es sich handelt. Ich möchte aber für am wahrscheinlichsten halten, dass es ein Labrum ist und dass ein Clypeus, wenn er vorkommt, mit in den vorderen Teil der Stirn einbezogen sein dürfte. Gewisse Strukturen bei der Puppe dürften eine solche Auffassung motivieren, aber stichhaltige Beweise können zur Zeit nicht vorgelegt werden.

Die Form der Mandibeln geht aus Fig. 41 hervor. Auf der Innenseite befinden sich drei scharfe Zähne, auf der Lateralseite drei kräftige Borsten. Als Eigentümlichkeit ist zu erwähnen, dass die Mandibeln von einem schrägen,

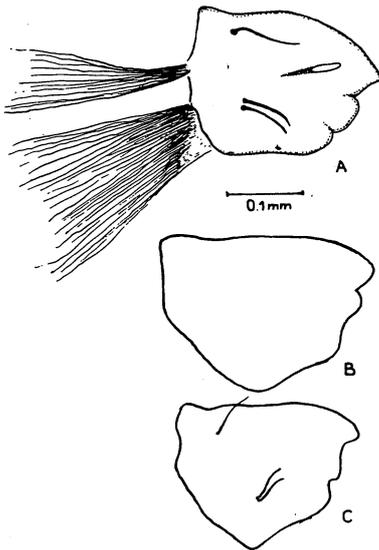


Fig. 41. Mandibel von A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*.

Mandibeln hos A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*.

ovalen Foramen durchbohrt sind, etwas, was zumindest nach der Literatur bei keinem Borkenkäfer beobachtet worden ist. Dies Foramen lässt sich jedoch nur bei mazerierten Exemplaren beobachten, wenn die Mandibeln in einem bestimmten Winkel liegen. Es gelang mir nicht festzustellen, was das Foramen umschliesst, da es sich als unmöglich erwies, befriedigende Schnitte durch die hart chitinisierten Kiefer zu erhalten.

Die Kiefer sehen bei den verschiedenen *Polygraphus*-Arten etwas unterschiedlich aus, die Variation innerhalb der Arten ist jedoch recht stark, weshalb der Form der Mandibeln kein grosser Wert als Merkmal zur Unterscheidung der Arten zukommen dürfte.

Die Maxillen I sind bei den Imagines wesentlich kräftiger gebaut als bei den Larven. Die Cardo, die mit breiter Fläche an der Postgena angelenkt ist, ist stark chitinisiert und deutlich von den übrigen Teilen der Maxille abgegrenzt. Dagegen sind Stipes, Galea und Lacinia verschmolzen und lassen keine Grenzen mehr erkennen. Auf der Distalseite des Stipes sitzt der dreigliedrige Palpus. Nach Nunberg sollen bei Borkenkäfern in der Regel das erste und zweite Glied nur ein Paar Borsten tragen, was auch seine Abbildungen zeigen. Dasselbe ist beispielsweise bei *Gnathotrichus* der Fall (Schedl 1931). Bei *poligraphus* trägt dagegen das erste sowohl als auch das zweite Glied distal einen Kranz steifer Borsten (siehe Fig. 42 A). In dieser Hinsicht stimmt die Art wie auch die anderen untersuchten *Polygraphus*-Arten mit beispielsweise *Scolytus ratzeburgi*, Lindemann 1876, *Chaetoptelius vestitus*, Russo 1926, *Hylesinus fraxini*, Hadorn 1933, und anderen überein. An der Spitze

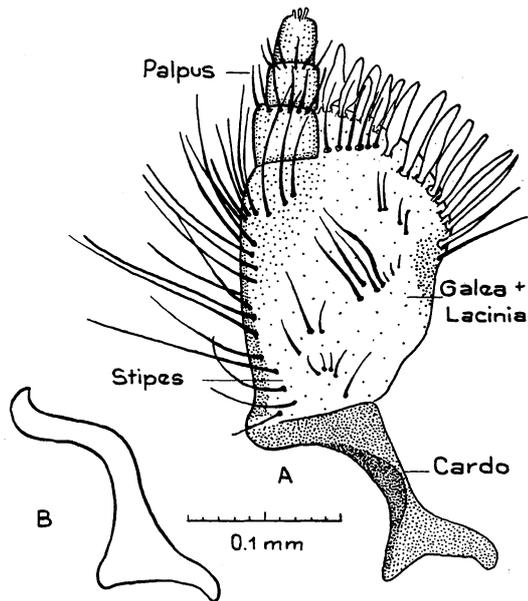


Fig. 42. A: I. Maxille von *P. polygraphus*, B: Cardo von *P. punctifrons*.
 A: Maxillus I hos *P. polygraphus*, B: Cardo hos *P. punctifrons*.

des letzten Gliedes sitzen eine Anzahl kleine Sinneshaare. Auf der Aussen-
 seite der Lacinia gibt es weiterhin eine Reihe von etwa 15 schwertförmigen
 Borsten, deren Form und Aussehen aus Fig. 42 ersichtlich ist. Bezüglich
 derselben kommen grosse Unterschiede zwischen verschiedenen Borkenkä-
 fern vor, welche von manchen Autoren, z. B. Eichhoff und Hagedorn, in
 grösserem systematischen Zusammenhang verwendet wurden. Ich möchte
 hier nicht auf diese Probleme eingehen, sondern verweise auf die Literatur,
 z. B. Schneider-Orelli 1913, Hopkins 1915 e. a.

Im Aussehen der Maxillen lassen sich gewisse Unterschiede zwischen den
 verschiedenen *Polygraphus*-Arten feststellen. Am auffallendsten dürfte die
 Ausbildung der Cardo sein. Sie ist bei *polygraphus* in ihrem mittleren Teil
 ziemlich breit, bei *punctifrons* dagegen hinter der Fussplatte gleichmässig
 breit S-förmig (Fig. 42 B). *Subopacus* ähnelt in dieser Hinsicht am meisten
 der letzteren Art.

Grosse Verwirrung in der Borkenkäferliteratur herrscht in der Benennung
 und Deutung der verschiedenen Teile von Unterlippe (Labium) und Hypo-
 pharynx. Es ist daher schwer zu verstehen, was die verschiedenen Verfasser
 meinen. Handlirsch 1928 hat meiner Ansicht nach eine gute Zusammenstel-
 lung der diesbezüglichen Fragen gemacht, und ich werde hier seiner Nomen-
 klatur folgen. Nach seiner Auslegung besteht das Labium aus den ver-
 wachsenen Stipites = Mentum und Cardines = Submentum sowie beiderseits
 aus Lacinia = Lingua oder Glossa und Galea = Paraglossa.

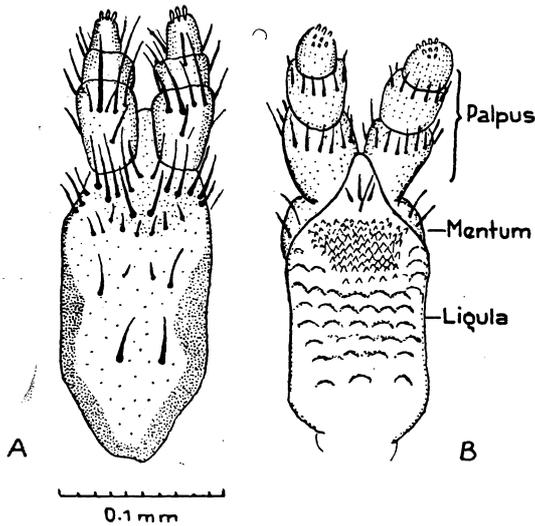


Fig. 43. Labium von A: *P. polygraphus* (Ventralansicht), B: *P. punctifrons* (Dorsalansicht).

Labium hos A: *P. polygraphus* från ventralsidan, B: *P. punctifrons* från dorsalsidan.

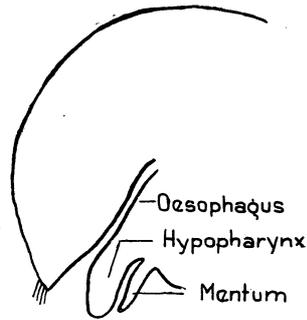
Meist verschmelzen jedoch diese Teile derart mit einander, dass ihre Zugehörigkeit schwer zu entscheiden sein kann. Vor allem verschmelzen sehr häufig Glossae und Paraglossae zu einem einheitlichen, unpaarigen Gebilde am Mentum, welches man als Ligula zu bezeichnen pflegt (Weber 1933). Als völlig selbständige Bildung ganz anderen Ursprungs kommt ausserdem ein Hypopharynx in Form einer starken, chitinbekleideten Ausbuchtung in die Mundhöhle vor, deren unterer und hinterer Teil von ihm begrenzt wird.

Nunberg hat allem Anschein nach teilweise Labium und Hypopharynx verwechselt, wenn er von dem letzteren sagt, dass er bei *Scolytinen* aus „Zunge und Nebenzunge“ und bei *Ipinen* nur aus „Zunge“ bestehe. Auch seine Bilder lassen darauf schliessen, dass es sich um Teile des Labium handelt. Eine völlig abweichende Deutung des Labium gibt Russo 1926. Er betrachtet so das Mentum als Submentum und das erste Palpenglied als Mentum. Der Palpus wäre also nach diesem Autor nur zweigliedrig.

Das Aussehen des Labium bei *Polygraphus* geht aus Fig. 43 A, B hervor. Es besteht aus einem kräftigen Mentum, während das Submentum fehlt, worauf auch Nunberg hinweist. Distal sind die paarigen, dreigliedrigen Palpen eingelenkt. Auf der Dorsalseite des Mentum ist eine kräftig ausgebildete Ligula, die das ganze Mentum deckt und eine charakteristische Chitinsulptur hat, die aus Fig. 43 B ersichtlich ist. Sie besteht im hinteren und mittleren Teil der Ligula aus Reihen halbmondförmiger Erhöhungen, rostral aus einem Feld feiner Dorne. Im Bau des Labium und der Chitinstruktur liegen keine deutlichen Unterschiede zwischen *polygraphus*, *punctifrons* und *subopacus* vor.

Fig. 44. *Polygraphus*. Medianschnitt durch den Kopf einer Imago, Mentum und Hypopharynx erkennbar.

Polygraphus. Mediansnitt genom huvudet av imago visande hypopharynx och mentum.



Der Hypopharynx ist bei den untersuchten Arten kräftig in Form einer zylindrischen Ausbuchtung ausgebildet. Er begrenzt den unteren und hinteren Teil der Mundhöhle und geht direkt in den ventralen Teil des Oesophagus über (siehe Fig. 44 und 45). Eine Chitinhaut mit charakteristischer Skulptur bekleidet ihn. Bei mazerierten Exemplaren löst sich diese Haut leicht ab, so dass man ihre Form und Skulptur leicht studieren kann (Fig. 46). Ein Unterschied in Form und Aussehen kommt bei den untersuchten *Polygraphus*-Arten nicht vor.

Es ist jedoch eigenartig, dass dieser kräftig ausgebildete Mundteil in der Borkenkäferliteratur, die mir zur Verfügung stand, nicht oder nur selten erwähnt wird und kein besonderes Interesse gefunden hat. Ich habe noch keine Gelegenheit gehabt, andere Borkenkäfergattungen in dieser Hinsicht zu untersuchen, aber es scheint mir nicht unwahrscheinlich zu sein, dass sich in der Form und Mikroskulptur des Hypopharynx wertvolle systematische Unterschiede feststellen lassen. Wie oben erwähnt ist es nicht schwierig, bei etwa einen Tag in Kalilauge mazerierten Exemplaren das Chitinskelett freizupräparieren. Es folgt in der Regel mit, wenn die Maxillen I lospräpariert werden, und liegt gut sichtbar zwischen diesen.

B. Anatomie und Histologie

In der Literatur finden sich vereinzelte Angaben über die Anatomie der Imagines von *Polygraphus*, vor allem bezüglich des inneren Chitinskelettes im Proventriculus und des männlichen Kopulationsapparates. Angaben über die Anatomie der Weichteile gibt es dagegen recht wenige. Einige Daten über die Anatomie des Darmes und der weiblichen Geschlechtsorgane sind eigentlich das Einzige, was darüber bisher veröffentlicht wurde. Auf diese Angaben soll bei der Behandlung der einzelnen Organsysteme näher eingegangen werden.

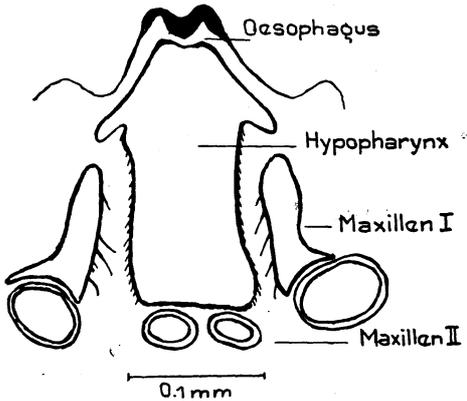


Fig. 45. Frontalschnitt durch die Mundwerkzeuge einer Imago von *Polygraphus* mit Lage des Hypopharynx erkennbar. Frontalschnitt genom mundelarna hos *Polygraphus* imago visande hypopharynx läge.

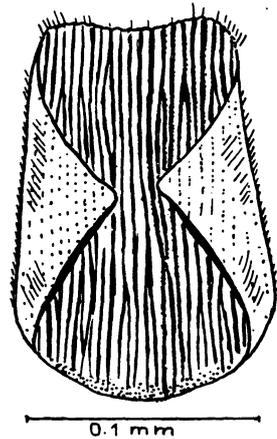


Fig. 46. *Polygraphus*, Imago. Das den Hypopharynx umgebende Chitinskelett, Ventralansicht.

Polygraphus-imago. Kitinskelettet runt hypopharynx sett från ventralsidan.

1. Verdauungskanal

Nach Nüsslin 1912 soll der Vorderdarm und besonders der Oesophagus bei *Polygraphus* im Vergleich mit den Verhältnissen bei anderen Borkenkäfern sehr lang sein. Der Proventriculus soll so in der Metathoraxregion liegen, was auch durch einen schematischen Längsschnitt durch eine *Polygraphus*-Art illustriert wird. Eine graphische Rekonstruktion von *P. polygraphus* (Fig. 48) zeigt jedoch, dass es sich nicht so verhält. Der Proventriculus liegt hier auf der Grenze zwischen Pro- und Mesothorax, was nach der Literatur zu urteilen das Normale bei Borkenkäfern sein dürfte. *Polygraphus* unterscheidet sich in dieser Hinsicht also nicht wesentlich von anderen Gattungen.

Der Pharynx, der die direkte Fortsetzung von Epi- und Hypopharynx darstellt, ist auf der Innenseite stark gefaltet und mit einer dicken Chitinschicht ausgekleidet. Die Muscularis ist kräftig ausgebildet mit inneren, in den Chitinfalten verlaufenden Längsmuskeln und äusseren Ringmuskeln. Die Dilatatormuskeln, die für diesen Darmabschnitt charakteristisch sind, sind — zumindest verglichen mit den Verhältnissen bei den Larven — sehr schwach ausgebildet.

Nach dem Durchtritt durch die Schlundring geht der Pharynx in den Oesophagus über, der sich durch eine schwächere und weniger gefaltete Chitintima auszeichnet. Im vorderen Teil des Prothorax macht der Oesophagus eine doppelte S-förmige Windung, wird wesentlich weiter und geht all-

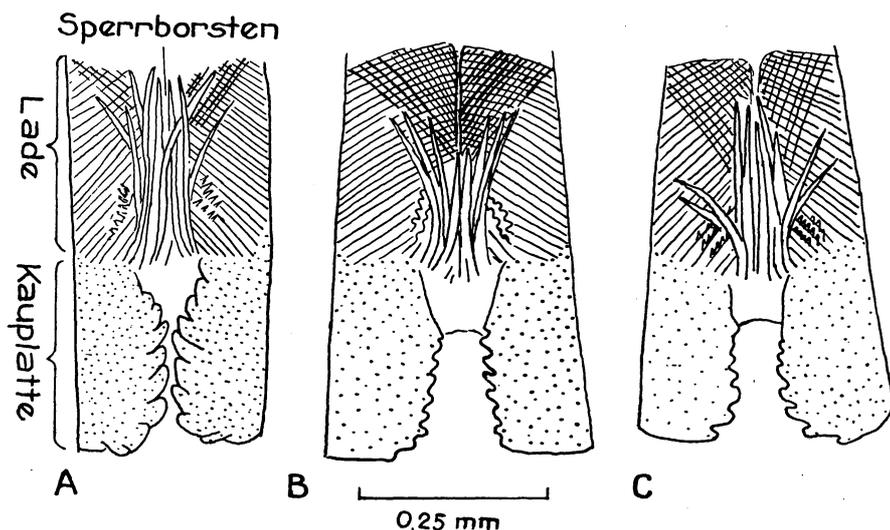


Fig. 47. Kaumagenapparat im Proventriculus von A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*.

Del av tuggmage av A: *P. poligraphus*, B: *P. punctifrons*, C: *P. subopacus*.

mählich in den Kropf oder Ingluvies über. Schon vor der S-förmigen Windung treten auf der Chitintima feine Dorne auf. Im Ingluvies sind diese borstenartigen Dorne zahlreich, lang, kräftig und in verschiedene Richtungen gerichtet. Die Muscularis ist hier schwach ausgebildet und besteht vorwiegend aus Ringmuskeln. Caudal geht dieser Abschnitt direkt in den Proventriculus oder sog. Kaumagen über. Da es zweifelhaft ist, ob die Nahrung wirklich in diesem Darmabschnitt »gekaut« wird, lässt sich über den Namen streiten, weshalb ich den mehr neutralen Namen Proventriculus vorziehe.

Seitdem Lindemann 1876 seine grundlegende Arbeit darüber herausgab, war der Proventriculus mit seinem komplizierten Chitinskelett Gegenstand des Interesses der Borkenkäfersystematiker. Es gibt gute Beschreibungen von einer Vielzahl von Arten, darunter auch *P. poligraphus* (Nüsslin 1911, Fuchs 1912). Die Arbeit von Fuchs enthält ausserdem eine Bestimmungstabelle für die Arten *poligraphus*, *subopacus* und *grandiclava*.

Wie in einem früheren Kapitel beschrieben beginnt die Anlage des Proventriculus im hinteren Teil des Oesophagus bereits, wenn die Larve sich in einem frühen Praepupalstadium befindet. Während des Puppenstadium entwickelt sich das Organ weiter und ist fertig ausgebildet und funktionsfähig, wenn der Käfer schlüpft. In der folgenden Behandlung wird die von Nüsslin 1911 gebrauchte Nomenklatur verwendet. Da meine Beobachtungen im Grossen mit Nüsslins Beschreibung übereinstimmen, soll der Pro-

ventriculus hier nur kurz behandelt werden. Für weitere Einzelheiten wird auf die zitierte Arbeit verwiesen. Der Proventriculus besteht aus 8 Kauapparaten mit je einem vorderen Plattenteil und einem hinteren Ladenteil. Bei *Polygraphus* ist der Plattenteil ungewöhnlich kräftig ausgebildet und gleichmässig ohne Skulpturen chitinisiert. Die beiden Hälften sind rostral abgerundet (Fig. 47). Auf diesem abgerundeten Teil sitzt eine Reihe starke Zipfel oder Zähne. Ihre Anzahl variiert etwas von Art zu Art und bei den verschiedenen Geschlechtern, beträgt aber in der Regel 6—7 Stück. Hackenzähne, die im caudalen Teil des Plattenteils sitzen, fehlen bei *Polygraphus* ebenso wie auch sog. Sekundärsperrborsten. Die Sperrborsten haben im Verhältnis zu der Kaubürste bei den einzelnen Arten verschiedene Länge. Ein Teil der Sperrborsten ist auf der Lateralseite mit einer Reihe mehr oder weniger scharfer Zähne versehen.

Wie oben erwähnt stimmen meine Beobachtungen im Grossen mit Nüsslins überein. In einem Punkte weichen sie jedoch ab. Sowohl Nüsslin als auch Fuchs geben an, dass die Sperrborsten bei *P. poligraphus* nur halb so lang wie die Bürsten sein sollen, was auch ihren Abbildungen hervorgeht. Bei den von mir untersuchten *poligraphus*-Exemplaren, die aus der Umgebung von Stockholm stammen, sind diese Borsten ebenso lang (vergl. Fig. 47 A). Die Bilder von Nüsslin und Fuchs erinnern stark an die Verhältnisse bei *punctifrons* oder *subopacus*. Bei diesen Arten sind nämlich die Sperrborsten wesentlich kürzer. Die von Fuchs veröffentlichte Bestimmungstabelle für den Proventriculus bestimmter *Polygraphus*-Arten trifft daher zumindest für skandinavische Populationen von *polygraphus* und ausserdem auch für *subopacus* nicht zu, weshalb die folgende Tabelle zusammengestellt wurde. Zur Veranschaulichung der Tabelle wird auf Fig. 47 hingewiesen.

1	Sperrborsten reichen bis in Höhe des Hinterrandes des Ladenteils. Zähne am medialen Kauplattenrand gross, einander dachziegelartig überdeckend	<i>poligraphus</i>
—	Sperrborsten reichen nicht bis in Höhe des Hinterrandes des Ladenteils. Zähne am medialen Kauplattenrand freistehend mit deutlichen Zwischenräumen	2
2	Dorne an der Basis der Sperrborsten stumpf. Kauplatte etwa 0,17 mm breit	<i>punctifrons</i>
—	Dorne an der Basis der Sperrborsten spitz. Kauplatte etwa 0,12 mm breit	<i>subopacus</i>

Die Tabelle und Fig. 47 zeigen, dass *poligraphus* bezüglich der Struktur des Proventriculus deutlich von den beiden anderen Arten abweicht, die einander auffallend ähnlich sind und sich hauptsächlich nur in der Grössenverhältnissen unterscheiden.

Hinter dem Proventriculus wird der Vorderdarm wesentlich schmaler und

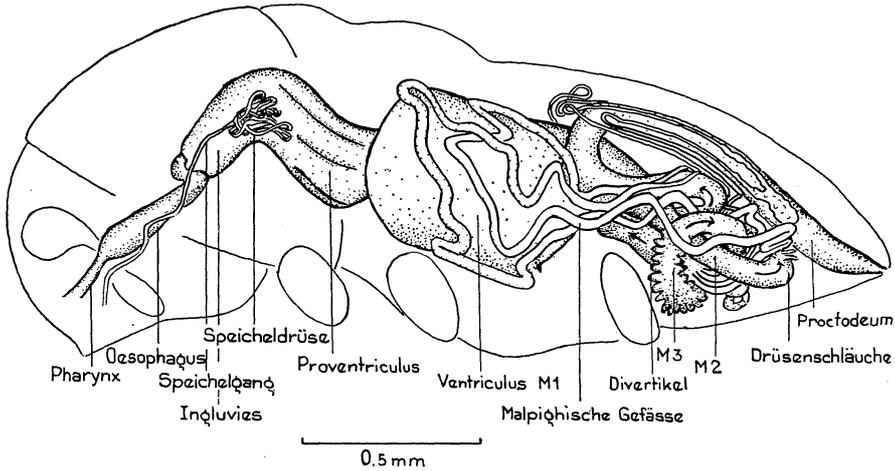


Fig. 48. Graphische Rekonstruktion des Verdauungskanals bei einem Männchen von *P. poligraphus*.

Grafisk rekonstruktion av matsmältningskanalen hos en *P. poligraphus*-hanne.

geht in ein kurzes, doppelwandiges Rohr über, das sich in den Mitteldarm hineinschiebt. Dieses Rohr wird gelegentlich als »Rüssel« bezeichnet. Von den beiden Wänden des Rohres stellt das innere die direkte Fortsetzung der Chitintima und das äussere die Muscularis dar. Die äussere Schicht geht direkt in die Wand des Mitteldarms über, während die Falte im Mitteldarm hauptsächlich von der inneren Schicht gebildet wird. Die Falte kann jedoch nicht als Valvula cardiaca angesehen werden.

Der Mitteldarm beginnt mit einem kräftig erweiterten Abschnitt, der oft als Magen bezeichnet wird. Die Darmwand besteht aus einem einschichtigen Zylinderepithel mit grossen, runden, zentrifugal liegenden Kernen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Larve sind die Zellen mit einem feinen Stäbchensaum versehen. Hier und da an der Basis der Epithelzellen sieht man Anhäufungen kleinerer Zellen, sog. Regenerationsherde. Die Muscularis ist in diesem Abschnitt sehr schwach ausgebildet.

Dieser erweiterte Teil des Mitteldarms führt ohne Grenze in den folgenden Abschnitt über (Fig. 48, M 2), den Sedlaczek 1902 als »engerer Mitteldarmstheil« bezeichnet hat. Dieser Abschnitt verläuft gerade zum hinteren Teil des Hinterleibes, wo der Darm eine scharfe Biegung nach rechts und vorne macht, wonach der nächste Darmabschnitt beginnt. M 2 ist histologisch wie M 1 aufgebaut und unterscheidet sich im Prinzip nicht von diesem Abschnitt. Die Zellen sind weiterhin zylindrisch, hier jedoch in der Regel höher und schmaler, und die Kerne liegen mehr zentral. Ein Stäbchensaum und typische Regenerationsherde kommen auch hier vor.

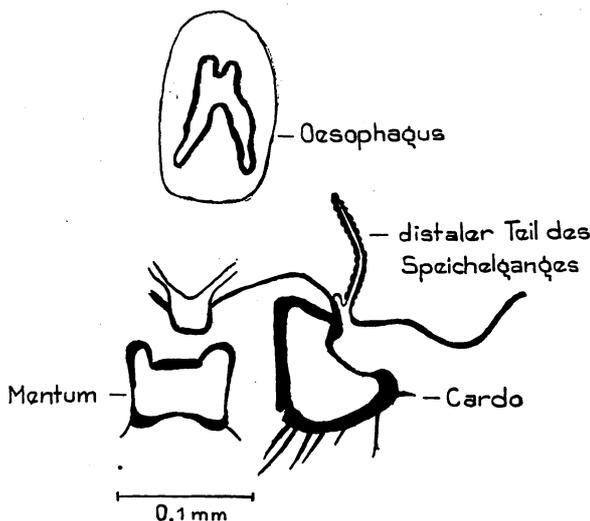
Der nächste Darmabschnitt, M 3 (Blindschlauchzone nach Sedladczek), ist dadurch charakterisiert, dass hier eine Anzahl Drüsenschläuche und Divertikel einmünden. Die Drüsenschläuche, etwa 16 an der Zahl, sitzen ziemlich konzentriert unmittelbar nach der oben erwähnten Darmbiegung. Die Länge der Schläuche beträgt etwa 70 μ . Sie färben sich intensiv mit Azan, haben ein verhältnismässig weites Lumen und lassen wegen der starken Färbung die Zellkerne und Zellwände nur schwer erkennen. Die Darmwand ist im Prinzip wie in früheren Abschnitten aufgebaut. Nach diesem Darmabschnitt beginnt die Divertikelzone, die durch eine sehr grosse Anzahl (etwa 40—45 Paar) sackartige Ausbuchtungen gekennzeichnet ist. Sie sind wie bei der Larve gebaut, aber im Verhältnis zum Darm sehr klein und auch absolut gesehen kleiner als bei der Larve. Auf der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm münden die sechs Malpighischen Gefässe aus, die vier grossen auf einer gemeinsamen Papille und die beiden kleinen für sich, deutlich von den grossen getrennt. Auf diese Gefässe werde ich in einem anderen Zusammenhang zurückkommen. Zusammenfassend kann über den Mitteldarm gesagt werden, dass er bei der Imago nur sehr geringe Variationen in seinem histologischen Bau aufweist. Dies steht in scharfem Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Larve, wo sehr ausgeprägte Unterschiede zwischen den verschiedenen Abschnitten vorkommen.

Auch der Enddarm ist sehr einheitlich gebaut und zeigt keine grösseren Variationen in seiner histologischen Struktur. Er hat in seinem ganzen Verlauf eine sehr stark gefaltete Intima, die mit einer Chitinschicht ausgekleidet ist, welche im caudalen Teil auffallend dick wird. Die Zellgrenzen im Darmepithel sind undeutlich oder fehlen und die Kerne sind relativ klein und von wechselnder Form. Die Muscularis ist schwach ausgebildet; davon macht der hintere Teil des Darmes eine Ausnahme, wo sich zwischen den Darmfalten deutliche Längsmuskelbündel feststellen lassen. Im Gegensatz zur Larve fehlt der Imago eine Rectaltasche.

Polygraphus hat einen sehr langen Darm, was schon Nüsslin 1911 hervorhob. Von einer Anzahl untersuchter Borkenkäferarten hatte diese Gattung den längsten Darm. Nach von mir ausgeführten Messungen verhält sich die Darmlänge zur Körperlänge wie 2,5 : 1 und die Vorder- und Mitteldarmlänge zur Enddarmlänge wie 1,9 : 1. Nüsslins entsprechende Verhältniszahlen sind 3,3 : 1 und 2,4 : 1. Die Unterschiede in den Messungen lassen sich vermutlich dadurch erklären, dass Nüsslin herauspräparierte Därme gemessen hat, während ich die Messungen an einer graphischen Rekonstruktion ausgeführt habe. Ich möchte es daher für wahrscheinlich halten, dass meine Angaben zutreffender sind, da der Darm in seiner natürlichen Lage gemessen wurde.

Fig. 49. *P. poligraphus*, Imago. Schnitt durch den hinteren Teil der Mundwerkzeuge mit der Mündung des Speichelganges.

P. poligraphus-imago. Snitt genom bakre delen av munderarna visande spottkörtelgångens mynning.



Ein Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen bei der Larve (Tab. 8) zeigt, dass das Verhältnis zwischen Darm- und Körperlänge bzw. zwischen Vorder- und Mitteldarm und Enddarm das gleiche bei Larve und Imago ist. Vergleicht man dagegen die Länge der verschiedenen Darmabschnitte mit der Länge der Larve bzw. Imago, so stellt sich heraus, dass der Vorderdarm bei der Imago mehr als doppelt so lang wie bei der Larve ist, während der Mitteldarm relativ an Länge abgenommen hat. Diese Verhältnisse gehen deutlicher aus der unten stehenden Tabelle hervor, die den prozentuellen Anteil der verschiedenen Darmabschnitte an der gesamten Länge des Darms zeigt.

Tabelle II. Prozentualer Anteil der verschiedenen Darmabschnitte an der gesamten Länge des Darms bei den verschiedenen Larvenstadien und der Imago.

De olika tarmavsnittens procentuella andel av totala tarmlängden hos de olika larvstadierna och hos imagon.

	Larvenstadium Larvstadium			Imago Imago
	I	II	III	
Vorderdarm	11	12	11	23
Framtarm				
Mitteldarm	59	56	54	42
Mellantarm				
Enddarm	30	32	35	35
Ändtarm				
Summe Prozent Summa procent	100	100	100	100

Die starke Zunahme des Vorderdarms ist allein auf das Hinzukommen des Proventriculus zurückzuführen.

Speicheldrüsen. — Die Imago hat ein Paar gut ausgebildete Speicheldrüsen (Fig. 48). Bei der Larve waren sie relativ kurz und lagen nur in wenigen Schlingen. Der Drüsenschlauch nimmt jedoch während des Puppenstadiums wesentlich an Länge zu und liegt bei der Imago in Form eines grossen Knäuels in der Höhe des Hinterrandes des Ingluvies. Die Drüse mündet auf der Unterseite des Kopfes seitlich des Cardo (Fig. 49) aus und nicht wie von Sedlaczek angegeben im Pharynx. Nach den zugänglichen Literaturangaben (Nüsslin 1911) scheinen die Speicheldrüsen allgemein bei Borkenkäfern vorzukommen. Hađorn 1933 konnte solche zwar bei *Xyloterus* nicht finden, weist aber darauf hin, dass dies darauf beruhen konnte, dass es schwierig war, gute Präparate in dieser Region zu erhalten.

2. Malpighische Gefässe

Die Malpighischen Gefässe wurden bei der Behandlung der Larve ausführlich beschrieben. Die Verhältnisse bei der Imago weichen im Prinzip nicht davon ab, sondern die Gefässe verlaufen in grossen Zügen auf die gleiche Weise, und das histologische Bild ist das gleiche. Wie ein Vergleich der Figuren 34 und 50 zeigt, auf denen die gleichen Gefässe bei der Larve bzw. der Imago graphisch rekonstruiert sind, geschehen jedoch gewisse Veränderungen.

Bezüglich des allgemeinen Verlaufes des Gefässe bei der Imago ist zu bemerken, dass die Auffassung Sedlaczeks, nach welcher nur zwei Gefässe zum Enddarm treten, falsch ist. Diese Gefässe sollen daraufhin den Darm wieder verlassen und wie die vier anderen blind in der Leibeshöhle enden. Zumindest bei *Polygraphus* ist dies jedoch nicht der Fall, sondern alle sechs Gefässe durchbohren die den Enddarm umgebende Membran bei dessen rostro-dorsaler Windung (siehe Fig. 48), folgen dem Darm und enden in Höhe mit seinem hinteren Teil; es liegen also die gleichen Verhältnisse wie früher für die Larve beschrieben vor.

Wie bei der Larve lassen sich auch hier zwei Typen von Gefässen unterscheiden, vier grosse, die gemeinsam vom Darm entspringen (Fig. 50, 1—4), und zwei kleine, die ebenfalls gemeinsam, aber völlig von den ersteren getrennt entspringen (Fig. 50, 5—6). Nach Nüsslin sollen bei *Polygraphus* alle sechs Gefässe gemeinsam mit lediglich einer Andeutung von Aufteilung in zwei Gruppen entspringen, was auch aus einer Abbildung ersichtlich ist (Nüsslin, Fig. 142). Die von mir untersuchten schwedischen Exemplare weichen hiervon auf markante Weise ab, wie aus meiner Fig. 50 hervorgeht. Ich habe zwar nur sechs Exemplare in dieser Hinsicht untersucht, aber alle zeigten im Grossen gesehen dasselbe Bild, wenn auch gewisse individuelle

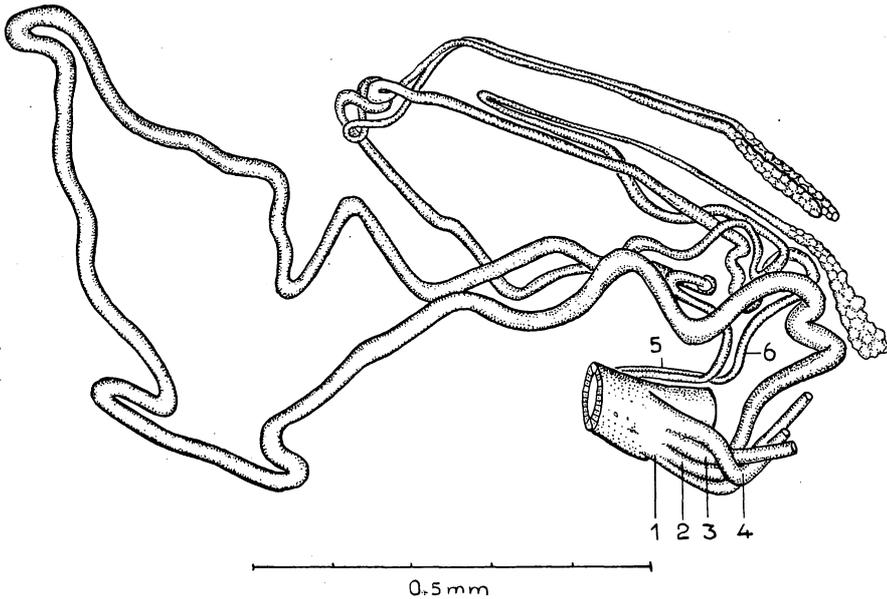


Fig. 50. *P. poligraphus*, Imago. Graphische Rekonstruktion von einem der langen (Nr. 2) und den beiden kurzen (Nr. 5 und 6) Malpighischen Gefässen.

P. poligraphus-imago. Grafisk rekonstruktion av ett av de större (nr 2) samt de två mindre (nr 5 och 6) malpighiska kärlen.

Variationen vorzukommen scheinen, so dass ich es für kaum wahrscheinlich halte, dass das von mir abgebildete Exemplar eine Abnormität darstellt. Die vier grossen Gefässe unterscheiden sich im proximalen Teil bei der Imago deutlich von der Larve. Bei der Larve verliefen die Gefässe 1 und 2 in rostraler, die Gefässe 3 und 4 in caudaler Richtung, nachdem sie den Darm verlassen hatten. Bei der Imago verlaufen alle Gefässe in caudaler Richtung und wenden sich erst später nach vorn. Wenn man dieser Umorientierung während der Metamorphose zu folgen versucht, so erhält man den Eindruck, als ob sie während eines späten Pupalstadium erfolge. Im Pupalstadium erfolgen anscheinend in dieser Region grosse Verschiebungen, und in einem späten praepupalen Stadium kann man ähnliche Bilder wie das von Nüsslin abgebildete und oben besprochene beobachten, doch handelt es sich dabei um ein Stadium von nur kurzer Dauer.

Der Verlauf der grossen Gefässe ist der gleiche wie bei der Larve. Gefäss 1 verläuft demnach hauptsächlich über dem linken hinteren Teil des Ventriculus, Gefäss 2 über dem linken vorderen Teil, Gefässe 3 und 4 über den entsprechenden Teilen auf der rechten Seite. Die Länge wurde nur bei Gefäss 2 gemessen und betrug 4,68 mm; die entsprechende Länge bei der Larve war 4,13 mm. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Larve enden

diese Gefäße nicht in einer Rectaltasche, sondern liegen mit dem distalen Teil um den Enddarm.

Die kleinen Gefäße (Nr. 5 und 6) verlaufen im Grossen gesehen direkt von der Ursprungsstelle zur Biegung des Enddarms. Bevor sie jedoch engere Verbindung mit diesem aufnehmen, legen sich die Gefäße in einige Schlingen. Diese Gefäße enden wie bei der Larve früher als die grossen. Die Länge der kurzen Gefäße betrug 1,68 bzw. 1,88 mm. Die entsprechenden Zahlen bei der Larve waren 1,26 bzw. 1,92 mm.

Aus dem Angeführten dürfte hervorgegangen sein, dass, wie oben bereits angedeutet, kein Unterschied zwischen den Gefässen bei der Larve und der Imago besteht. Allgemein lässt sich von der Imago sagen, dass die Gefäße mehr Windungen machen, aber das ist ganz natürlich, denn die Länge der Gefäße ist bei Larve und Imago gleich, während die Körperregion, in der sie sich ausbreiten, wesentlich kürzer als bei der Larve ist; dies muss selbstverständlich einen mehr gewundenen Verlauf zur Folge haben.

3. Tracheensystem

Die Angaben über das Tracheensystem der Imagines von Borkenkäfern sind sehr spärlich. Nüsslin 1911 teilt lediglich mit, dass die Anzahl der Abdominalstigmen zwischen 5 und 7 bei verschiedenen Arten variiert. Die grössere Anzahl soll die ursprünglichere sein. Hadorn 1932 erwähnt nur mit kurzen Worten einige Einzelheiten bei *Xyloterus*. Der Verlauf der grösseren Tracheenstämme bei *P. polygraphus* geht aus Fig. 51 hervor. Es kommen neun Stigmen vor, von denen je eines auf dem Meso- und Metathorax liegt und sieben auf dem Abdomen. Von dem ersten Stigma gehen zwei starke Stämme nach vorne, von denen der obere (Fig. 51 : 1) hauptsächlich die Mandibelmuskulatur versorgt. Er ist mittels einer starken Kommissur (2) mit seinem Gegenüber verbunden. Der untere Stamm versorgt den hinteren (3) und vorderen Teil (4) des Gehirns, die Mandibeln und Antennen (5) sowie die Maxillen (6). Von dem gemeinsamen Hauptstamm gehen ausserdem zwei Schläuche und zwei stärkere, nach hinten gerichtete Stämme aus. Einer der Schläuche (7) zieht zu dem vorderen Beinpaar und der andere zu den Flügeldecken (8). Von dem oberen nach hinten gerichteten Stamm versorgt ein Ast (9) die dorsale Muskulatur, während der untere Stamm zwei Äste entlässt, von denen der vordere eine Kommissur (10) bildet und der hintere das mittlere Beinpaar versorgt.

Vom zweiten Stigma entspringt in ventraler Richtung eine Anzahl Äste, deren einer zum mittleren Beinpaar geht (11). Dieses wird also von den Stigmen I und II versorgt. Ausserdem verlaufen Äste zum Darmkanal (12) und zu der ventralen Muskulatur (13), und ein Ast tritt an die vom ersten Abdominalstigma ausgehenden Äste heran (14). Dorsal zieht ein starker

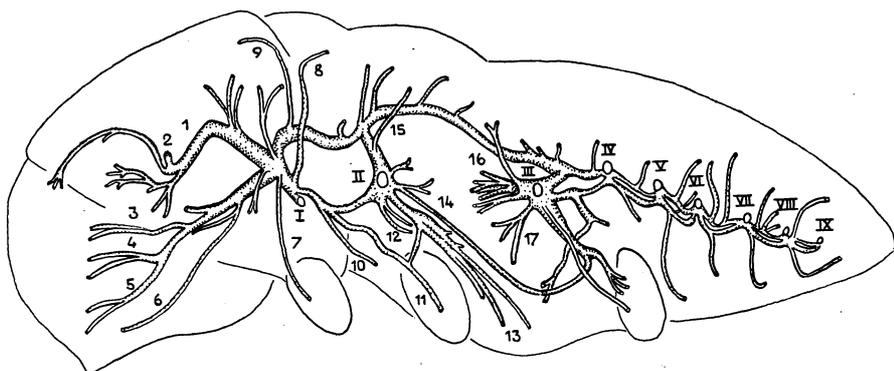


Fig. 51. *P. poligraphus*. Graphische Rekonstruktion der grösseren Tracheenstämme bei der Imago. Zeichenerklärung siehe Text.

P. poligraphus. Grafisk rekonstruktion av de grövve trachéstammarna hos imagon. Teckenförklaring, se texten.

Ast zum dorsalen Längsstamm. Hiervon geht ein Schlauch an den Hinterflügel (15). Der dorsale Längsstamm entlässt eine Anzahl von kleinen Ästen, die hauptsächlich an die dorsale Längsmuskulatur herantreten.

Auch das erste Abdominalstigma (III) entsendet in verschiedene Richtungen eine Anzahl von Ästen. Ein Bündel kleiner Zweige (16) zieht rostral zum Darmsystem und den Malpighischen Gefässen, und in rostro-ventraler Richtung läuft ein Ast zu der Muskulatur des hinteren Beinpaars (17). Ventrocaudal verläuft ein starker Stamm zum hinteren Beinpaar. Dies Beinpaar wird demnach ebenfalls von zwei Stigmen (II und III) versorgt. Caudal stellen zwei Stämme die Verbindung mit dem nächsten Stigma her. Anschliessend ist das Tracheensystem im Hinterleib von Segment zu Segment gleich. Zwischen den Stigmen verläuft jeweils ein dorsaler und ein ventraler Längsstamm, und in jedem Segment entspringen drei Äste, ein dorsaler und ein ventraler zur Muskulatur und einer medial zum Darmsystem und den übrigen Organen.

Im Vergleich mit der Larve findet man im Prinzip das gleiche Schema wieder vor. Durch das Auftreten von Flügeln und Extremitäten, deren Muskulatur eine starke Sauerstoffzufuhr verlangt, sind jedoch gewisse wesentliche Veränderungen eingetreten, die in der starken Ausbildung der Tracheenstämme der ersten drei Stigmen bestehen.

Über den Feinbau der grösseren Tracheen soll hier lediglich erwähnt werden, dass auf den Taenidien feine Härchen sitzen, die in die Hohlräume der Schläuche hineinragen (Fig. 52 B). Dujardin 1849 war der erste, der solche Härchen bei Insekten beobachtete und sie bei verschiedenen Gruppen feststellen konnte. Eine ausführliche Beschreibung der Härchen bei *Zaitia fluminea* hat Stokes 1893 gegeben. Er beschreibt sie als »internal chitinous,

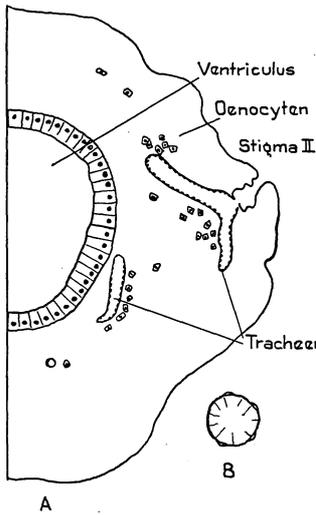


Fig. 52. *P. polygraphus*, Imago. A: halbschematisches Bild über die Ausbreitung der Oenocyten beim Stigma II. B: Schnitt durch eine Trachee mit feinen Haaren auf den Taenidien.

P. polygraphus-imago. A: halbschematiskt bild visande oenocyternas spridning vid stigma II. B: traché i genomskärning med fina hår på taenidia.

hairlike bodies arising from the fold of the taenidia and projecting into the lumen of the tubes», eine Beschreibung, die auch mit den Verhältnissen bei *Polygraphus* völlig übereinstimmt. Bei der Larve konnten solche Härchen nicht beobachtet werden. Ihre Funktion ist unbekannt.

4. Oenocyten

Bei den Larven lagen diese sehr schön segmental im Anschluss an den Hinterrand der Stigmen angeordnet (Fig. 38). Das gleiche ist auch auf einem späten praepupalen Stadium der Fall. In einem frühen Puppenstadium beginnen dagegen diese Zellen stark an Anzahl zuzunehmen, liegen aber immer noch gut gesammelt. Die Zellanhäufungen werden jedoch nach kurzer Zeit gesprengt, und die einzelnen Zellen zerstreuen sich über ein grosses Gebiet. Bei der Imago kommen daher keine segmental angeordneten Organe mehr vor, sondern nur noch eine grosse Menge zerstreuter Zellen (siehe Fig. 52). Die Anhäufung derselben ist aber in der Nähe der Stigmen am grössten, Die Histologie der Zellen ist die Gleiche wie bei den Larven, doch lässt sich der für die Larven so typische intime Kontakt mit den Tracheen nicht mehr feststellen.

5. Geschlechtsorgane

Die Geschlechtsorgane der Borkenkäfer, darunter auch *Polygraphus*, sind vor allem von Nüsslin 1911 ausführlich behandelt worden, weshalb ich hier nur kurz darauf eingehen werde.

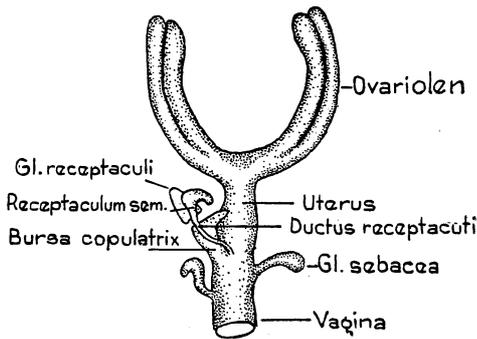


Fig. 53. *P. poligraphus*. Graphische Rekonstruktion juveniler weiblicher Geschlechtsorgane. (Imago).

P. poligraphus. Grafisk rekonstruktion av juvenila honliga genitalia.

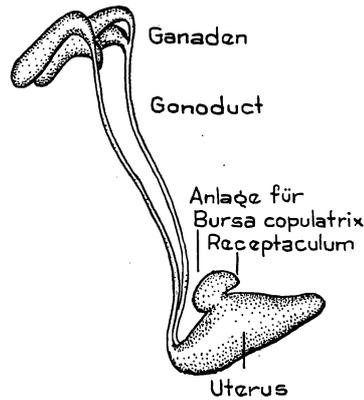


Fig. 54. *P. poligraphus*. Graphische Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane im Praepupalstadium.

P. poligraphus. Grafisk rekonstruktion av honliga genitalia i praepupalstadiet.

Das Aussehen der weiblichen Organe ist aus Fig. 53 ersichtlich. In den unpaarigen Uterus münden vier dorsal gelegene Ovariolen ein, von denen zwei auf der rechten und zwei auf der linken Seite liegen. Diese Anzahl ist konstant und typisch für die grosse *Rhynchophora*-Gruppe. Die abgebildeten Ovarien entstammen einem frischgeschlüpften Weibchen und sind noch unreif; sie enthalten noch keine fertigen Eier.

Weiterhin münden in den Uterus zwei Kittdrüsen ein, Glandulae sebaceae, deren Funktion noch nicht ganz geklärt ist. Man ist der Ansicht, dass sie im gewöhnlichen Fall einen Stoff absondern, der die Eier auf der Unterlage befestigt, aber bei vielen Borkenkäferarten werden die Eier wohl nicht angeheftet, sondern sie liegen allem Anschein nach lose in den vom Weibchen verfertigten Einischen. Kittdrüsen kommen jedoch bei den meisten Borkenkäfern mit Ausnahme von *Scolytus* und *Ernoporus* (Nüsslin) vor. *Polygraphus* besitzt ausserdem eine kräftig ausgebildete Bursa copulatrix. In unmittelbarer Nähe der Bursa mündet selbständig der Ductus receptaculi vom Receptaculum seminis. Letzteres ist gebogen und mit einer deutlichen Chitinschicht auf der Innenseite ausgekleidet. In das Receptaculum mündet die Receptaculardrüse, Glandula receptaculi, deren Sekret dazu dient, die Spermien am Leben zu erhalten.

Ich möchte hier nicht näher auf die Embryologie eingehen, sondern nur das Aussehen der weiblichen Organe auf einem späten Larvenstadium, dem Praepupalstadium, zeigen (Fig. 54). Die Gonaden sind hier schwach ausgebildet und liegen in dem dorsalen Teil der Leibeshöhle. Von ihnen laufen

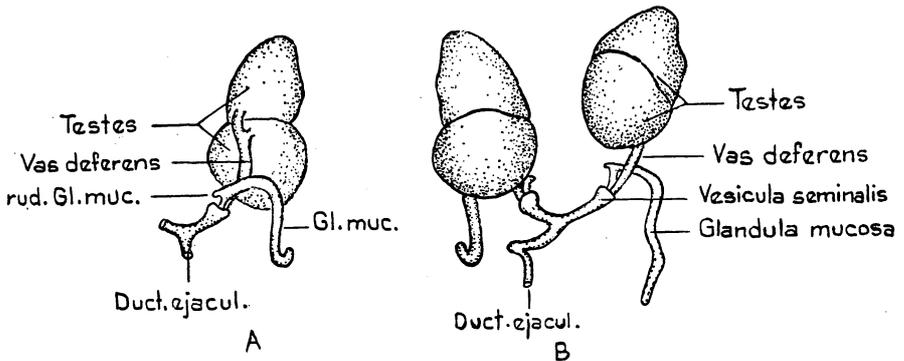


Fig. 55. *P. poligraphus*. Graphische Rekonstruktion der männlichen Geschlechtsorgane mit Ausnahme des Penis.

P. poligraphus. Grafisk rekonstruktion av hanliga genitalia med undantag av penis.

zwei lange, schmale Gonoducte zum Uterus, der medioventral liegt. Die Gonoducte folgen den Seiten des Körpers, und zwischen ihnen liegen Schlingen des Mittel- und Enddarms. In diesem Gebiet erfolgen demnach während der Metamorphose wesentliche Umgruppierungen. Der Uterus ist auf dem betreffenden Stadium undifferenziert und hat ein kleines Lumen. Auf der Dorsalseite liegen zwei Ausbuchtungen, von denen die eine rostral und die andere caudal gerichtet ist. Die rostrale ist die Anlage der Bursa copulatrix, die caudale die des Receptaculum.

Das männliche Genitalsystem (Fig. 55, 56) besteht wie das weibliche aus zwei verschiedenen Anlagen, einer primären mesodermalen und einer sekundären ektodermalen. Diese Teile sind bei älteren Larven noch selbständig und verwachsen erst in Puppenstadium mit einander.

Die Hoden bestehen aus zwei Paar halbkugelförmigen Körpern, die auf der Dorsalseite des Körpers liegen. An ihrer Unterseite entspringt ein Vas deferens, das zu der Vesicula seminalis oder »Becher« nach Nüsslin führt, wo es mit einer zungenförmigen Bildung endet. Am distalen Ende des Vas deferens mündet eine unpaarige Glandula mucosa oder Mesadenie. Bei den meisten Borkenkäfergattungen ist die Glandula mucosa paarig, nur bei *Pityophthorinae* und *Polygraphinae* ist sie unpaarig (Nüsslin). Bei *P. poligraphus* kommt jedoch ein Rudiment der zweiten Glandula in Form einer kleinen Knospe oder eines Fortsatzes vor (siehe Fig. 55, 57).

Die Vesicula seminalis hat bei Borkenkäfern einen recht komplizierten Bau. Hier stoßen im Puppenstadium die meso- und ektodermalen Teile auf einander und verschmelzen. Die Vesicula und ihre Entstehungsweise ist von Nüsslin 1911 ausführlich beschrieben worden, ausserdem haben sie Hadorn 1933 bei *Xyloterus* und Schwerdtfeger 1929 bei *Pityogenes chalcographus* abgebildet. Im Prinzip stimmen die Bilder dieser Autoren mit einander überein.

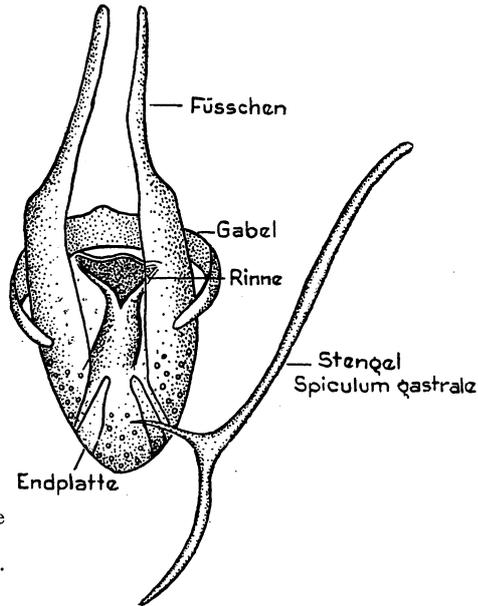


Fig. 56. *P. poligraphus*. Penis. 200-fache Vergrößerung.
P. poligraphus. Penis. Förstoring 200 ×.

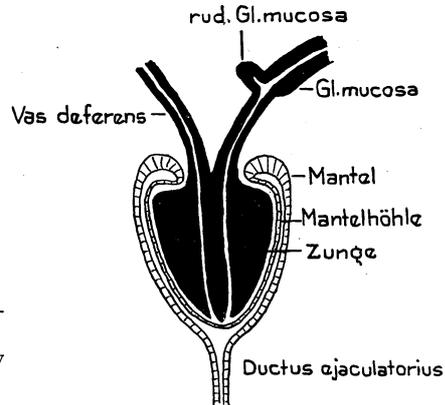


Fig. 57. *P. poligraphus*. Schematische Darstellung der Vesicula seminalis.
P. poligraphus. Schematisk teckning av vesicula seminalis.

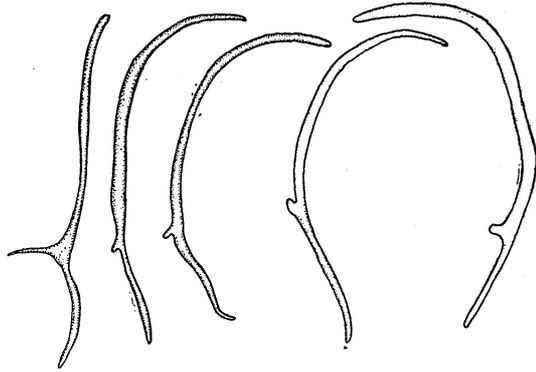
Nach Nüsslins Beschreibung ist der distale, zungenförmig ausgebildete Teil des Vas deferens und der Glandula mucosa (Fig. 57), die Zunge, von dem becherartig erweiterten Teil des Ductus ejaculatorius umgeben (Becher nach Nüsslin). Zwischen dem Rand des Bechers und dem oberen Teil der Zunge soll nach Nüsslin „eine mantelartige Hülle“ gebildet werden, die er „Mantel“ nennt. Zwischen dem Mantel und dem Becher einerseits und der Zunge andererseits entsteht ein Hohlraum, die „Mantelhöhle“. Weiter sagt der gleiche Verfasser: „Ob der Mantel vom Becher aus nach dem oberen Zungenum-

fang oder umgekehrt vom letzteren ausgewachsen ist, ob also der Mantel ektodermaler oder mesodermaler Herkunft ist, müssen wir als unentschieden dahingestellt sein lassen."

Die an mikroskopischen Schnitten untersuchten Verhältnisse bei *P. polygraphus* stimmen nicht völlig mit der von Nüsslin gegebenen Beschreibung überein, die für die Borkenkäfer im allgemeinen gelten soll. Die Fig. 57, die einen Längsschnitt durch die Vesicula eines frischgeschlüpften Exemplares schematisch darstellt, zeigt den Bau der Vesicula bei *polygraphus*, wie ich ihn auffasse. Auf dem Bild sind die mesodermalen Teile schwarz und die ektodermalen hell gestrichelt gezeichnet. Der mesodermale Teil der Vesicula besteht wie oben beschrieben aus dem zungenförmig ausgebildeten distalen Teil des Vas deferens und der Gl. mucosa (Fig. 57, Zunge), die auf der Spitze der Zunge ausmünden. Dieser Teil stimmt also mit Nüsslins Auffassung überein. Dagegen weichen die ektodermalen Teile ab. Der distale Abschnitt des Ductus ejaculatorius ist nicht, wie Nüsslin meinte, trichterförmig erweitert, sondern ist stattdessen als ein Ball zu betrachten, der auf der einen Seite von der Zunge derart eingedrückt wird, dass eine doppelwandige Schale entsteht (siehe Abbildung). Die innere Wand, die sehr dünn ist, verwächst allem Anschein nach mit der Zunge. Die Übergangszone zwischen dem äusseren und dem inneren Blatt ist merklich verdickt und nimmt später so zu, dass eine deutliche »Mantelhöhle« entsteht. In diesem Abschnitt entwickeln sich auch kontraktile Elemente. Der Mantel ist demnach bei dieser Art deutlich ektodermalen Ursprungs, und die Mantelhöhle entsteht durch eine Verdoppelung des distalen Teils des Ductus ejaculatorius.

Der Penis ist bei Borkenkäfern recht kompliziert gebaut. Sein Aussehen wurde von Nüsslin 1911 und Fuchs 1912 ausführlich beschrieben, und da meine eigenen Beobachtungen mit denen dieser Autoren völlig übereinstimmen, werde ich hier nur kurz darüber berichten und verweise im übrigen auf die oben zitierten Arbeiten und auf Fig. 56. Der Penis ist bei der hier behandelten Art verhältnismässig klein, der Peniskörper ist eiförmig. Die Füsschen sind kurz und kräftig und entspringen weit von einander getrennt. Die Gabel ist dorsal offen und hat ventral auf der Vorderseite einen deutlichen Höcker. Die Endplatten sind paarig und bilden keine Trichter. Das Innere des Penis besteht aus einer breiten Rinnenröhre, die eine Stütze für den Ductus ejaculatorius bildet. Der Praeputialsack ist schwach ausgebildet. Das Spiculum gastrale ist stark ausgebildet und in den meisten Fällen deutlich gabelig verzweigt. Sein Aussehen, besonders das der eigentlichen Gabel, variiert jedoch sehr stark, was aus Fig. 58 ersichtlich ist. Wie Fuchs konnte auch ich keine grösseren Unterschiede im Bau des Penis bei den verschiedenen *Polygraphus*-Arten feststellen.

Fig. 58. *P. poligraphus*. Verschiedene Formen des Spiculum gastrale.
P. poligraphus. Olika former av spiculum gastrale.



Kap. VII. Verbreitung und Ökologie

In einer Anzahl von vor allem deutschen Arbeiten finden sich Angaben über die Biologie und Ökologie von *P. poligraphus*. Beim Studium dieser Arbeiten erhält man ein recht unvollständiges und in vieler Hinsicht unklares Bild. Eine gute Beschreibung bestimmter biologischer Daten wurde jedoch kürzlich von Baisch 1954 veröffentlicht. In Schweden ist dieser Borkenkäfer bisher noch nicht eingehender untersucht worden. In groben Zügen wurde seine Biologie in verschiedenen Arbeiten von Spessivtseff und Trägårdh geklärt. An sonstiger nordischer Literatur bezüglich dieser Fragen ist Saalas 1923 zu nennen, der ein Teil wertvoller Aufklärungen geliefert hat. Ich werde bei der Behandlung der verschiedenen Detailprobleme auf diese Literatur zurückkommen.

1. Verbreitung

P. poligraphus hat eine sehr ausgedehnte Verbreitung. Er scheint allgemein in den eurasischen Nadelholzgebieten von Frankreich im Westen bis Japan im Osten und von Lappland im Norden bis Italien im Süden vorzukommen (Schedl 1955). In Schweden trifft man ihn überall an, aber anscheinend nicht so allgemein in den nördlichen Teilen des Landes, wo er vor allem von *P. subopacus*, aber auch von *P. punctifrons* vertreten wird. Die beiden letzteren Arten kommen dagegen in Süd- und Mittelschweden nicht vor, sondern nur in Dalekarlien und nördlich davon (Hellén e.a. 1939). Eine Angabe, dass *subopacus* in Västmanland gefunden worden sein soll, muss als unsicher angesehen werden. Überhaupt sind Fundangaben über diese drei Arten besonders von Nordschweden mit einer gewissen Zurückhaltung aufzunehmen, da allem Anschein nach bei der Bestimmung oft grosse Unsicherheit herrschte. *P. griseus* schliesslich ist bisher nur von einem Lokal im südöstlichen Schweden (Hammarsebo in Småland), Eggers 1923, bekannt.

2. Wahl der Holzart

P. poligraphus und die übrigen schwedischen Arten sind typische Fichteninsekten. Sie wurden in Skandinavien nur in seltenen Fällen auf Kiefer angetroffen (Kangas 1949). Ausser diesen beiden Baumarten sollen sie nach Trédl 1907 *Abies pectinata*, *Pinus cembra* und *P. strobus* befallen können, was aber nur selten vorkommt. Auch Barbey 1906 gibt an, dass *Abies pectinata* nur ausnahmsweise befallen wird. In Ostasien wird nach Schedl 1955 hauptsächlich *Pinus pumila* befallen.

3. Wahl der Brutbäume

Um die wirtschaftliche Bedeutung eines Forstschädling beurteilen zu können, ist es sehr wichtig zu klären, welche Bäume die schwärmenden Tiere als Brutbäume vorziehen, ob sie eine Vorliebe für bestimmte Dimensionen oder bestimmte Typen von Bäumen zeigen und ob die gewählten Bäume völlig gesund oder mehr oder weniger in ihrer Widerstandskraft geschwächt sind, mit anderen Worten, den Grad der Primärität der Insekten festzustellen. Einige dieser Fragen, besonders die letzte, lassen sich sehr schwer ganz objektiv beantworten, und es wurden verschiedene Wege beschritten, um die betreffenden Probleme näher zu präzisieren. In diesem Zusammenhang sind beispielsweise Kangas (1950) und Kraemers (1953) Untersuchungen zu nennen. Kangas hat versucht, mehr oder weniger subjektiv den Gesundheitszustand der Bäume von frischen bis zu toten in Grade zu unterteilen und hat dieselben anschliessend einer entomologischen Analyse unterworfen, um den Grad der Primärität der Insekten festzustellen. Kraemer hat einen anderen Weg eingeschlagen, indem er versuchte, den Zustand der Bäume durch Messung des osmotischen Druckes im Bast zu bestimmen und diesen in ein Verhältnis zum Befallsvermögen der Insekten zu setzen.

In den Jahren 1955—57 bot sich eine besonders günstige Gelegenheit vor allem im östlichen Schweden dar, einen Versuch zur Feststellung der Wahl der Brutbäume bei *P. poligraphus* zu machen. Der Sommer 1955 war nämlich ausnahmsweise trocken und warm — nach meteorologischen Angaben der wärmste und trockenste seit wenigstens 200 Jahren — und Mengen von Bäumen verschiedener Art, vor allem solche auf flachem und magerem Boden, litten stark durch die Dürre und zeigten im Spätsommer und Herbst 1955 verschiedene Grade von Dürreschäden. Viele der so geschädigten Fichten wurden von *poligraphus* befallen und getötet, und dieser Befall setzte sich auch 1956 in grossem Masstabe fort. In den folgenden Jahren 1957 und 1958 war dagegen der Befall von geringem Umfang.

Da diese Dürreschäden die Ursache und den Anlass der vorliegenden Untersuchungen darstellen, möchte ich zuerst ein Beispiel über den Umfang der Schäden anführen, wie es sich auf einer meiner Probeflächen im inneren

Tabelle 12. Zustand der Fichten im Mai 1956 auf der Probefläche Lämshaga, Gustavsberg.

Granarnas status maj 1956 på provyta Lämshaga, Gustavsberg.

Durchmesser in Brusthöhe Bhd	Gesunde Friska	Ge- schädigte Tynande	Tote Döda	Summe Bäume S:a träd	% geschädigt % tynande	% tot % döda
1—5	287	11	575	873	1	66
6—10	65	14	20	99	14	20
11—15	59	15	8	82	18	10
16—20	65	14	4	83	17	5
21—25	75	12	4	91	13	4
26—30	74	12	2	88	14	2
31—35	53	11	1	65	17	2
36—40	25	2	—	27	7	—
41—45	13	3	—	16	19	—
46—50	5	—	—	5	—	—
51—55	1	—	—	1	—	—
56—60	2	—	—	2	—	—
	724	94	614	1 432	7	43

Gebiet der Schären von Stockholm darstellte; dies Gebiet war besonders exponiert. Die betreffende Fläche lag in der Nähe von Gustavsberg auf Värmdölandet und hatte eine typische Schärennatur mit Felshügeln und einer mehr oder weniger dicken Bodenschicht zwischen diesen. Auf dieser Fläche wurde bei sämtlichen Fichten der Durchmesser bestimmt, und in der folgenden Tabelle 12 wurden diese aufgeteilt in solche, die keine sichtbaren Dürreschäden aufwiesen, und solche, die noch lebten, aber verschiedene Grade der Vertrocknung zeigten (geschädigte), sowie tote.

Aus der Tabelle geht hervor, dass vor allem die jüngsten Fichten der Dürre zum Opfer fielen, aber auch Bäume bis zu 30—35 cm Durchmesser in Brusthöhe starben ab. Dagegen war der Prozentsatz der geschädigten Bäume in den Grössenordnungen von 6—45 cm Bhd (Brusthöhendurchmesser) relativ konstant.

Die Frage, welche Fichten von den schwärmenden Käfern befallen werden, wirft wenigstens zwei Hauptprobleme auf: ziehen die Borkenkäfer eine bestimmte Grösse der Bäume vor und sind die Bäume, die befallen werden, ganz gesund oder mehr oder weniger in ihrer Widerstandskraft geschwächt?

Zur Klärung der ersten Frage wurden an verschiedenen Orten, hauptsächlich in den Stockholmer Schären, Fichten gemessen, die ausschliesslich von *P. poligraphus* befallen und getötet waren. Bäume, die gleichzeitig auch Befall von *Pityogenes chalcographus* und *Ips typographus* aufwiesen, wurden also hier nicht mit aufgenommen. Insgesamt wurden 762 Bäume gemessen, deren Verteilung nach Durchmesser in Brusthöhe aus dem beigefügten Diagramm ersichtlich ist (Fig. 59).

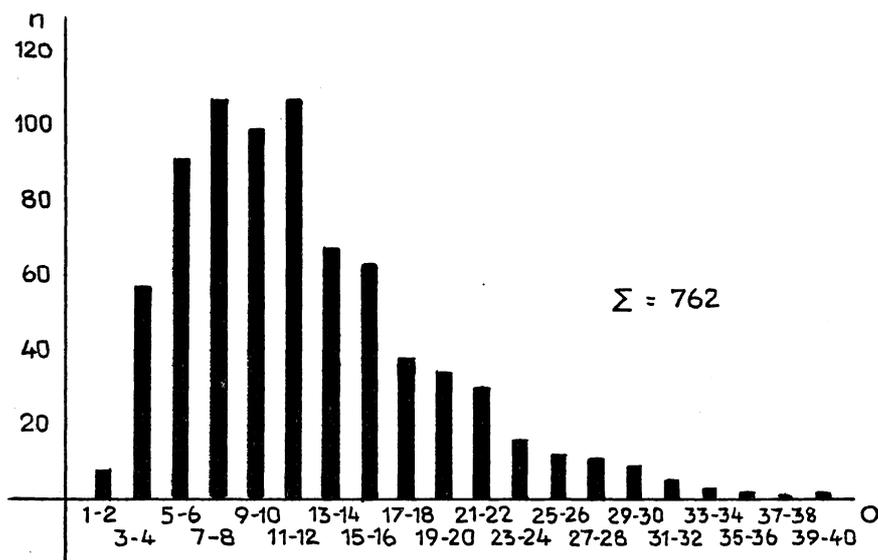


Fig. 59. Brusthöhendurchmesser von 762 in den Jahren 1955—56 von *P. poligraphus* befallenen Bäumen.

Brösthöjdsdiameter på 762 träd angripna av *P. poligraphus* 1955—56.

Aus dem Diagramm geht hervor, dass alle Dickenklassen von 2—39 cm Bhd befallen waren, der mittlere Durchmesser lag bei etwa 12 cm. Man darf sich jedoch von diesen Zahlen nicht zu der Folgerung verleiten lassen, dass *poligraphus* geringere Dimensionen vorzieht. Die Kurve gibt nämlich in grossen Zügen die Verteilung der Durchmesser des gesamten Bestandes in den untersuchten Gebieten mit Ausnahme der schwächsten Dimensionen wieder, welche nicht oder nur ausnahmsweise befallen werden. Über die Grösse der Bäume lässt sich demnach sagen, dass *poligraphus* alle Dickenklassen von Fichten befallen und töten kann; welche befallen werden, hängt also nicht von der Dimension, sondern von dem Baum als solchem ab.

Der Grad der Primärität einer Borkenkäferart ist wie oben betont sehr schwer exakt festzustellen und anzugeben, aber bevor ich auf meine eigenen Untersuchungen eingehe, kann es von Interesse sein, kurz die Ansichten darzulegen, die man diesbezüglich früher in Skandinavien hatte.

Spessivtseff 1929 wie auch Trägårdh 1939 deuten darauf hin, dass *poligraphus* auf zweierlei Weise auftreten kann; er befällt entweder Bäume, die bereits von *typographus* befallen waren, und ist demnach in diesem Fall rein sekundär, oder auch kann er Bäume angreifen, die dem Aussehen nach völlig gesund sind, und ist in diesem Falls als primär zu bezeichnen. Trägårdh fügt jedoch hinzu, dass weitere Untersuchungen erforderlich sind, um zu klären, nach welchen Grundsätzen der betreffende Borkenkäfer seine

Tabelle 13. Zustand der Fichten im Frühjahr 1956 sowie Anzahl der von *P. poligraphus* getöteten Bäume im Herbst desselben Jahres. Lämshaga.

Lämshaga. Granarnas status våren 1956 samt antalet av *P. poligraphus* dödade träd hösten samma år.

	Frühling 1956 Våren 1956		Herbst 1956 Hösten 1956	
	Aussehen Utseende	Anzahl Antal	Getötete Dödade	Prozent getötete Procent dödade
A		724	0	0
B		15	0	0
C		30	3	10
D		15	3	20
E		5	2	40
F		21	12	57
G		8	8	100
	*	818	28	3,4

* Nähere Beschreibung im Text.

* Närmare beskrivning, se texten.

Brutbäume aussucht. Saalas 1916, 1923 und 1949 meint, dass der Käfer ganz gesunde Bäume befallen kann und deshalb ein gefährlicher Schädling ist. Kangas 1946 gibt dagegen sein primäres Auftreten als »mässig« an. Boas 1923 sagt, dass bei den befallenen Bäumen keine Rede von völlig gesunden sein kann, sondern dass es sich um pilzbefallene, unterdrückte, freigestellte oder von Schneebruch und Entnadelung geschwächte Exemplare handelt, die befallen und getötet werden. Er hält ihn also für rein sekundär. Ähnliche widersprechende Auffassungen finden sich auch in der nicht skandinavischen Literatur, aber im allgemeinen scheint man doch dazu zu neigen, die befal-

lenen Bäume für mehr oder weniger geschwächt zu halten (siehe z.B. Loos 1894).

Um mir selbst eine Auffassung über den eventuellen Grad des primären Auftretens bilden zu können, untersuchte ich eine Probefläche (Lämshaga) während einiger Jahre sehr gründlich. Im Frühjahr 1956 — das Jahr nach dem trockenen Sommer — wurde jede Fichte innerhalb des Gebietes gründlich untersucht, wobei das Aussehen der Fichten vermerkt wurde. Um das Material so übersichtlich wie möglich zu gestalten, wurden die Fichten in folgende Klassen (siehe Tab. 13) eingeteilt: A. völlig gesunde ohne Dürreschäden, B. mit toter Spitze, im übrigen frisch, C. mit toten oder verfärbten letztjährigen Trieben, D. obere Hälfte des Baumes tot, E. mit gelegentlichen toten Zweigen, F. mit schütterer Benadelung und G. mit schütterer Benadelung und gelegentlichen toten Zweigen. Selbstverständlich kamen Übergänge zwischen diesen verschiedenen Klassen vor, doch liessen sich die Bäume erstaunlich leicht in die Gruppen einordnen. Gleichzeitig mit dieser Untersuchung wurden die Bäume gemessen und nummeriert. Im Herbst des gleichen Jahres wurden die Bäume erneut untersucht, um festzustellen, welche von *poligraphus* befallen waren. Die Ergebnisse dieser Untersuchung gehen aus der Tabelle 13 hervor.

Es wurden im Laufe des Sommers auf dieser Probefläche zwar nur 28 Bäume befallen, aber die Tendenz ist so deutlich zu erkennen, dass man sich meiner Meinung nach eine gute Auffassung darüber bilden kann, welche Bäume bevorzugt worden waren. So zeigt sich eindeutig, dass diejenigen Bäume, welche im Frühjahr am schwersten durch die Dürre geschädigt gewesen waren, auch prozentual den stärksten Befall aufwiesen. Im folgenden Jahr (1957) wurden weitere 5 Bäume befallen, die alle der durch schütterer Benadelung charakterisierten Gruppe zugehörten. Im Jahr 1958 erfolgte kein neuer Befall im Untersuchungsgebiet. Diese an und für sich relativ wenigen Beobachtungen weisen deutlich darauf hin, dass *poligraphus*, wenn er wählen kann, diejenigen Bäume in einem Fichtenbestand befällt, deren Widerstandskraft allem Anschein nach am meisten geschwächt ist, während die Bäume mit grösserer Lebenskraft nicht oder nur in geringen Umfang befallen werden.

In diesem Zusammenhang kann erwähnt werden, dass im Untersuchungsgebiet auch einige Fichten gefällt wurden, um zu untersuchen, ob *poligraphus* auch diese befällt. Der Befall unterblieb gänzlich. Dies bekräftigt früher gemachte Beobachtungen, dass die Art nur in Ausnahmefällen liegende Bäume befällt, was in krassem Gegensatz zu den Verhältnissen steht, wie sie nach der Literatur zu urteilen in Mitteleuropa herrschen. Ich werde bei der Behandlung der Möglichkeiten zur Bekämpfung hierauf zurückkommen.

Auch in anderen von der Dürre geschädigten Gebieten gemachte Beobachtungen stimmen ganz mit den Ergebnissen von Lämshaga überein, was mich in der Auffassung bestärkt, dass die Zahlen in der obenstehenden Tabelle ein gutes Bild von der Verteilung des Befalls auf in verschiedenem Grade geschwächte Bäume abgeben.

Die hier angeführten Gesichtspunkte erhalten eine gute Bekräftigung durch Kraemers Untersuchungen 1953 über die Wahl der Brutbäume bei *Polygraphus* mittels der Messung des osmotischen Druckes in befallenen und nicht befallenen Bäumen. Er konnte feststellen, dass der osmotische Druck in gesunden Fichten etwa 10 atm und in absterbenden etwa 3—4 atm beträgt. Durch verschiedene Versuche, auf die hier aus räumlichen Gründen nicht näher eingegangen werden kann, kam er zu dem Ergebnis, dass *Polygraphus*, wenn ihm die Möglichkeit zur Wahl gegeben ist, am liebsten Bäume mit einem Druck von 3—5 atm befällt, d.h. absterbende oder stark geschwächte Bäume. Ist dagegen das Angebot geeigneter Brutbäume nur gering, so können Bäume befallen werden, deren Druck nur auf 6 atm gesunken ist, aber auch solche Bäume sind relativ geschwächt. Zum Vergleich sei erwähnt, dass der kritische Druck im Baum für *Ips typographus* 7, *Pityogenes chalcographus* 8 und *Dendroctonus micans* 10 atm (Praeferendum 6—8) beträgt. Diese Zahlen lassen erkennen, dass von den wichtigsten und als am gefährlichsten angesehenen Borkenkäfern an Fichte *Polygraphus* bei weitem der am meisten sekundäre ist.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass *polygraphus* alle Dickenklassen der Fichte mit Ausnahme von Dimensionen unter 2 cm Bhd befällt und dass er ausgesprochen sekundär auftritt und in erster Linie Absterbende Bäume befällt.

4. Topographische Verteilung des Befalls

Allgemeine Regeln für die Verteilung des Befalls lassen sich nicht aufstellen, da alles von den lokalen Verhältnissen abhängt. Es lassen sich jedoch einige allgemeinen Gesichtspunkte anführen. Ebenso wie beispielsweise *typographus* und *chalcographus* gerne Gruppen von Bäumen befallen, kommt es auch bei *polygraphus* häufig vor, dass man grössere oder kleinere abgetötete Fichtengruppen antrifft. Zwar beobachtet man auch einzelne befallene Bäume, aber das tritt nicht mit der gleichen Häufigkeit auf. Die befallenen Bäume können frei oder in einem geschlossenen Bestand stehen. Letzteres dürfte das Häufigste sein und wird besonders von Schimitschek 1955 hervorgehoben. Dagegen dürfte die Exponierung keine entscheidende Rolle spielen. Das einzig Entscheidende ist meiner Ansicht nach, ob die Bäume sich in einem für die betreffenden Borkenkäfer geeigneten Zustand befinden. Die Tiere haben ein ausserordentlich wohlentwickeltes Vermögen, solche Bäume aufzufinden,

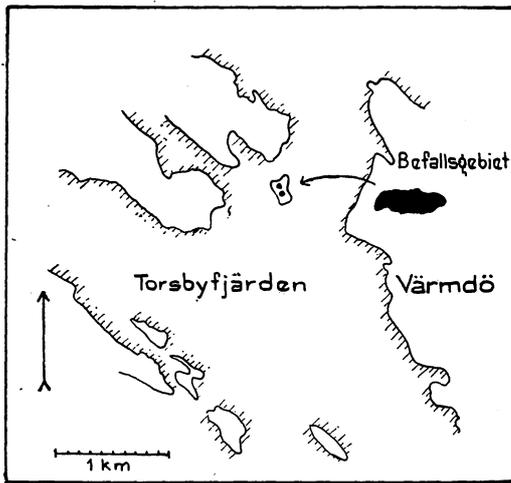


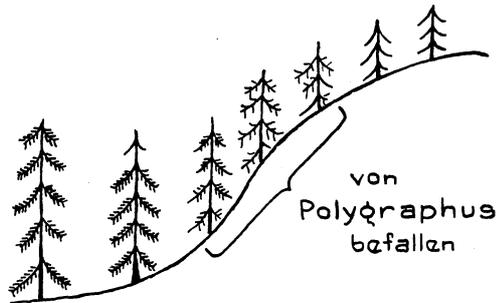
Fig. 60. Karte über den wahrscheinlichen Weg der Ausbreitung von *P. polygraphus* von einem Gebiet in den Stockholmer Schären zu einem anderen.

Karta visande trolig spridning av *P. polygraphus* från ett område till ett annat.

wie folgendes Beispiel zeigt. Auf einer kleinen, 2,3 ha grossen Insel in den Stockholmer Schären, Hästholmen bei Tynningö, auf der ich unter einer Reihe von Jahren die Insektenfauna verfolgen konnte, befanden sich zwei Fichten von je 35 cm Bhd. Im Sommer 1955 wurden diese durch die Dürre recht stark geschädigt, aber nicht befallen. *Polygraphus* kam in diesem wie auch im vorhergehenden Jahre nicht auf der Insel vor. Im Jahre 1956 erfolgte nichts, aber die Fichten waren immer noch sehr mitgenommen und erholten sich nur unbedeutend. Im Sommer 1957 dagegen wurden beide von der Wurzel bis zur Spitze von *Polygraphus* befallen. Da die Art in den vorhergegangenen Jahren nachweislich nicht auf der Insel vorgekommen war, mussten die Käfer in grossen Mengen von einer anderen Insel angeflogen sein. Es schien interessant festzustellen, woher die Käfer gekommen sein konnten, und deshalb wurden auf den umliegenden Inseln Inventierungen vorgenommen, die ergaben, dass das am nächsten gelegene grössere Befallsgebiet in etwa einem Kilometer Entfernung jenseits eines breiten Sundes lag (siehe Karte Fig. 60). Es lässt sich natürlich nicht beweisen, dass die Infektion den angedeuteten Weg genommen hat, aber es geht zumindest hervor, dass die Borkenkäfer in grossen Mengen wenigstens diese Strecke geflogen sein müssen.

Wie oben angedeutet waren die lokalen Verhältnisse von grosser Bedeutung für die Verteilung des Befalls. Vor allem beim Befall der Jahre 1955—57 spielte die Topographie eine grosse Rolle. Selbstverständlich ist dies nicht so auszulegen, dass die Topographie die Borkenkäfer direkt beeinflusste, sondern es waren die Dürreschäden, die sehr von der Beschaffenheit des Bodens abhängig waren. Bäume auf tieferem Boden kamen im allgemeinen sehr gut

Fig. 61. Verteilung des Befalls von *Polygraphus* an einem Berg-
hang.
Polygraphus-angreppens lokalisering på en bergsluttning.



durch, während solche, die auf flacherem Boden standen, mehr oder weniger deutliche Schäden aufwiesen. Fig. 61 soll schematisch ein sehr häufiges Bild in dem kleinhügeligen Felsgelände darstellen, wie es für die Schären so charakteristisch ist. Die Fichten, die zwischen den Felshügeln standen, überstanden die Dürreperiode im allgemeinen gut, da dort oft tieferer Boden und feucht ist, aber je höher sie an den Flanken der Hügel wuchsen, desto ausgeprägter wurden die Schäden, und die Bäume, die ganz oben standen, starben im allgemeinen schon im Sommer 1955 ab. Diese letzteren Bäume ebenso wie die zwischen den Hügeln wurden nicht befallen, die einen nicht, weil sie völlig tot und trocken, die anderen nicht, weil sie völlig gesund waren. Dagegen wurden in grossem Masse die Bäume an den Flanken der Hügel befallen, da sie anscheinend entsprechend geschwächt waren, um den schwärmenden Tieren zuzusagen. Auch aus der Karte (Fig. 62) geht das deutlich hervor. Sie stellt eine Probefläche bei Barnvik auf Värmdölandet dar, in die alle von *Polygraphus* befallenen und abgetöteten Fichten als schwarze Punkte eingetragen sind. (Seen ganz schwarz, Felder punktiert.) Man kann vor allem im nördlichen Teil des Gebietes erkennen, dass die befallenen Bäume in langen, sich windenden Reihen stehen. Dabei handelt es sich gerade um solche Hänge von Hügeln, von denen oben die Rede war. Ausserdem zeigt die Karte, dass die Bäume gerne gruppenweise befallen werden. Einzelne getötete Bäume gehören zu den Ausnahmen.

Das oben Angeführte kann kurz derart zusammengefasst werden, dass *polygraphus* bei der Wahl von Brutbäumen nicht von der Dicke oder Exposition des Baumes abhängig ist, sondern sich völlig durch den für einen Befall geeigneten Zustand des Baumes leiten lässt. Die schwärmenden Tiere können allem Anschein nach weit fliegen, um solche Bäume aufzusuchen.

5. Verteilung des Befalls im Baum

Über die Verteilung des Befalls im Baum finden sich in der Literatur nur einige allgemeine Angaben. So wird angegeben, dass der Befall oft in der Mitte des Baumes beginnt (Spessivtseff 1923) und sich dann derart aus-

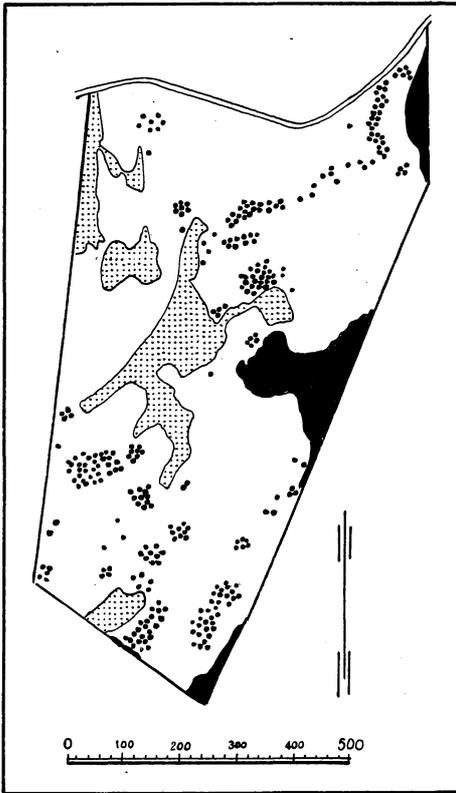


Fig. 62. Karte der Probestfläche Barnvik mit der Verteilung des *Polygraphus*-Befalls (schwarze Punkte). (Äcker punktiert, Seen schwarz.)

Karta över provyta Barnvik visande *Polygraphus*-angreppens lokalisering (svarta prickar.) (Äker = finprickat, sjöar = svarta.)

breitet, dass allmählich der ganze Baum befallen wird. Auch sollen häufig die Spitzen solcher Bäume befallen werden, die früher im Sommer von *typographus* befallen worden waren (Trädgårdh e. a.). Bei meinen Untersuchungen an befallenen Bäumen machte ich auch Notizen über die Lokalisierung des Befalls im: A. unteren Teil, B. mittleren Teil, C. Spitze, D. oberen Hälfte oder E. ganzen Baum (siehe Tabelle 14). Diese Untersuchung wurde im Frühjahr 1956 an solchen Bäumen durchgeführt, die im Spätsommer 1955 befallen worden waren, so dass *poligraphus* die einzige Borkenkäferart war. Daher konnte hier die Verteilung des Befalls nicht durch früheren Befall von anderen Borkenkäfern beeinflusst werden. Die Beobachtungen sind in der folgenden Tabelle niedergelegt.

Die Tabelle zeigt deutlich, dass in den weitaus meisten Fällen der ganze Stamm oder die oberen Teile des Baumes befallen worden waren. Nur in Ausnahmefällen konzentrierte sich der Befall lediglich auf den unteren oder mittleren Teil des Stammes. Da ich leider nur selten Gelegenheit hatte, Bäume zu beobachten, die im Begriff waren, befallen zu werden, kann ich

Tabelle 14. Verteilung des Polygraphus-Befalls in den Bäumen.
Polygraphus-angrepens lokalisation i träden.

	Aussehen Utseende	Anzahl Antal	Prozent der Gesamtzahl aller Bäume Procent av totala ant. träd	Mittlerer Durchmesser Medeldiameter
A		2	0,3	(6,0)
B		8	1,2	(10,5)
C		72	10,4	16,5
D		160	23,1	14,4
E		449	65,0	10,0
	*	691	100,0	11,6

* Nähere Beschreibung im Text.

* Närmare förklaring, se texten.

mich nicht darüber äussern, an welcher Stelle des Baumes im allgemeinen der erste Befall aufzutreten pflegt. In die Tabelle wurden auch die mittleren Durchmesser der Bäume in den verschiedenen Gruppen aufgenommen. Diese Zahlen scheinen darauf hinzuweisen, dass diejenigen Bäume, die nur im oberen Teil Befall aufweisen, etwas stärker als die übrigen waren. Andererseits waren die Bäume, die nur im unteren Teil befallen waren — leider allerdings nur zwei —, die dünnsten. Möglicherweise lässt sich dies dadurch erklären, dass die Rinde bei dicken Bäumen im unteren Teil zu dick und bei dünneren Bäumen im oberen Teil zu dünn ist.

Kap. VIII. Biologie

I. Schwärmen

In der mitteleuropäischen Literatur findet sich zahlreiche Angaben über die Flugzeit, da diese jedoch nicht mit den Verhältnissen in Schweden übereinstimmen. will ich hier nicht näher darauf eingehen. Nach Spessivtseff 1923 und Trägårdh 1939 soll *poligraphus* in Schweden ein ausgesprochener

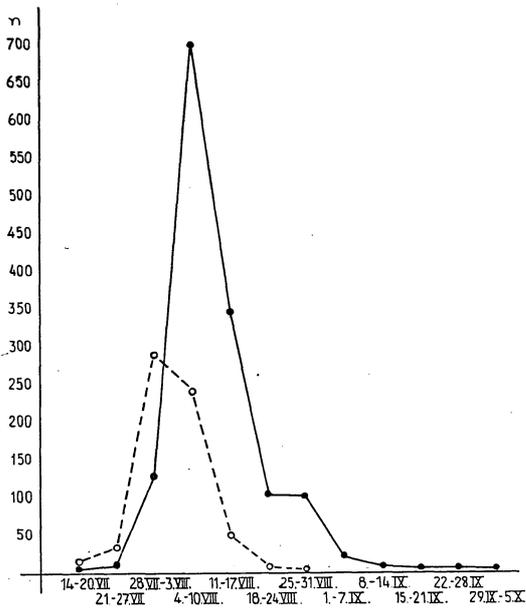


Fig. 63. *P. polygraphus*. Schlüpf-
frequenz. Fläche Barnvik
gestrichelt, Lämshaga
ausgezogen.

P. polygraphus. Kläckningsfre-
kvens. Streckat: Barnviks-
ytan, heldraget: Lämshaga-
ytan.

Spätflieger sein. Das Schwärmen soll demnach Ende Juni — Anfang Juli stattfinden. Saalas 1923 gibt dagegen an, dass er frisch angefangene Gangsysteme in Finnland erst Ende Juli — Anfang August beobachten konnte. Auch nach Kangas 1946 liegt die Hauptflugzeit in der zweiten Hälfte des Juli und erstreckt sich dann über den ganzen August.

Es wurde schon früher darauf hingewiesen, dass die Käfer freigestellte Bäume und solche im geschlossenen Bestand befallen können. Diese verschiedenartige Exponierung hat zur Folge, dass die Entwicklungsdauer stark variieren kann. So geht die Entwicklung in den sonnenexponierten Bäumen schneller und in den beschatteten wesentlich langsamer vor sich, was sich im Eintritt der Schwärmzeit widerspiegelt. Daher ist die Schwärmzeit stark in die Länge gezogen. Das bisher zeitigste beobachtete Auftreten frischgeschlüpfter Käfer war am 29. Juni bei Stocksund nahe Stockholm. Dort hatten die befallenen Bäume frei an einem Südhang gestanden und waren während des Winters gefällt und zu Brennholz aufgearbeitet worden; die Holzstösse lagen ebenfalls frei nach Süden exponiert. In diesem Brennholz überwinterten die Larven im dritten Stadium (siehe Fig. 68) und schlüpfen wie gesagt bereits Ende Juni, doch dürfte dies meiner Ansicht nach auf Grund der besonderen Umstände ausnahmsweise früh sein. Im gleichen Jahr wurden auf den Probeflächen von Barnvik und Lämshaga erst am 12. Juli frischgeschlüpfte, noch nicht ausgefärbte Imagines gefunden. Nach an verschiedenen Stellen in Mittelschweden gemachten Beobachtungen beginnt

das Schwärmen hauptsächlich Ende Juli oder Anfang August. Figur 63 zeigt je ein Schlüpfzeitdiagramm von einem Probestamm auf der Barnvik- und einem auf der Lämshagafläche. Der erstere stand in einem ziemlich lichten Bestand auf einem Südosthang und der letztere in einem dicht geschlossenen Bestand auf einem Nordhang. Trotz der unterschiedlichen Exponierung begannen die Tiere gleichzeitig Mitte Juli zu schlüpfen. Auf der Barnvikfläche fiel die Hauptschwärmzeit auf den Monatswechsel Juli—August und erstreckte sich über den ganzen Monat. Auf der anderen Probefläche trat die Hauptschwärmzeit etwa eine Woche später ein, dehnte sich über den ganzen August und September aus und endete nicht vor Anfang Oktober. Auf dieser Fläche schlüpfen die Tiere demnach während etwa 12 Wochen, auf der ersteren während etwa 7 Wochen. Die Verhältnisse sollen weiter unten noch näher analysiert werden.

Die angeführten Beispiele zeigen, dass die Tiere — wenigstens in der Umgebung von Stockholm — je nach der Exponierung des Baumes von Mitte Juni bis Anfang Oktober schlüpfen können; dies hängt aber auch, vermutlich sogar vorwiegend, davon ab, wann die Bäume mit Eiern belegt worden waren, worauf ich weiter unten zurückkommen werde. Die Hauptschwärmzeit liegt jedoch Ende Juli—Anfang August. Wahrscheinlich kommen kleinere Verschiebungen vor, die durch die Witterung des Sommers bedingt sind.

Die einzige Angabe darüber, zu welcher Tageszeit das eigentliche Schwärmen stattfindet, fand ich bei Heeger 1866, der erwähnt, dass die Käfer am Abend fliegen. Um Näheres darüber zu erfahren, legte ich einige befallene Stämme in Zuchtkästen, die in einem hellen, aber nicht sonnenbeschieenen Raum aufgestellt wurden. Von 8⁰⁰ bis 22⁰⁰ Uhr wurden stündlich alle in dem Glasrohr erscheinenden Käfer ausgezählt.* Die Zählungen wurden während einer Woche (1.—6. August 1957) vorgenommen und umfassten 1 213 Käfer. Die Ergebnisse sind aus dem Diagramm auf Fig. 64 ersichtlich.

Das Diagramm zeigt, dass *poligraphus* im Gegensatz zu der Mehrzahl anderer Borkenkäferarten ein ausgeprägter Nachmittags- und Abendschwärmer ist. Bis 15⁰⁰ Uhr erschienen relativ wenige Tiere, doch danach nahm ihre Anzahl stark zu und erreichte ein Maximum zwischen 17⁰⁰ und 20⁰⁰ Uhr. Nach 21⁰⁰ Uhr war es völlig dunkel, so dass keine weiteren Käfer mehr zum Vorschein kamen. Es konnte daher mit dieser Methode nicht entschieden werden, ob die Tiere während der Nacht ebenso aktiv waren wie während der Abendstunden. Freilandbeobachtungen an Tieren, die im Begriff waren, sich in einen Baum einzubohren, ergaben, dass diese in den Abendstunden äusserst aktiv waren und dass die Aktivität gegen Mitternacht abnahm.

* Zwischen 21⁰⁰ und 8⁰⁰ krochen keine Tiere hervor.

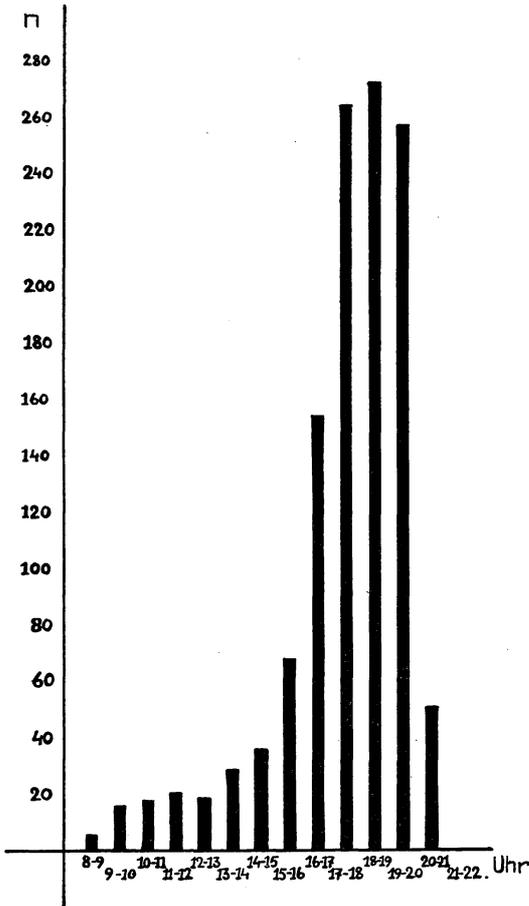


Fig. 64. Tageszeitliche Verteilung des Schlüpfens von *P. poligraphus* in der Woche vom 1.—5. August 1957. Kläckningsfrekvensen av *P. poligraphus* under dygnets timmar veckan den 1—5 augusti 1957.

Ich möchte es deshalb für wahrscheinlich halten, dass die Schwärminintensität etwa dem Bild folgt, das sich aus dem Diagramm ergibt.

2. Anlage und Ausbildung der Gangsysteme

Die Anlage der Gangsysteme wurde von Baisch 1954 beschrieben. Danach machen die Männchen das Eingangsloch und verfertigen auch die verhältnismässig grosse, im allgemeinen vieleckige Rammelkammer. Nach Beendigung dieser Arbeit sollen die Männchen die Weibchen anlocken, indem sie den Hinterleib durch das Eingangsloch herausstecken. Danach soll in der Rammelkammer die Befruchtung stattfinden, wonach die Weibchen mit der Anlage der Muttergänge beginnen. Die hauptsächliche Aufgabe des Männchen soll dann sein, das Bohrmehl durch das Eingangsloch zu entfernen.

Völlig andere Verhältnisse wurden von Swaine und Simpson 1929 für die in Nordamerika häufige Art *Polygraphus rufipennis* Kirby beschrieben. Bei dieser Art soll zuerst das Weibchen die Rammelkammer anlegen, wonach ein Männchen später hinzukommt und ihr bei der Arbeit hilft. Zu diesem ersten Paar können sich später ein oder mehrere Weibchen gesellen.

Ich hatte am 10. August 1958 das Glück, auf Hästholmen in den Stockholmer Schären eine Fichte beobachten zu können, die gerade von *polygraphus* befallen wurde. Die betreffende Fichte war praktisch abgestorben, nur an wenigen Zweigen sassen noch einige grüne Nadeln. Ich hatte diesen Baum einige Zeit aufmerksam verfolgt, und nach etwa einer Woche kühlen Wetters kam ein schöner und warmer Tag. Am Abend desselben Tages wurde der Baum von grossen Mengen schwärmender Käfer befallen. Die Temperatur betrug 13—14° C, das Wetter war klar und still. Eine Anzahl von Beobachtungen an diesem Abend ergab ein recht gutes Bild von der ersten Anlage des Gangsystems. In sämtlichen beobachteten Fällen machten die Männchen das Eingangsloch, begleitet von einem oder umgeben von mehreren Weibchen, die sich unruhig und mit zitternden Antennen dabei hielten und in ihrem Eifer sogar selbst am eigentlichen Einbohren teilnahmen, indem sie in die Ränder des Loches bissen, an dem das Männchen arbeitete. Mit dem Eindringen des Männchens durch die Rinde folgten nacheinander die Weibchen nach, sowie sie Platz fanden. Durch die Rinde eingedrungen nahmen auch die Weibchen bei der Anlage der Rammelkammer teil. Öffnete man eine solche eben begonnene Rammelkammer, so konnte man einen sehr engen Raum sehen, in dem sich das Männchen und zwei bis drei Weibchen dicht neben einander befanden, und es war so eng, dass die Tiere gerade Platz fanden. Meist sass das Männchen in der Mitte, dem Eingangsloch am nächsten, und das Bild deutete darauf, dass hauptsächlich die Weibchen an der Erweiterung der Kammer arbeiteten, während das Männchen das Bohrmehl durch das Eingangsloch ins Freie beförderte.

Erst wenn die Kammer ganz fertiggestellt war, gingen die Weibchen zur Anlage der Muttergänge über. Nach diesen Beobachtungen verfertigen also die Männchen das Eingangsloch, während es hauptsächlich die Weibchen sind, die die eigentliche Rammelkammer anlegen. Es konnte jedoch nicht festgestellt werden, wann und wo die Befruchtung stattfindet. Eine Kopulation konnte aber weder aussen auf dem Stamm noch während des Einbohrens oder der Arbeit mit der Rammelkammer beobachtet werden. Möglicherweise findet sie erst statt, wenn die Weibchen mit den Muttergängen begonnen haben.

Die obige Beschreibung bezieht sich auf einen Baum, der gleichzeitig von einer grossen Menge schwärmender Tiere befallen wurde. Bei einer anderen Gelegenheit, am 3. September 1958, fand ich bei Hammarsebo in Ost-Smä-

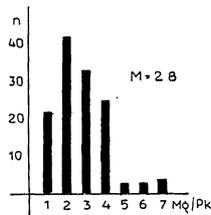


Fig. 65. *P. polygraphus*. Anzahl Muttergänge pro Rammelkammer.
P. polygraphus. Antalet modergångar per parningskammare.

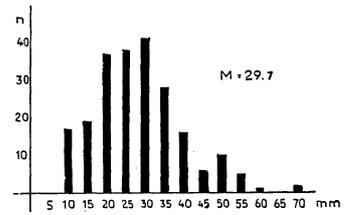


Fig. 66. *P. polygraphus*. Länge der Muttergänge.
P. polygraphus. Modergångarnas längd.

land eine Fichte, die kürzlich von relativ wenig Käfern befallen worden war. Wenigstens in einer Hinsicht konnte hier das Bild von der ersten Anlage des Gangsystems vervollständigt werden. In dem betreffenden Baum wurde eine Anzahl einzelner Männchen vorgefunden. Es ist deutlich, dass diese, wenn sie nicht von einem Weibchen begleitet sind, sich nur zu etwa 4/5 ihrer Länge einbohren, so dass das Körperende etwas über die Oberfläche der Rinde herausragt. In dieser Stellung scheinen sie zu verharren, bis ein Weibchen hinzukommt, wonach sie auf die gleiche Weise mit dem Einbohren fortsetzen, wie oben von dem Baum von Hästholmen beschrieben. Ein einzelnes Männchen verfertigt demnach keine Rammelkammer, was im Gegensatz zu Baischs Beobachtungen an deutschem Material steht, sondern nur ein kurzes Eingangsloch, in welchem es selbst sitzt. Erst wenn ein oder mehrere Weibchen hinzukommen, wird anscheinend von diesen selbst mit der Anlage der Rammelkammer begonnen, worauf oben hingewiesen wurde.

Von der Rammelkammer gehen sternförmig die Muttergänge ohne deutliche Orientierung in horizontaler oder vertikaler Richtung aus. Vor allem in der älteren forstentomologischen Literatur (z. B. Ratzeburg 1839, Nitsche 1889, Eckstein 1897) wurde als Charakteristikum für die Gangsysteme von *Polygraphus* darauf hingewiesen, dass sie aus „zweiarmigen Waagegängen“ (Ratzeburg) bestehen. Für nähere Literaturhinweise in dieser Frage verweise ich auf Fuchs 1907. Dieser alte Fehler wurde jedoch in der neueren Literatur berichtigt. Zweifellos sind die Gänge sternförmig angeordnet, doch kann ihre Anzahl und Länge stark variieren.

So variierte in 132 untersuchten Gangsystemen die Anzahl der Muttergänge zwischen 1 und 7. Die Verteilung geht aus dem Diagramm in Fig. 65 hervor. Der Durchschnitt betrug 2,8 Muttergänge pro Gangsystem. Baisch 1954 gibt an, dass ihre Anzahl zwischen 1 und 8 variiert und dass der Durchschnitt 3—4 beträgt. Saalas 1923 hat in seinen Untersuchungen 1—6 Muttergänge pro System gefunden. Nach seinen Angaben lässt sich der Durchschnitt mit 2,6 pro System berechnen.

Auch die Länge der Muttergänge kann innerhalb weiter Grenzen variieren. Dies ist aus dem Diagramm Fig. 66 ersichtlich. Es wurden Längen zwischen 10 und 70 mm beobachtet. Die mittlere Länge von 220 gemessenen Gängen betrug 30 mm. Saalas gibt die normale Länge mit 25—35 mm, gelegentlich bis zu 45 mm an. Nach Baisch ist die Länge 10—60 mm, im Durchschnitt 30—40 mm. Im Vergleich mit vielen anderen Borkenkäfern von gleicher Grösse sind demnach die Gänge verhältnismässig kurz.

Die Muttergänge verlaufen wenigstens bei dicker Rinde ganz in der Rinde; die Muttertiere scheinen die Kambiumschicht zu vermeiden. Man sieht daher beim Abheben der Rinde wenig oder nichts von diesen Gängen. Wenn dagegen die Systeme in dünn berindeten Abschnitten angelegt werden, sind die Verhältnisse anders. Die Gänge finden dann nicht in der Rinde Platz, sondern müssen tiefer liegen; sie sind auf der Innenseite der Rinde sichtbar und können sogar die Oberfläche des Holzes furchen.

Die Gänge sind immer mit dicht gestopftem Bohrmehl gefüllt, nur die Rammelkammer und die äusseren Teile der Muttergänge, wo sich die Käfer befinden, sind frei von Bohrmehl. Dies deutet darauf, dass das Weibchen nicht mehr mit dem Männchen zusammenkommt, nachdem es mit der Anlage des Mutterganges begonnen hat. Demnach scheint eine wiederholte Befruchtung nicht stattzufinden. Auch auf dem Wege über Luftlöcher kann eine Befruchtung nicht mehr geschehen, da solche nicht vorkommen.

3. Eiablage, Eizahl und Überwinterung

Die Eier werden in kleine Einischen abgelegt, die sich in den Wänden der Muttergänge befinden. Die einzige Angabe über die Eizahl steht bei Baisch, wonach die Anzahl der Einischen in den Muttergängen stark variiert und im Durchschnitt etwa 25—30 betragen dürfte. Ich stellte ebenfalls fest, dass die Eizahl sehr unterschiedlich und schwer genau festzustellen ist, was mit der oft lange ausgedehnten Eiablagezeit zusammenhängt (mehr darüber weiter unten). Ich habe versucht, an Hand von Rindenanalysen die durchschnittliche Anzahl von Larven pro Muttergang zu berechnen, und fand in 181 Muttergängen 1648 Larven, was 9,1 Larven pro Muttergang entspricht. Wenn man davon ausgeht, dass aus einem Teil der Eier keine Larven schlüpfen, kann man die Anzahl der normalerweise von einem Weibchen abgelegten Eier grob auf 10—15 schätzen. Ich fand jedoch gelegentlich wesentlich grössere Werte, z. B. enthielt ein 60 mm langer Gang 32 Einischen.

Die Larvengänge gehen wie üblich rechtwinklig von den Muttergängen aus, winden sich jedoch bald nach den Seiten und auch in die Tiefe. Aus Rindenanalysen geht hervor, dass die kleinen Larven ziemlich bald zur Kambiumschicht streben, wo sie aber nicht die ganze Zeit verweilen, sondern vielmehr zwischen ihr und der Rinde auf und nieder wandern. Dies führt zu

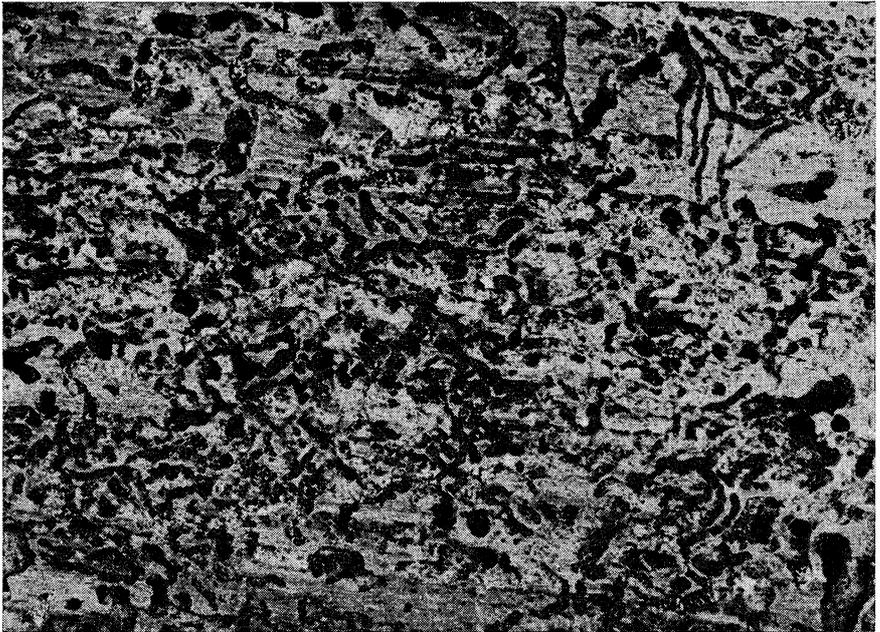


Fig. 67. Innensida av bark med Reifungsfrass.
Innsidan av bark visande näringsgnaget.

dem charakteristischen Bild der Gangsysteme, das man erhält, wenn man die Rinde abhebt. Sind die Larven ausgewachsen, so wird das Ende des Ganges zu einer Puppenwiege erweitert, in der die Verpuppung stattfindet. Nach Baisch soll die Verpuppung meist dicht unter der Oberfläche der Rinde vor sich gehen, ich selbst dagegen konnte überall in der Rinde oder dem Bast Puppen finden und keine Bevorzugung einer bestimmten Schicht feststellen.

Die Käfer verlassen die Rinde nicht gleich nach dem Schlüpfen, sondern verbleiben dort etwa eine Woche und führen ihren Reifungsfrass aus. Dadurch wird die Rinde auf charakteristische Weise zerfressen und mit feinem braunem Nagsel gefüllt (Fig. 67). Erst dann suchen die Käfer durch ein kreisrundes Flugloch von etwa 1 mm Durchmesser das Freie.

Wie weiter oben dargestellt kann die Schwärmzeit sehr ausgedehnt sein und rund von Mittsommer bis in den Oktober hinein dauern. Infolgedessen ist auch die Eiablagezeit in die Länge gezogen, was verursacht, dass die Larvenentwicklung bis zum Eintritt des Winters unterschiedlich weit fortgeschritten ist.

Zur Klärung der Frage, in welchen Entwicklungsstadien die Überwinterung stattfindet, wurden von verschiedenen Lokalen und Bäumen rund 35 Proben eingesammelt. Diese wurden genau untersucht, und die Kopfkapseln der vorgefundenen Larven wurden zur Bestimmung der Larvenstadien gemessen.

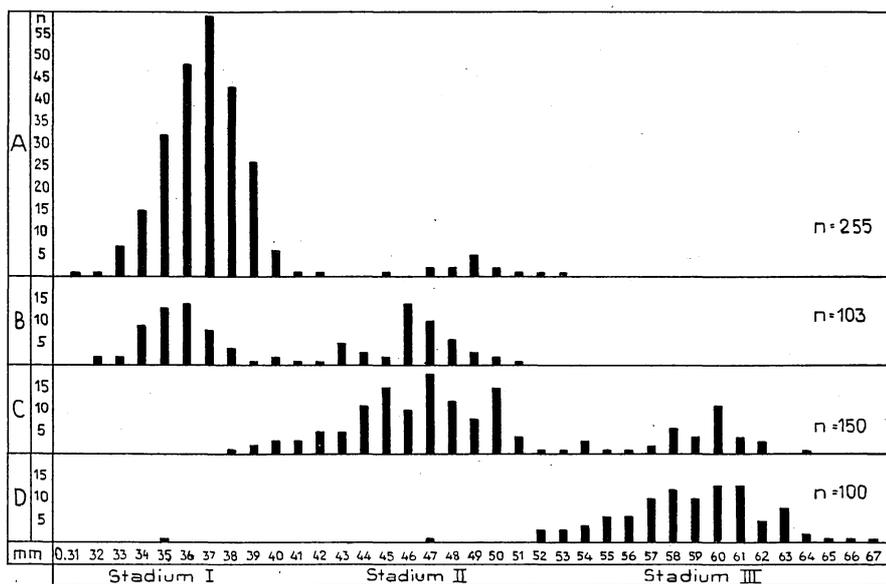


Fig. 68. Grössenverteilung der Larven von *P. poligraphus* während des Überwinterns. A: Nyköping, B: Lämshaga, C: Barnvik, D: Stocksund.

Storleksfördelningen av *P. poligraphus*-larverna under övervintringen. A: Nyköping, B: Lämshaga, C: Barnvik, D: Stocksund.

Die Analysen ergaben, dass die Larven in allen Stadien mit Ausnahme des Praepupalstadium überwintern. In Fig. 68 sind vier repräsentative Beispiele dargestellt. Das Beispiel A stammt aus der Gegend von Nyköping. Hier waren die Käfer auffallend spät geschwärmt, und die grosse Mehrzahl der Larven überwinterte im ersten, nur wenige im zweiten Stadium. Beispiel B stammt von einem Probestamm in einem dicht geschlossenen Bestand auf der Lämshaga-Fläche. Beispiel C kommt von einem Probestamm in einem lichten Bestand auf der Barnvik-Fläche. Hier befanden sich die meisten Larven im zweiten, viele aber auch schon im dritten Stadium. Beispiel D schliesslich stammt von einem stark exponierten Baum bei Stocksund; die hier vorgefundenen Larven hatten mit zwei Ausnahmen schon das dritte Stadium erreicht. Wie die Beispiele zeigen, kann also die Überwinterung in jedem der drei Larvenstadien stattfinden. Eier wurden in den Analysen nicht vorgefunden, doch halte ich es nicht für unwahrscheinlich, dass auch dies Stadium überwintern kann. Die Weibchen legen nämlich bis spät im Herbst Eier ab, und es ist nicht ausgeschlossen, dass ein Teil der Eier nicht vor dem Einsetzen stärkerer Kälte auskommt. Larven im Praepupalstadium und Puppen wurden ebenfalls nicht in den Analysen gefunden, und es ist zweifelhaft, ob die Tiere — zumindest in Mittel- und Nordschweden — in diesen Stadien überwintern.



Fig. 69. *P. poligraphus*. Photographie eines Gangsystems am 13. Dez. 1956, Probestfläche Lämshaga. Man sieht die in der Mitte liegende Rammelkammer mit dem Männchen und fünf Muttergänge mit Weibchen in ihren jeweiligen „Überwinterungskammern“.

P. poligraphus. Fotografi av gångsystem den 13 dec. 1956 från Lämshaga-ytan visande den centralt belägna parningskammaren med hanen och fem modergångar med honorna i sina »övervintringskammare».

Über die Überwinterung der Imagines ist es schwerer, sich ein klares Bild zu verschaffen. Bei den Winteranalysen wurden leere Gangsysteme, solche mit toten Muttertieren und auch mit lebenden Käfern vorgefunden. Ein genaueres Studium ergibt jedoch, dass die Bäume, in denen die Larven im zweiten oder dritten Stadium überwintern, hauptsächlich leere Gänge oder tote Muttertiere enthalten, während man in denjenigen Bäumen, in welchen die Überwinterung hauptsächlich im ersten Stadium stattfindet, in fast jedem Muttergang lebende Muttertiere antrifft. Zum grossen Teil befinden sich auch noch Männchen in den Rammelkammern. Dies ist vermutlich so zu erklären, dass die ersteren Bäume relativ früh im Sommer befallen und mit Eiern belegt worden waren und dass hier die Weibchen mit der Eiablage vor Eintritt des Winters fertig waren. In den spät befallenen Bäumen konnten die Muttertiere dagegen die Eiablage nicht im Herbst beenden. Eine Analyse solcher spät befallenen Bäume im Frühjahr zeigt nämlich, dass die Weibchen dann mit der Eiablage fortfahren. In solchen Bäumen kommen demnach Larven von zwei Brutten vor, erstens aus im Herbst und zweitens aus im Frühjahr gelegten Eiern. Dies kommt bei früh befallenen Bäumen nicht vor.

Auch im Aussehen der Gangsysteme spiegeln sich diese Verhältnisse wieder. In spät befallenen Bäumen, wo die Weibchen noch nicht mit der Eiablage

fertig sind, verfertigen sie im Herbst mit dem Eintritt der Kälte eine Rammelkammer-ähnliche Erweiterung, in der sie überwintern. Die Photographie in Fig. 69 zeigt ein solches Gangsystem von einem sehr spät befallenen Baum. Sie wurde am 13. Dezember aufgenommen und zeigt die zentral gelegene Rammelkammer mit dem Männchen und fünf Weibchen in ihren jeweiligen „Überwinterungskammern“. Diese Erweiterungen der Gänge stimmen völlig mit den von Baisch und anderen veröffentlichten Bildern aus Mitteleuropa überein, wo sie allgemein als Regenerationsfrass aufgefasst wurden. Es ist möglich, dass es sich auch um einen solchen handelt, aber in diesem Fall findet er hier bereits im Herbst statt, selbst wenn die Weibchen dann wie in dem abgebildeten Beispiel noch nicht mehr als einige wenige Eier abgelegt haben. Im Frühjahr setzen dann die Weibchen den Ausbau der Muttergänge und die Eiablage fort. Ähnliche besonders ausgebildete „Überwinterungsgänge“ hat Schwerdtfeger 1929 bei *Pityogenes chalcographus* beschrieben.

In dem einleitenden systematischen Kapitel wurde bereits darauf hingewiesen, dass in der älteren Literatur durchweg die Männchen mit den Weibchen verwechselt wurden. Möglicherweise lässt sich dieser Fehler dadurch erklären, dass man solche Gangsysteme untersucht hatte, in denen die Weibchen ihren Regenerationsfrass ausgeführt hatten und sich in der Erweiterung des Mutterganges befanden. Vielleicht wurden diese Erweiterungen, die in ihrem Aussehen stark an Rammelkammern erinnern, mit solchen verwechselt, und man glaubte demzufolge Männchen anstelle von Weibchen beobachtet zu haben.

4. Generationsdauer

Die Generationsdauer variiert in verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes der Art stark. Vor allem in Mitteleuropa wurde zeitweise die Frage, wie viele Generationen pro Jahr vorkommen, lebhaft diskutiert. Als Extreme sind zu nennen die Angaben von Barbey 1906, dass in einem Jahr drei Generationen auftreten können, und von Baisch 1954, dass gelegentlich nicht einmal eine einzige Generation die Entwicklung in einem Jahre abschliessen kann. Man neigt heute allgemein der Auffassung zu, dass zwei Generationen pro Jahr vorkommen. Ich bin nicht in der Lage, mich zu dieser Frage zu äussern, aber viele der Angaben vom Kontinent scheinen mir schwach begründet und gelegentlich nur auf vereinzelt Beobachtungen basiert zu sein.

In der nordischen Literatur sagt Boas 1923, dass *poligraphus* in Dänemark zwei Generationen pro Jahr hat. Da die Art nach der gleichen Quelle

bereits im April—Mai mit der Eiablage beginnt, ist es nicht ausgeschlossen, dass zwei Generationen auftreten. Beier-Petersen 1956 drückt sich vorsichtiger aus und meint, dass man nicht sicher weiss, wie die Verhältnisse in Dänemark sind, obwohl Lövendal und Boas zwei Generationen pro Jahr angeben. Spessivtseff 1923 und Trägårdh 1939 geben an, dass die Generation einjährig ist. Zum gleichen Ergebnis kam auch Saalas 1923 in Finnland.

Auch meine eigenen Untersuchungen ergaben unzweideutig, dass nur eine Generation pro Jahr auftritt. Die Entwicklungsdauer kann jedoch beträchtlich variieren. Wie weiter oben beschrieben findet bei „normal“ schwärmenden Tieren die Eiablage im Spätsommer und Herbst statt, während die spät fliegenden Käfer zwar im Herbst mit der Eiablage beginnen, jedoch im folgenden Frühjahr damit fortfahren. Um den eventuellen Einfluss der Eiablagezeit auf den Schlüpftermin der Käfer festzustellen, wurden zwei Probestämme ausgewählt und zwar einer auf der Barnvik-Fläche, in dem die Eiablage im Herbst abgeschlossen war und die Larven im zweiten und dritten Stadium überwinterten (Fig. 68 C). Der andere Baum wurde auf der Lämshaga-Fläche ausgewählt; er war spät im Herbst befallen worden, die Larven überwinterten im ersten und zweiten Stadium (Fig. 68 B), und die Gangsysteme waren schwach entwickelt (Fig. 69). In diesem Baum wurde die Eiablage im Frühjahr fortgesetzt.

Beide Bäume wurden in der zweiten Julihälfte gefällt und in Stücken in Zuchtkästen gepackt. Dies stellt zwar einen unnatürlichen Eingriff dar, aber da die Proben von beiden Flächen auf die gleiche Weise behandelt wurden, dürften sie doch vergleichbar sein. Die Ergebnisse der Zucht gehen aus Fig. 63 hervor, in der die Anzahl der wöchentlich erschienenen Käfer dargestellt ist. Man sieht sofort, dass das Maximum des Schlüpfens bei dem früher befallenen Baum (gestrichelt) zeitiger eintrat und nach August keine Tiere mehr schlüpften. Bei dem anderen Baum (ausgezogen), in dem auch im Frühjahr des gleichen Jahres Eier abgelegt worden waren, lag das Maximum eine Woche später, und das Schlüpfen setzte sich bis in den Oktober fort. Ich möchte es für am wahrscheinlichsten halten, dass die zuletzt geschlüpften Käfer von Frühjahrseiern abstammten. Die Untersuchung eines anderen Baumes auf der Lämshaga-Fläche, der den ganzen Sommer über stehen geblieben war und in dem ebenfalls im Frühjahr noch Eier abgelegt worden waren, ergab, dass im Herbst des gleichen Jahres weder Larven oder Puppen noch Imagines mehr vorhanden waren. Daraus geht hervor, dass die Käfer im Spätsommer und Herbst schlüpfen, selbst wenn die Eier auch erst im Frühjahr des gleichen Jahres abgelegt worden waren; die Tiere holen also mehr oder weniger ihre bereits im Spätsommer des vorhergehenden Jahres aus dem Ei geschlüpften Geschwister ein.

Tabelle 15. Geschlechtsverhältnis bei *P. poligraphus* auf verschiedenen Probeflächen.
Könsknoten hos *P. poligraphus* på olika provtytor.

	Männchen Hanar	Weibchen Honor	Summe Summa	% Männchen % hanar
Mögstorp.....	67	127	194	34,5
Barnvik.....	314	499	813	38,6
Järlåsa.....	418	598	1 016	41,1
Hästholmen.....	504	707	1 211	41,6
Lämshaga.....	592	822	1 414	41,9
Ingarö.....	539	593	1 132	47,6
Summe bzw. Durchschnitt.. Summa resp. medeltal	2 434	3 346	5 780	42,1

5. Geschlechtsverhältnis

In der Literatur finden sich keine Angaben über das Geschlechtsverhältnis bei *Polygraphus*. Zur Klärung dieser Frage wurde das Geschlecht einer grossen Anzahl gezüchteter Tiere von verschiedenen Lokalen bestimmt; die erhaltenen Werte sind aus Tabelle 15 ersichtlich.

Die Tabelle zeigt, dass das Geschlechtsverhältnis von Lokal zu Lokal innerhalb recht weiter Grenzen variiert, doch waren in sämtlichen Fällen die Männchen in der Minderzahl.

Eine Untersuchung des Geschlechtsverhältnisses bei einigen anderen polygamien Arten wie *Ips typographus* und *Pityogenes chalcographus* (Schwerdtfeger 1925) ergab ein Verhältnis von 1 : 1. Klauser 1954 fand dagegen bei Zuchtversuchen mit *P. chalcographus* 43 % Männchen. Mit Rücksicht auf die Polygamie sollte man ein Verhältnis von 1 : 2—3 bzw. von 1 : 3—8 erwarten. Was aus den überzähligen Männchen wird, ist nicht bekannt, wenn auch einige — meiner Ansicht nach schwach untermauerte — Spekulationen angestellt wurden (Schwerdtfeger e.a.).

Im Zusammenhang mit dem Versuch über die Dauer der Schwärmzeit (Fig. 63) wurde auch das Geschlechtsverhältnis der geschlüpften Tiere untersucht, und in der Figur 70 sind die Ergebnisse als der Prozentsatz der in den betreffenden Wochen geschlüpften Männchen dargestellt. Wie in Fig. 63 ist der Probebaum von der Barnvik-Fläche gestrichelt und der von der Lämshaga-Fläche ausgezogen gezeichnet. Aus den beiden Kurven, die die gleiche Tendenz zeigen, geht deutlich hervor, dass die Männchen zu Beginn der Schwärmzeit stark in der Minderzahl sind, dass jedoch ihr Prozentsatz im Laufe der Schwärmzeit ständig steigt, um am Ende derselben zu überwiegen. Die Anzahl der geschlüpften Tiere zu Anfang und Ende der Schwärmzeit ist zwar relativ klein, aber davon abgesehen dürfte die Tendenz zu einer ausgesprochenen Protogynie deutlich zu erkennen sein.

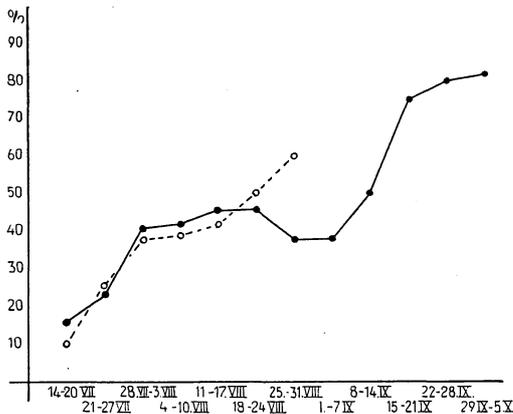


Fig. 70. *P. poligraphus*. Prozentualer Anteil der Männchen während der Wochen des Schwärmens. Gestrichelt: Barnvik, ausgezogen: Lämshaga.

P. poligraphus. Procent hanar under resp. veckorsvärmingen pågått. Streckat: Barnviksytan, heldragerat: Lämshagaytan.

Bezüglich der Verhältnisse bei anderen Borkenkäfern kann z. B. Schwerdtfegers Untersuchung 1928 über *P. chalcographus* erwähnt werden. Er stellte fest, dass sich bei im Januar—Februar in das Laboratorium gebrachten Stücken zuerst die Männchen ins Freie bohrten, während die Verhältnisse im Juli—August umgekehrt waren. Im November bestand kein Unterschied zwischen den Geschlechtern. Klauser 1955 führte einen ähnlichen Versuch im September aus und fand eine schwache Protogynie. Bei *Ips curvidens* (Hierholzer 1955) schlüpfen dagegen die Männchen etwas früher als die Weibchen.

6. Populationsdichte, Fruchtbarkeit und Produktion

In der Regel ist es nicht schwierig, die Populationsdichte von Borkenkäfern im Baum festzustellen. Man bedient sich im allgemeinen der Methode, die Anzahl der Gangsysteme oder Larven etc. pro Flächeneinheit befallener Rinde zu bestimmen. Die Analysen pflegen unter einander stark zu variieren, so dass sich allgemeingültige Zahlen schwer angeben lassen. Die hier mitgeteilten Werte für *Polygraphus* stützen sich nur auf einige zwanzig Analysen von befallenen Bäumen. Bei jeder Analyse wurde eine Rindenfläche von 100 cm² untersucht. Dabei wurde zuerst die Fläche genau markiert und dann die Rinde vorsichtig Schicht für Schicht abgehoben. Die dabei angetroffenen Gangsysteme, Muttertiere, Larven etc. wurden angemerkt. Wenn die Analysen auch nicht zahlreich sind, so dürfte doch ihr Durchschnitt einen ungefähren Begriff von der Populationsdichte und der Fruchtbarkeit in befallenen Bäumen geben.

Die einzigen diesbezüglichen Literaturangaben fand ich bei Baisch 1954. Er teilt einige Zahlen von einem gleichzeitig von *Polygraphus* und *Pityogenes* befallenen Baum mit, wonach er von der ersteren Art 3040 Mutter-

Tabelle 16. Zusammenfassung der Ergebnisse von 20 Rindenanalysen zu je 100 cm² mit Befall von *P. poligraphus*.

Analysresultat av 20 1 dm² stora barkar angripna av *P. poligraphus*.

	Maximum Max.	Minimum Min.	Durchschnitt Medeltal
Anzahl Rammelkammern..... Antal parningskammare	7	2	4,2
Anzahl Muttergänge..... Antal modergångar	24	4	12,5
Anzahl Larven..... Antal larver	202	70	103,7

gänge pro m² gefunden und die Eizahl mit 60 800 berechnet hat, d. h. 30,4 bzw. 608 pro 100 cm². Dagegen konnte ich bei meinen Analysen niemals so hohe Zahlen feststellen. Die grösste Anzahl von mir beobachteter Muttergänge pro 100 cm² betrug so 24. Wegen der dabei auftretenden Schwierigkeiten habe ich nicht versucht, die Eizahl pro Flächeneinheit festzustellen, jedoch habe ich die Anzahl der Larven berechnet und dabei 202 als grösste Anzahl gefunden.

In der beigefügten Tabelle habe ich die Ergebnisse von 20 Analysen gemeinsam in der Form von Maximum- und Minimumwerten sowie Mittelwerten ausgedrückt. Jede Analyse umfasste 100 cm².

Die Fruchtbarkeit lässt sich aus den hier angeführten Zahlen nicht direkt berechnen, da eine schwer zu bestimmende Anzahl von Larven im Verlaufe der Entwicklung durch Parasiten, Krankheiten oder andere Ursachen getötet wird. Auch eine Auszählung der Anzahl Fluglöcher pro Flächeneinheit gibt keine sicheren Werte, da es sich verschiedentlich gezeigt hat, dass mehrere Tiere die Rinde durch das gleiche Flugloch verlassen können.

Durch Untersuchung des Gesundheitszustandes der angetroffenen Larven wurde im Zusammenhang mit diesen Analysen ein Versuch zur Berechnung der Larvenmortalität gemacht. Von 2 074 untersuchten Larven waren 179 parasitiert oder tot. Nach Abzug derselben würden also durchschnittlich etwa 95 lebende Larven pro 100 cm² Rindenfläche vorkommen, was ausgehend von der durchschnittlichen Anzahl Muttergänge und dem Geschlechtsverhältnis einer Vermehrung von 4,4 entspräche, d. h. ein altes Weibchen bringt 4,4 junge Weibchen hervor. Nach den Analysen zu urteilen lässt sich über die Produktion aussagen, dass ein voll ausgenutzter Baum rund einen Käfer pro cm² Rindenfläche produziert. Durch Berechnung der befallenen Mantelfläche eines Baumes in cm² kann man sich demnach leicht eine Auffassung über die absolute Anzahl der Käfer bilden, die in dem Baum produziert werden.

7. Parasiten und andere Feinde

Bei den Zuchtversuchen wurden auch alle geschlüpften Parasiten aufgefangen. Amanuens K.-J. Heqvist hatte die Freundlichkeit, diese zu bestimmen. Ausser Notizen über die Art wurde bei einigen verschiedenen Lokalen ihre Häufigkeit berechnet. Wie zu erwarten variiert diese stark.

Nach Nuorteva 1957 sollen folgende Hymenopterenparasiten bei *Polygraphus* gefunden worden sein: *Ecphylus hylesini* Ratz., *Caenopachys hartigi* Ratz., *Dendrosoter middendorffii* Ratz., *Pachyceras xylophagorum* Ratz., *Dinotiscus capitatus* Forest. und *Rhopalicus tutela* Walk.

Die Arten und die Anzahl der Individuen, die bei dieser Untersuchung gefunden wurden, sind in der unten folgenden Tabelle wiedergegeben.

Ausser von Nuorteva genannten Arten kamen auch *Cosmophorus klugi* Ratz. sowie noch nicht näher bestimmte Arten der Gattungen *Ecphylus* und *Amblymerus* vor. Da diese in grösserem Zusammenhang von Heqvist behandelt werden sollen, will ich hier nicht näher darauf eingehen. Die Tabelle zeigt, dass die Chalcididen *P. xylophagorum* und *D. capitatus* die bei weitem dominierenden Parasiten sind. Gut 98 % der gefundenen Parasiten wurden durch diese beiden Arten repräsentiert. Interessant ist es festzustellen, dass in dem Material von Barnvik und Hästholmen die erstere Art, in dem von Lämshaga die letztere vorherrschte.

Die Parasitierungsfrequenz variiert stark zwischen den verschiedenen Lokalen. Sie wurde nach den Zuchtergebnissen berechnet, aber da aus verschiedenen Gründen die Probeklötze nicht während der gesamten Entwicklungsdauer der Käfer in den Zuchtkästen liegen konnten (wo sie im übrigen nicht parasitiert worden wären), sondern nur kurz vor dem und während des Schlüpfens der Käfer, wurden die eventuell schon früher geschlüpften Parasiten nicht mit aufgefangen. Folgende Werte wurden bei Zuchten von den obigen drei Lokalen erhalten.

Tabelle 17. Gefundene parasitische Hymenopteren und ihre Anzahl.
Påträffade parasitsteklar och deras antal.

	Lämshaga	Barnvik	Hästholmen	Summe s:a	Prozent der Gesamtzahl Procent av tot. ant.
<i>Pachyceras xylophagorum</i> . .	92	246	15	353	64,0
<i>Dinotiscus capitatus</i>	192	—	—	192	34,7
<i>Cosmophorus klugi</i>	3	—	—	3	0,5
<i>Amblymerus spec.</i>	2	—	—	2	0,4
<i>Ecphylus spec.</i>	1	—	—	1	0,2
<i>Diapside</i>	—	1	—	1	0,2
Summe Summa	290	247	15	552	100,0

Tabelle 18. Parasitierungsfrequenz.

Parasiteringsfrekvens.

	Anzahl Imagines <i>Polygraphus</i> Ant. <i>Polygraphus</i> - imagines	Anzahl Parasiten Ant. parasiter	Prozent Parasitierung Parasiteringsprocent
Hästholmen	2 011	15	0,7
Lämshaga	1 419	290	17,0
Barnvik	646	247	27,6

Es ist nicht unerwartet, dass Barnvik die grösste Parasitierungsfrequenz aufweist, da die Probebäume in einem Waldgebiet standen, in dem während einer langen Reihe von Jahren durch verschiedene Borkenkäferarten befallene Bäume vorkamen. Der Baum in Lämshaga stand in einem relativ kleinen und isolierten Bestand, in welchem anscheinend vor dem Dürresommer Borkenkäferbefall nicht so häufig war. Das interessanteste Beispiel ist jedoch Hästholmen. Wie bereits früher im Zusammenhang mit der Ausbreitung erwähnt stand dieser Baum auf einer kleinen Insel, auf der *Polygraphus*-Befall früher nicht vorgekommen war. Es wurde vermutet, dass die Invasion der Käfer von einem etwa 1 km entfernten Befallsgebiet ausgegangen war. Dabei sind offensichtlich die Parasiten nicht mitgefolgt, was eine sehr geringe Parasitierungsfrequenz bedingte. Dagegen hatte es auf der Insel auch früher schon von *Blastophagus piniperda* befallene Kiefern und von *Scolytus ratzeburgi* befallene Birken gegeben, und da *P. xylophagorum* nach Nuorteva auch bei diesen Arten parasitiert, ist es wahrscheinlich, dass die wenigen bei *Polygraphus* angetroffenen Parasiten von einer solchen früheren Population stammten.

Es ist in den Stockholmer Schären keine Seltenheit, dass bestimmte Insektenarten, vor allem Blattwespen und Schmetterlinge, sporadisch in gewaltigen Mengen auf kleinen Inseln auftreten. Dies hat man so zu erklären versucht, dass die Insekten sich zu den Inselchen ausbreiten konnten und ihre Parasiten nicht mitfolgten. Diese Annahme wird durch meine Beobachtungen an *Polygraphus* auf Hästholmen gestützt.

Eine weit grössere Bedeutung als den Parasiten kommt zweifellos den Spechten als begrenzender Faktor zu. Diese haben im Winterhalbjahr ein hochentwickeltes Vermögen, von *polygraphus* befallene Fichten aufzuspüren, und es kann wenigstens in bestimmten Gebieten nahezu unmöglich sein, im Frühjahr einen befallenen Baum zu finden, der nicht von diesen Vögeln besucht worden war. Sie hacken die Rinde ab und verzehren die Larven, und nur um die Basis der Zweige und ganz unten gegen den Wurzelhals zu pflegt unversehrte Rinde mit Larven übrigzubleiben. In vielen Fällen jedoch sind die Bäume vollkommen entrinde.

Tabelle 19. Von *poligraphus* befallene Bäume mit Spuren der Tätigkeit von Spechten (Barnvik Frühjahr 1957).

Antalet hackspettangrepp i *poligraphus*-angripna träd (Barnvik våren 1957).

Durchmesser in Brusthöhe Bhd	Mit Spuren von Spechten Angripna av hackspett	Ohne Spuren von Spechten Ej angripna av hackspett	Summe Bäume S:a träd	Prozent mit Spuren Procent angripna
2—5.....	76	28	104	73
6—10.....	226	11	237	95
11—15.....	189	10	199	95
16—20.....	77	4	81	95
21—25.....	37	2	39	95
26—30.....	14	1	15	93
>30.....	14	0	14	100
Summe bzw. % S:a resp. %	633	56	689	92

Auf einer der Probeflächen, der Barnvik-Fläche, wurden im Frühjahr 1957 689 von *poligraphus* befallene Bäume hinsichtlich der Tätigkeit von Spechten untersucht, wobei auch der Brusthöhendurchmesser notiert wurde. Die erhaltenen Werte finden sich in Tabelle 19.

Aus der Tabelle geht hervor, dass mehr als 90 % der *poligraphus*-infizierten Bäume im Laufe des Winters von Spechten aufgesucht worden waren. Sieht man von der kleinsten Dickenklasse, die mehr als die übrigen der Aufmerksamkeit der Spechte entgangen war, ab, so findet man, dass 95 % der Bäume Spuren der Tätigkeit von Spechten aufwiesen. Wie oben erwähnt bleibt oft etwas Rinde an den Bäumen zurück. Unter Berücksichtigung dieser Tatsache lässt sich die Dezimierung der *poligraphus*-Population auf dieser Fläche durch Spechte auf 80—90 % schätzen. Auch auf meinen anderen Flächen hatten die Spechte die Bäume in anscheinend gleichem Masse entrindet, doch liegen mir hiervon keine Zahlenangaben vor.

In seiner Untersuchung über die Biologie der finnischen Spechte konnte Pynnönen 1943 durch Magenanalysen feststellen, dass der prozentuale Anteil der Käferlarven in der Nahrung des Schwarzspechts, *Dryocopus martius*, während der Wintermonate zunimmt. Im Juni machten diese Larven nur 2,9 % der Nahrung aus, während der entsprechende Wert für Dezember—Februar 43 % betrug. Von diesen 43 % Käferlarven bestanden 70 % aus Ipsiden-Larven. In Anbetracht dessen, dass nur wenige der häufigsten Borkenkäferarten im Larvenstadium überwintern — es kommen hier eigentlich nur *Scolytus* und *Polygraphus* in Frage —, darf man annehmen, dass die Nahrung des Schwarzspechts in den Monaten Dezember—Februar zum grossen Teil aus *Polygraphus*-Larven besteht.

Kap. IX. Bekämpfung

In einem der vorhergehenden Abschnitte ist besprochen worden, dass *Polygraphus* am liebsten und in erster Linie solche Bäume befällt, deren Widerstandskraft stark geschwächt ist. Wenn diese Bäume nicht von *Polygraphus* befallen werden würden, so würden sie stattdessen mit Sicherheit später von *typographus* oder *chalcographus* befallen und getötet werden. Nach meinem Dafürhalten sollten daher Bekämpfungsaktionen gegen *Polygraphus* allein höchstens in Ausnahmefällen durchgeführt werden.

Aus der mitteleuropäischen Literatur geht hervor, dass beispielsweise in Deutschland als Bekämpfungsmethode gegen *Polygraphus* ausschliesslich das Fällen von Fangbäumen empfohlen wird (Altum 1881, Escherich 1923 e. a.). Die vorliegende Untersuchung hat jedoch gezeigt, was auch mit Ausnahme von Boas 1923 von allen nordischen Forstzoologen bekräftigt wird, dass nämlich *poligraphus* nicht oder nur ausnahmsweise in liegenden Bäumen brütet. Obwohl eine sehr grosse Anzahl von umgewehten und Fangbäumen hinsichtlich des Vorkommens von Borkenkäfern untersucht worden ist, wurde *poligraphus* nie darin angetroffen (siehe z. B. Lekander 1955). Es wäre demnach in Skandinavien völlig sinnlos, als Bekämpfungsmassnahme gegen diese Art Fangbäume zu fällen. Nach der deutschen Fachliteratur zu urteilen muss *poligraphus* in Mitteleuropa ganz andere Lebensgewohnheiten haben.

Die einzige Möglichkeit, die schwärmenden Käfer zu einem Fangbaum zu locken, ist meiner Ansicht nach, dass man stehende Bäume derart schwächt, dass sie den fliegenden Tieren zusagen. Ich kann bereits jetzt sagen, dass ich bisher keine befriedigende Lösung dieses Problems gefunden habe. Es wurde jedoch eine Anzahl Versuche mit gewissem Erfolg ausgeführt, über die ich hier in Kürze berichten werde.

Das Problem besteht darin, zur Zeit des Schwärmens der Käfer Ende Juli und August derart geschwächte Fichten zur Verfügung zu haben, dass sie die fliegenden Tiere anlocken. Hierzu wurden an drei verschiedenen Stellen folgende Versuche angelegt. Zu Anfang der Monate Mai, Juni und Juli wurden je 10 Fichten in etwa 1 m Höhe vom Boden durch Axthiebe durch die Rinde und die äussersten Jahresringe geringelt. Gleichzeitig wurden ebenso viele Bäume auf gleiche Weise behandelt, doch blieb bei diesen ein Drittel des Umfangs unversehrt. Durch diese Eingriffe sollte der Saftstrom in der Bäumen ganz oder teilweise unterbrochen werden mit einer Schwächung derselben als Folge.

Bei der Revision im Herbst des gleichen Jahres ergab es sich, dass einige der im Mai behandelten Bäume von *typographus* und *chalcographus* sowie in geringem Masse von *poligraphus* befallen waren. Später behandelte Bäume waren nicht befallen. Im folgenden Jahre var die Hälfte der ganz geringelten

Bäume ohne Rücksicht auf den Zeitpunkt der Behandlung von grossen Mengen von *poligraphus* befallen. Dagegen zeigten die zu 2/3 behandelten Bäume noch immer keinen Befall. Aus dem Versuch geht demnach hervor, dass geringelte Bäume *poligraphus* anzulocken vermögen, aber nicht im gleichen Jahr, sondern erst im Jahr nach der Ringelung.

Auch Fichten, die im Frühjahr nach Entfernung eines Rindenrings mit z. B. Arsen, osmotischem Fluralsil oder anderen entsprechenden Präparaten behandelt worden waren, wurden — zumindest im gleichen Jahr — nicht von *poligraphus* befallen.

In einem anderen Versuch wurden im Mai die Spitzen und alle Zweige von lebenden Fichten abgesägt, so dass allein der Stamm wie eine Fahnenstange stehen blieb. Auch diese Bäume wurden weder im ersten noch im zweiten Sommer befallen. Es sollten jedoch weitere Versuche angestellt werden, um eine Methode ausfindig zu machen, bei der die Bäume noch im Jahre der Behandlung befallen werden.

Befallene Bäume sollten geschlagen und entrindet werden. Je früher dies geschieht, desto besser ist es. Wenn beispielsweise die Entrindung im Vorkommer des auf den Befall folgenden Jahres ausgeführt wird, so fallen zwar eine Menge Larven aus der Rinde und sterben, aber Versuche haben ergeben, dass die in der Rinde verbleibenden Larven sich trotz der Abschälung der Rinde vom Baum weiterentwickeln können.

Den besten Schutz gegen das Insekt dürften jedoch die rein vorbeugenden Massnahmen darstellen, d. h. ein guter und intensiver Waldbau. Geschwächte und geschädigte Bäume sind also zu fällen, bevor sie befallen werden. Ausserdem sollten die Spechte durch Stehenlassen geeigneter Nistbäume gefördert werden.

Kap. X. Zusammenfassung

In den Jahren 1955—57 wurden — vor allem in Ostschweden — dürregeschädigte Fichten in grossem Umfang von *Polygraphus poligraphus* L. befallen. Dies gab den Anlass zu einem näheren Studium des Insekts. Die Untersuchungen wurden hauptsächlich in Ostschweden ausgeführt, und daher beziehen sich alle Angaben auf dieses Gebiet.

Von allen Entwicklungsstadien wurden mikroskopische Schnittserien hergestellt. Die Rekonstruktionen wurden nach der sogenannten graphischen Methode angefertigt.

Eine Analyse der Länge, der Grösse und Form der Antennenkeule, der Punktierung und Behaarung des Kopfes, des Vorderrandes des Kopfschildes sowie der Form und Anordnung der Schuppen zeigt, dass in Schweden vier *Polygraphus*-Arten vorkommen, nämlich *poligraphus* L., *griseus* Eggers,

punctifrons Thoms. und *subopacus* Thoms. Diese können mit Hilfe der Bestimmungstabelle (Seite 22) unterschieden werden.

Das Ei weicht in Form und Aussehen von den Beschreibungen für Mitteleuropa ab. Die Larve durchläuft drei Entwicklungsstadien; die durchschnittliche Kopfkapselbreite beträgt für die verschiedenen Stadien 0,36, 0,47 und 0,59 mm. Die sogenannte Dyars Regel trifft für Borkenkäferlarven zu. Die Anzahl der Larvenstadien variiert von Art zu Art. So hat z. B. *Crypturgus cinereus* nur 2, *Blastophagus piniperda* 4 und *Dendroctonus micans* 5 Stadien.

Da sehr wenig Borkenkäferlarven beschrieben sind, wurde der Morphologie der *poligraphus*-Larve besonderes Interesse gewidmet. Vor allem sind die Mundwerkzeuge ausführlich beschrieben und mit denen anderer Borkenkäfer verglichen worden. Gewisse Borsten und Tormae haben grosse Bedeutung als Unterscheidungsmerkmale. Die Haut ist mit feinen Chitindornen versehen, deren Aussehen und Anordnung näher beschrieben wird.

Der Verdauungskanal besteht aus dem ektodermalen Vorder- und Enddarm und dem mesodermalen Mitteldarm. Der Vorderarm lässt drei Abschnitte erkennen, nämlich Mundhöhle, Pharynx und Oesophagus. Beim Übergang zum Mitteldarm befindet sich eine schwach entwickelte Valvula cardiaca; diese ist ein wichtiges Wachstumszentrum, aus dem in einem praepupalen Stadium die Anlage des Proventriculus hervorgeht. Der Mitteldarm besteht aus verschiedenen wohl von einander unterschiedenen Abschnitten, die hier mit M_1 bis M_5 bezeichnet sind. Die Wand des Ventriculus (M_1) macht mehrere Entwicklungsphasen durch, die durch eine Abstossung bzw. eine Regeneration der Schleimhaut gekennzeichnet sind. M_2 stellt eine verjüngte Fortsetzung von M_1 dar. In den Abschnitt M_3 münden in der Regel 8 Drüsenschläuche ein, bei einer frisch geschlüpften Larve sind es nur 4. M_4 ist durch eigenartig ausgebildete Divertikel charakterisiert, deren Anzahl bei einer ausgewachsenen Larve bis zu 40 betragen kann. Sie können bei derselben Larve unterschiedliches Aussehen haben, was auf eine selbständige sekretorische Tätigkeit schliessen lässt. Im Abschnitt M_5 haben die Zellen einen deutlichen Stäbchensaum und sind stark vakuolisiert.

Der Enddarm ist sehr lang. In seinem hinteren Abschnitt befindet sich eine sackförmige Ausbuchtung, in welcher 4 der Malpighischen Gefässe ein Knäuel bilden. Im vorderen Teil des Enddarms bilden die Endothelzellen 6 starke Falten. Der Enddarm ist bei jüngeren Larven verhältnismässig kurz, nimmt aber dann gegenüber den anderen Darmabschnitten relativ an Länge zu.

Die Larve besitzt ein Paar lange, tubulöse Speicheldrüsen, die im Laufe der Entwicklung stark an Länge zunehmen.

Die sechs Malpighischen Gefässe gehen in zwei deutlich von einander getrennten Gruppen zu vier grossen und zwei kleinen Gefässen vom Darm aus.

Sie durchbohren, von der Leibeshöhle kommend, bei der letzten Biegung des Enddarms eine um diesen Darmabschnitt liegende Haut. Die beiden kleinen Gefässe enden in der Höhe der Mitte des Enddarms, während die vier grossen, umgeben von der oben genannten Haut, durch ein Foramen in die Rectaltasche dringen und hier ein Knäuel bilden. Die beiden Gefässtypen stimmen in ihrem histologischen Bau ziemlich überein, doch haben die grossen Gefässe ein weiteres Lumen und färben sich auf andere Art.

Das Tracheensystem der Borkenkäferlarven war vorher noch nicht untersucht worden. Im Prinzip gehen von jedem Stigma fünf grössere Tracheenstämme aus, von denen zwei an das dahinter liegende Stigma herantreten, je einer die dorsale und die ventrale Muskulatur und einer die Eingeweide versorgt.

Bei der Larve finden sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Abdominalstigmata 8 Paar Oenocytengruppen. Die Anzahl der Zellen in den jeweiligen Gruppen bleibt während der Larvenentwicklung ungefähr konstant.

Die Puppe ist etwa 2,5 mm lang und farblos. Männliche und weibliche Puppen unterscheiden sich durch die Form des Kopfes und die Ausbildung des Analsegmentes.

Von der äusseren Morphologie der Imago werden nur die Mundwerkzeuge eingehender behandelt. Vor allem wird die Ausbildung des Hypopharynx besprochen.

Der Verdauungskanal der Imago stimmt in grossen Zügen mit dem der Larve überein. Der Proventriculus, der der Larve fehlt, hat grosse systematische Bedeutung; die Arten *poligraphus*, *punctifrons* und *subopacus* lassen sich auf Grund seines Aussehens leicht unterscheiden. Schwedische und mitteleuropäische Exemplare von *poligraphus* unterscheiden sich anscheinend deutlich in der Ausbildung des Kaumagens. Dem Enddarm der Imago fehlt die Rectaltasche.

Im Vergleich mit den Verhältnissen bei der Larve haben die paarigen Speicheldrüsen bei der Imago stark an Länge zugenommen. Die Drüsen münden auf der Unterseite des Kopfes und nicht im Pharynx aus.

Die Malpighischen Gefässe weichen im Prinzip nicht von den Verhältnissen ab, wie sie für die Larve beschrieben wurden. Auch bei der Imago kommen vier grosse und zwei kleine Gefässe vor.

Es wird eine ausführliche Beschreibung der grösseren Stämme des Tracheensystems gegeben. Diese grösseren Stämme sind auf der Innenseite mit feinen Härchen besetzt.

Die Oenocytengruppen lösen sich im Puppenstadium auf, so dass bei der Imago nur eine Anzahl zerstreuter Zellen vorkommt.

Aussehen und Bau der Geschlechtsorgane war schon früher gut bekannt. Der Bau der Vesicula seminalis wurde neu gedeutet.

P. poligraphus ist in den eurasischen Nadelwaldgebieten allgemein. In Schweden ist er in den nördlichen Teilen des Landes seltener. Er brütet in stehenden Fichten, nur ausnahmsweise in Kiefern. Bäume aller Grössen von einem Brusthöhendurchmesser von 2 cm aufwärts werden befallen. Nach den Ergebnissen der Analysen werden vor allem stark geschwächte Bäume befallen. Diese können in exponierter Lage oder in geschlossenem Bestand stehen. In den Stockholmer Schären wurde festgestellt, dass die Käfer wenigstens einen Kilometer weit fliegen können, um einen geeigneten Baum aufzusuchen. Im allgemeinen werden die Bäume ganz oder in der oberen Hälfte befallen.

Die Hauptschwärmzeit liegt in Mittelschweden Ende Juli — Anfang August. Das Schwärmen kann schon Ende Juni einsetzen und bis Anfang Oktober anhalten. Die Schwärmzeit hängt von der Exponierung des Brutbaumes und dem Zeitpunkt der Eiablage ab. Die Käfer fliegen am Nachmittag und Abend.

Bei der Anlage der Gangsysteme verfertigen die Männchen das Eingangsloch und die Weibchen die Rammelkammer und die Muttergänge. Die Anzahl der Muttergänge variiert zwischen 1—7. Die Eizahl pro Weibchen wurde auf 10—15 berechnet. Nur das Larvenstadium überwintert, ausserdem können Weibchen, die spät im Herbst mit der Eiablage begonnen haben, im Frühjahr damit weiterfahren. Die aus diesen im Frühjahr gelegten Eiern stammenden Larven holen ihre älteren Geschwister im Laufe des Sommers in der Entwicklung ein. Es tritt nur eine Generation pro Jahr auf.

Das Geschlechtsverhältnis ist unterschiedlich, doch sind die Männchen stets in der Minderzahl. Zu Beginn der Schwärmzeit überwiegen die Weibchen stark, doch steigt allmählich der Prozentsatz der Männchen, um gegen Ende der Schwärmzeit zu überwiegen.

In befallenen Bäumen entwickelt sich in der Regel ein Käfer pro cm² Rindenfläche. Der Produktionskoeffizient wurde auf 4,4 berechnet.

Die Stärke der Parasitierung variiert stark von Lokal zu Lokal; hierfür wird eine Erklärung gegeben. Grössere Bedeutung als begrenzender Faktor haben die Spechte. Aus Analysen von Probeflächen geht hervor, dass die *poligraphus*-Population während des Winterhalbjahres um rund 80—90 % sinkt.

Eine Bekämpfungsaktion gegen *Polygraphus* allein ist nur in Ausnahmefällen erforderlich. Versuche mit stehenden Bäumen als Fangbäume wurden durchgeführt, doch liegen noch keine voll befriedigenden Ergebnisse vor.

Literatur

- ALTUM, B., 1881: Forstzoologie. — Berlin.
- BAISCH, D., 1954: Untersuchungen zur Systematik, Biologie und Ökologie des doppel-
 äugigen Fichtenbastkäfers, *Polygraphus poligraphus* L. — Die grosse Borken-
 käferkalamität in Südwestdeutschland 1944—1951, herausg. G. Wellenstein.
- BALACHOWSKY, A., 1949: Faune de France, 50, Coléoptères, Scolytides. — Paris.
- BARBEY, A., 1906: Le Sapin Blanc et ses Parasites de la classe des Insectes. — Bull.
 Soc. forest. Franche-Comté et Belfort, no 7.
- BEDARD, W. D., 1933: Number of larval instars in *Dendroctonus*. — Journ. Econ. Ent.
 26.
- BEIER-PETERSEN, B., 1954: Iakttagelser over *Hylesinus* (*Dendroctonus*) *micans*. — Det
 forstl. Forsøgsvæsen i Danmark, XXI nr 180.
- 1956: Barkbiller, biologisk afsnit. — Danmarks Fauna, Bd 62. — København.
- BLACKMAN, M. W., 1915: Observations on the life history and habits of *Pityogenes hopkinsi*
 Swaine. — N.Y. State Coll. For. Tech. Bul., nr 16.
- BOAS, J., 1923: Dansk forstzoologi. — København.
- BRAUER, A., 1925: Studies on the embryology of *Bruchus quadrimaculatus* Fabr. — Ann.
 Ent. Soc. Amer., 18.
- CHAMBERLIN, W. J., 1939: The Bark and Timber Beetles of North America. — Oregon,
 U.S.A.
- DRUMMOND, M., 1936: The germinal layers concerned in the formation of the alimentary
 canal and Malpighian tubules of *Ephestia kühinella*. — Quart. Journ. Micr. Sci. 78.
- DYAR, H. G., 1890: The number of molts of *Lepidopterous* larvae. — Psyche, Vol. 5
 no 175—176.
- ECKSTEIN, K., 1897: Forstliche Zoologie. — Berlin.
- EGGERS, H., 1923: Seltene und neue paläarktische Borkenkäfer. — Ent. Blätter. Jahrg. 19.
- ESCHERICH, K., 1923: Die Forstinsekten Mitteleuropas. — Berlin.
- EICHELBAUM, F., 1903: Die Larven von *Xylechinus pilosus* Rtz. und von *Hylastes*
cunicularius Er. — Allg. Z. Ent.
- EICHOFF, W., 1881: Die Europäischen Borkenkäfer. — Berlin.
- FRENZEL, J., 1882: Über Bau und Thätigkeit des Verdauungskanal der Larve des *Tenebrio*
molitor mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. — Berliner Ent. Z. Bd XXVI.
- 1885: Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie Epithelregeneration. —
 Arch. Mikrosk. Anat. Bd 26.
- FUCHS, G., 1907: Über die Fortpflanzungsverhältnisse der rindenbrütenden Borken-
 käfer. — München 1907.
- 1912: Morphologische Studien über Borkenkäfer II. Teil. Die europäischen Hyle-
 sinen. — München.
- FULINSKI, B., 1910: Ein Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Agelastica alni*. — Bull.
 intern. l'acad. sci. Cracovie 12—16.
- GHEAT, A. W., 1956: Linear Increment in Width of the Head Capsule of two Species
 of Sawflies. — Canad. Ent. Vol. 88.
- HADORN, C., 1933: Recherches sur la morphologie, les stades évolutifs et l'hivernage du
 bostryche liseré (*Xyloterus lineatus* Oliv.). — Suppl. aux organes Soc. forest. Suisse,
 no 11.
- HANDLIRSCH, A., 1928: Der Bau des Insektenkörpers und seiner Anhänge. — Handb.
 Ent. Herausg. Ch. Schröder, Jena.
- HANSEN, V., 1956: Biller XVIII Barkbiller. Danmarks Fauna, Bd 62. — København.
- HEEGER, E., 1851—66: Beiträge zur Naturgeschichte der Insekten; als Beiträge zur Fauna
 Oesterreichs I—XIX. — Sitzungsber. Kais. Ak. Wiss. Wien.
- HELLÉN, W. u. a. 1939: Catalogus Coleopterorum Daniae et Fennoscandiae. — Hel-
 singfors.
- HENNINGS, C., 1908: Experimentell-biologische Studien an Borkenkäfer III. — Naturw.
 Z. Forst-Landwirtschaft. Jahrg. 6: 4.
- HIERHOLZER, O., 1954: Die Massenvermehrung der krummzahnigen Tannenborkenkäfer
 in Würtemberg-Hohenzollern von 1947—1950. — Die grosse Borkenkäferkalamität.
 Herausg. G. Wellenstein.
- HOLMGREN, N., 1902: Über die Excretionsorgane des *Apion flavipes* und *Dasytes niger*.
 — Anat. Anz. Jena. Bd 22.

- HOPKINS, A. D., 1905: Notes on the Scolytid larvae and their mouthparts. — Proc. Ent. Soc. Wash. 7: 143.
- 1909: Barkbeetles of the genus *Dendroctonus*. — U.S. Dep. Agric. Bureau Ent. Bull. 83.
- 1915: Preliminary classification of the superfamily *Scolytoidea*. — Washington.
- JOHANNSEN, O. A. and BUTT, F. H., 1941: Embryology of Insects and Myriapods. — New York and London.
- JUDEICH, J. F. und NITSCHKE, H., 1895: Forstinsektenkunde. — Berlin.
- JUUTINEN, P., 1955: Zur Biologie und forstlichen Bedeutung der Fichtenböcke (*Tetropium* Kirby) in Finnland. — Acta Ent. Fennica.
- KANGAS, E., 1946: Ueber die Vertrocknung der Fichtenbestände als Waldkrankheit und Waldbaufrage. — Acta Forest. Fenn. 52: 5.
- 1949: *Xylechinus pilosus* Ratz. und *Polygraphus poligraphus* L. an der Kiefer. — Ann. Ent. Fenn. 15: 4.
- 1950: Die Primärität und Sekundärität als Eigenschaften der Schädlinge. — VIII. Int. Congr. Ent. Stockholm.
- KARAWAIEW, M., 1899: Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmcanals der Larve von *Anobium paniceum*. — Biol. Centralbl. Bd 19.
- KASTON, B. J. and RIGGS, D. S., 1937: Studies on the Larvae of the Native Elm Bark Beetle. — Journ. Econ. Ent. 30: 98.
- KLAUSER, O., 1954: Ein Beitrag zur Kenntnis des Kupfersteckers, *Pityogenes chalcographus* L. — Die grosse Borkenkäferkalamität. Herausg. G. Wellenstein.
- KRAEMER, G. D., 1953: Die kritischen Grenzen der Brutbaumdisposition für Borkenkäferbefall an Fichte. — Z. Ang. Ent. 34.
- LEISEWITZ, W., 1906: Über chitinöse Fortbewegungsapparate einiger (insbesondere fussloser) Insektenlarven. — München.
- LEKANDER, B., 1955: Das Auftreten der Schadinsekten in dem vom Januarsturm 1954 verheerten Wäldern. — Medd. Statens Skogsforskningsinst. Bd. 45.
- LINDEMANN, K. E., 1876: Monographie der Borkenkäfer (in russisch). — Moskau.
- LOOS, K., 1894: Über das Auftreten und die Lebensweise von *Polygraphus poligraphus* auf dem Schluckenauer Domängebiete. — Centralbl. f. d. g. Forstwesen.
- MARCUS, B. A., 1930: Untersuchungen über die Malpighischen Gefäße bei Käfern. — Z. Morph. u. Ökol. d. Tiere. Bd 19.
- NITSCHKE, H., 1889: Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde II. — Berlin.
- NUMBERG, M., 1929: Die Morphologie der Larven- und Imaginesmundwerkzeuge der Borkenkäfer. Bull. Ent. d. l. Pologne. T. VII: 1—4.
- 1954: Klucze Do Oznaczania Owadów Polski. Zeszyt 99—100. Scolytidae-Platy-podidae. — Polski Zwiasek Ent. Nr 1.
- NUORTEVA, M., 1956: Über den Fichtenstamm-Bastkäfer, *Hylurgops palliatus* Gyll., und seine Insektenfeinde. — Soc. Ent. Fenn. 13.
- 1957: Zur Kenntnis der parasitischen Hymenopteren der Borkenkäfer Finnlands. — Ann. Ent. Fenn. 23:2.
- NÜSSLIN, O., 1898: Faunistische Zusammenstellung der Borkenkäfer Badens. — Forstl. naturw. Z. Heft 8.
- 1904: Die Generationsfrage bei den Borkenkäfern. — Forstw. Centralbl. Jahrg. 26.
- 1911: Phylogenie und System der Borkenkäfer. — Z. wissensch. Insektenbiol. Heft 1—12.
- 1913: Leitfaden der Insektenkunde. — Berlin.
- PACKARD, A. S., 1883: The Development of the bark-boring beetles *Hylurgops* and *Xyleborus*. — U.S. Ent. Comm. 3.
- PALM, N. B., 1948: Normal and pathological histology of the ovaries in *Bombus* Latr. — Opusc. Ent. suppl. VII.
- PREBBLE, M. L., 1933: The larval development of tree bark beetles. — Can. Ent. 65.
- PYNNÖNEN, A., 1943: Beiträge zur Kenntnis der Biologie finnischer Spechte. II Die Nahrung. — Ann. Z. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 9: 4.
- RATZBURG, J., 1839: Die Forst-Insecten. — Berlin.
- REICHENBACH-KLINKE, H., 1953: Der Kaumagen holzfressender Käfer. — Z. ang. Ent. Bd 34.
- REITTER, E., 1908: Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. — Stuttgart.
- RENGEL, C., 1897: Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. — Z. wiss. Zool. 62.

- 1898: Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des ges. Mitteldarm-epithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. — Z. wissensch. Zool. Bd 63.
- RUSO, A., 1926: Contributo alla conoscenza degli Scolytidi. — Portici.
- RÖHRL, A., 1914: Zur *Polygraphus*-Fühlerfrage. — Naturw. Z. Forst-Landw. Jahrg. 12:4.
- SAALAS, U., 1916: Våra granars fiender bland skalbaggarna. — Uppsatser i skogsbruk. Tapio. H 7—8.
- 1923: Die Fichtenkäfer Finnlands. — Ann. Acad. Sci. Fenniae. Ser. A. Tom XXII: 1.
- 1949: Suomen metsähyönteiset. — Helsinki.
- SCHEDL, K., 1931: Morphology of the Bark-Beetles of the genus *Gnathotrichus* Eichh. — Smithsonian Misc. Coll. Vol. 82: 10.
- 1955: Bestimmungstabellen palaearktischer Borkenkäfer VII. — Mitt. Münchener Ent. Ges. XLIV/XLV.
- SCHIMITSCHEK, E., 1955: Die Bestimmung von Insektenschäden im Walde. — Hamburg — Berlin.
- SCHNEIDER-ORELLI, O., 1913: Untersuchungen über den pilzzüchtenden Borkenkäfer *Xyleborus (Anisandrus) dispar* Fbr. und seinen Nährpilz. — Centralbl. f. Bakt.-Parasitenkund. Abt. II. B. 38.
- SCHWERDTFEGER, F., 1925: Bemerkungen über das Geschlechtsverhältnis und die Fortpflanzungsbiologie rindenbrütender Borkenkäfer. — Forstarchiv.
- 1929: Ein Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Borkenkäfers *Pityogenes chalcographus* L. — Z. ang. Ent. 15.
- SEDLACZEK, W., 1902: Ueber den Darmcanal der Scolytiden. — Centralbl. f. d. ges. Forstwesen.
- SMRECYNSKI, S., 1934: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Rüsselkäfers *Phyllobius glaucus*. — Bull. Intern. acad. Sci. Cracovie. Bd II.
- SPESSIVTSEFF, P., 1922: Bestämningstabell över svenska barkborrar. — Medd. Stat. skogsforskningsinst. 19: 6.
- 1923: Bidrag till kannedomen om *Otiorrhynchus ovatus* L. morfologi och biologi. — Medd. Stat. skogsforskningsinst. 20: 3.
- 1928: Studier över de svenska barkborrarnas biologi särskilt med hänsyn till generationsutvecklingen. — Medd. Stat. skogsforskningsinst. 24.
- 1930: Über die Generationsdauer und forstwirtschaftliche Bedeutung der in schwedischen Wäldern verbreiteten *Pityophthorus micrographus* L., *Polygraphus poligraphus* L. und *Polygraphus subopacus* Thoms. — Verh. Int. Kongr. Forstl. Versuchsanst. Stockholm 1929.
- STARK, W. N., 1952: Fauna SSSR. — Moskau — Leningrad.
- STOKES, A. C., 1893: The structure of insects tracheae, with special reference to those of *Zaitia fluminea*. — Science. Vol. XXI no 521.
- SWAINE, J. M. and SIMPSON, L. J., 1929: Biology of Canadian Bark Beetles. On *Polygraphus rufipennis* Kirby. — Can. Ent. 61.
- TAYLOR, R. L., 1931: On "Dyar's rule" and its application to Sawfly larvae. — Ann. Ent. Soc. Am. Vol. 24: 3.
- THIEL, H., 1936: Vergleichende Untersuchungen an den Vormägen von Käfern. — Z. wiss. Zool. 147.
- THOMAS, J. B., 1957: The Use of Larval Anatomy in the Study of Bark Beetles. — Can. Ent., suppl. 5.
- TRÉDL, R., 1907: Nahrungspflanzen und Verbreitungsgebiete der Borkenkäfer Europas. — Ent. Blätter. Jahrg. 3: 1.
- TRÄGÅRDH, I., 1917: Våra vanligaste barkborrar och deras gångsystem. — Medd. Stat. Skogsforskningsinst. Flygblad 8.
- 1939: Sveriges skogsinsekter. — Stockholm.
- WHEELER, W. H., 1893: The primitive number of Malpighian vessels in insects. — Psyche 6.
- VITĚ, J. P., and RUDINSKY, J. A. 1957: Contribution toward a study of Douglas fir beetle development. — Forest Sci. Vol. 3: 2.
- WEBER, H., 1933: Lehrbuch der Entomologie. — Jena.
- VOGEL, R., 1925: Bemerkungen über das Geschlechtsverhältnis und die Fortpflanzungsbiologie rindenbrütender Borkenkäfer. — Silva.

Sammanfattning

Den dubbelögade bastborren, *Polygraphus poligraphus*. Ett bidrag till kännedomen om dess morfologi, anatomi och bekämpning

Inledning

Den närmaste anledningen till att den dubbelögade bastborren togs upp till ett närmare studium var den svåra torkan framför allt i sydöstra Sverige sommaren 1955. Stora mängder granar blevo härvid mer eller mindre kraftigt torkskadade, och redan hösten samma år angrepos dessa i stor utsträckning av den dubbelögade bastborren. Angreppen fortsatte åren 1956 och 1957 men ha sedan ebbat ut.

Ett närmare studium av litteraturen visade, att vår kunskap om denna bastborre var mycket ofullständig. Dess biologi och skogliga betydelse var blott i grova drag känd framför allt genom undersökningar av Spessivtseff och Trägårdh. Vidare visade det sig att barkborrarnas utvecklingsstadier i allmänhet voro knapphändigt kända, varför i denna uppsats dessa ägnats speciell uppmärksamhet.

Kap. I. Material och metodik

Med undantag av den systematiska delen behandlar föreliggande undersökning huvudsakligen arten *Polygraphus poligraphus* L. Materialet har till största delen insamlats i mellersta delarna av Sverige, varför lämnade data och övriga uppgifter huvudsakligen hänföra sig till denna del av landet.

För att även under vinterhalvåret ha levande material till förfogande ha ca 40—50 cm långa, angripna stamdelar intagits på laboratoriet. Dessa ha inneslutits i tättslutande plastpåsar för att förhindra en uttorkning. I sådana i plastpåsar inneslutna bitar har utvecklingen gått till synes normalt, och djuren ha kläckts i stora mängder.

För de anatomiska undersökningarna ha ett stort antal mikroskopiska snittserier av ägg, larver, puppor och skalbaggar framställts. Förfärdigandet och färgandet av dessa ha erbjudit vissa tekniska svårigheter, vilka dock i de flesta fall kunnat övervinnas. På grundval av dessa snittserier ha rekonstruktioner gjorts enligt den s. k. grafiska metoden.

Kap. II. Systematisk översikt över de i Sverige förekommande *Polygraphus*-arterna

Sedan länge har man ansett, att släktet *Polygraphus* i Sverige varit företrätt av tre arter, nämligen *poligraphus* L., *punctifrons* Thoms. och *subopacus* Thoms. Under de senaste åren ha emellertid efter undersökningar av mellaneuropeiskt *Polygraphus*-material vissa tvivelsmål framkommit huruvida *punctifrons* och *subopacus* verkligen kunna betraktas som goda arter. Från Sverige finnes ytterligare en art beskriven, nämligen *griseus* Eggers. Denna art har emellertid mycket litet beaktats och ej upptagits i kataloger etc.

Inledningsvis kan konstateras, att variationen inom de olika arterna är stor, varför det bjuder på vissa svårigheter att säkert precisera dessa.

1. Imagines längd. De svenska arternas längder framgår av tab. 1. Någon längdskillnad mellan hanar och honor föreligger icke, fig. 1. De största och minsta exemplaren ha dock alltid visat sig vara honor.

2. Antennklubbans storlek och form. I de flesta systematiska översikter har alltid antennklubbans storlek och form tillmätts stor betydelse. Stor-

leksskillnaden mellan han- och honklubbor är obetydlig, tab. 2. Däremot varierar klubban hos *poligraphus* både beträffande storlek och form från lokal till lokal. I tab. 3 ha måttuppgifter från en del olika lokaler sammanställts. Det typiska utseendet av de tre vanligaste arternas klubbor framgår av fig. 2. Framför allt hos *poligraphus* är dock variationen stor, vilket framgår av tab. 4 och fig. 3. Antalet antennleder kan även variera, fig. 2 d. Uppgifter på denna variation återfinnes i tab. 3.

3. Huvudets punktering och behåring. Hos släktet *Polygraphus* är det i regel lätt att skilja på hanar och honor. Hanen har nämligen på pannan två små knölar under det att honan har en gulbrun målarpenselliknande behåring. Ett undantag utgör arten *punctifrons*, vars honor sakna denna behåring. Pannans punktering är något olika hos de behandlade arterna: *poligraphus* (och *griseus*) ha stora punkter, som oftast äro skilda åt genom släta, glänsande ytor, *punctifrons* har likaledes stora punkter, men dessa äro skilda åt genom åsar, *subopacus* slutligen har mycket fina, tätt sittande punkter, likaledes skilda genom åsar.

4. Huvudsköldens framkant. Som framgår av fig. 4 är huvudsköldens framkant hos *poligraphus* djupt och hos *punctifrons* svagt inbuktad under det att den hos *subopacus* är i det närmaste rak.

5. Fjällens form och anordning. Flera författare ha använt sig av fjällens form som artskiljande karaktär. Enligt min uppfattning är denna karaktär dock osäker när det gäller att skilja arterna *poligraphus*, *punctifrons* och *subopacus* åt. Arten *griseus* däremot avviker markant från dessa genom fjällens form, vilket framgår av fig. 5.

Även andra här ej behandlade skillnader föreligga mellan de behandlade arterna, men för dessa skillnader redogöres i samband med anatomen.

6. Sammanfattning och slutsatser. Av ovanstående kortfattade sammanställning torde ha framgått att *poligraphus*, *punctifrons* och *subopacus* måste anses vara goda arter, som utan större svårighet kunna skiljas åt. Däremot kan det möjligen vara tveksamt om *griseus* skall betraktas som god art eller icke. Den står *poligraphus* mycket nära men är återigen tydligt skild från denna genom fjällens form. Jag är därför benägen att betrakta även denna som en god art. Slutligen kan påpekas, att arterna *poligraphus* och *griseus* bilda en tydlig grupp väl skild från *punctifrons* och *subopacus*, vilket även framgår av vissa anatomiska detaljer, som senare komma att visas.

Med hjälp av nedanstående bestämningstabell kunna de svenska arterna åtskiljas.

- | | | |
|---|--|--------------------|
| 1 | Liten art, 1,7—2 mm lång, klubba mer eller mindre oval, panna mycket fint och tätt punkterad, huvudets framkant i det närmaste rak | <i>subopacus</i> |
| — | Större arter, 2—3 mm, klubba med mer eller mindre markerad spets, panna grovt punkterad, huvudets framkant mer eller mindre insvängd | 2 |
| 2 | Punkterna på pannan ligga tätt, åtskilda av åsar, honan saknar borst i pannan | <i>punctifrons</i> |
| — | Punkterna på pannan ligga glest, skilda av en slät, ofta glänsande yta. Honan med kraftig ljus behåring i pannan | 3 |
| 3 | Fjällen på täckvingarna förhållandevis glest placerade, ca 2,5—3 gånger så långa som breda | <i>poligraphus</i> |
| — | Fjällen på täckvingarna sitta tätt, ca 1,5 gånger så långa som breda | <i>griseus</i> |

Kap. III. Äggstadiet

Ägget är ofärgat, opaliserande vitt, dess form och storlek framgår av fig. 6 och tab. 5. Det är väsentligt större och har annan form än vad som uppgivits efter undersökningar på material från sydvästra Tyskland.

Kap. IV. Larvstadiet

A. *Antalet larvstadier.* Trots att barkborrarna under lång tid varit föremål för ingående studier, är antalet larvstadier blott känt för ett fåtal arter. Här kunna nämnas *Ips curvidens* med tre stadier, *Dendroctonus pseudotsugae* med fyra och *D. micans* med fem. För att fastställa antalet larvstadier hos *P. poligraphus* har ett stort larvmaterial insamlats dels under olika årstider från olika träd, dels från samma träd med jämna mellanrum. På dessa så insamlade larver har bredden på huvudkapslarna mätts. Resultatet av mätningar av 1728 huvudkapslar framgår av fig. 7. Av diagrammet framgår tydligt, att denna art har tre larvstadier med en medeldiameter av 0,36, 0,47 resp. 0,59 mm. I tab. 6 återfinnas huvudkapslarnas bredd i olika stadier hos några barkborrearter i jämförelse med det teoretiskt beräknade värdet enligt den s. k. Dyar's regel. På fig. 8 återfinnas kurvor, som visa huvudkapselns bredd och antalet larvstadier hos några barkborrearter, och tab. 7 visar förhållandet mellan huvudkapselbredden i första och sista stadiet i förhållande till antalet larvstadier. Det förefaller sannolikt, att ett regelmässigt förhållande föreligger mellan imagines storlek och antalet larvstadier, en fråga, som dock ej med säkerhet kan besvaras förrän flera arter undersökts.

B. *Beskrivning av larven*

a. *Yttre morfologi.* Larvens ungefärliga storlek och allmänna utseende under de olika utvecklingsfaserna framgår av fig. 9. En mer detaljerad bild av larven återfinnes på fig. 10. Larven är svagt bågböjd, benvit utan kitinfläckar. Huvudet är svagt gulbrunt, mandiblerna mörkare färgade. Större delen av huden, framför allt på rygg- och buksidan, är försedd med talrika små kitintaggar, fig. 12. På vardera sidan av kroppen finnas 9 stigmata, nämligen på protorakalsegmentet samt samtliga abdominalsegment utom det sista.

Huvudets form och allmänna utseende framgår av fig. 13. Antennerna äro små, ofärgade och odelade, fig. 14. Samma fig. visar även munsköldens, clypeus, och överläppens, labrum, utseende. På dessa sitta ett antal borst, vilka ha ett stort systematiskt värde för att skilja olika barkborrelarver åt. På epipharynx, som ligger på undersidan av munskölden och överläppen, sitta ett antal svärdliknande hår, fig. 10 och 11. I epipharynx ligga vidare karakteristiska mer eller mindre parallella kitinstavar, tormae, som likaledes ha stort systematiskt värde. Hypopharynx, fig. 16, som bildar botten på munhålan är starkt kitiniserad och försedd med ett antal bakåtriktade taggar. Överkäkarna, mandibulae, har ett utseende, som framgår av fig. 17. Kåkmuskulaturen är kraftigt utvecklad och fyller större delen av huvudet, fig. 18. Underkäkarna, maxillae I, se ut som framgår av fig. 19. Dessa äro relativt svagt kitiniserade. Palperna äro liksom hos andra barkborrelarver tvåledade. Underläppen labium, fig. 20, består av mentum och submentum. Labialpalperna äro hos denna art tvåledade.

b. *Inre morfologi.* I litteraturen finnas inga uppgifter om några anatomiska data rörande *poligraphus*-larven. Över huvud taget har intresset för barkborrelarvernas anatomi varit ringa.

1. *Matsmältningskanalen.* Insekternas tarm består av en ektodermal fram- och baktarm samt en mesodermal mellantarm. En homologisering mellan olika insektsgrupper är mycket svår, varför förvirringen i nomenklaturen är stor. Matsmältningskanalens allmänna utseende hos en *poliographus*-larv framgår av fig. 24 och 25.

Framtarmen, stomodeum, sträcker sig från munöppningen till mellantarmen. Tre avsnitt kunna urskiljas, munhåla, pharynx och oesophagus. Samtliga karakteriseras av en mer eller mindre tydlig kitinbeklädning. Vid övergången till mellantarmen finnes en svagt utbildad valvula cardiaca, fig. 21. Denna övergångszon är ett viktigt tillväxtcentrum ur vilket redan på ett praepupalt larvstadium den för den fullbildade insekten typiska tuggmagen eller proventriculus utvecklas, fig. 22 och 23.

Mellantarmen, mesenteron, är den entodermala delen av tarmkanalen. Den består av flera väl skilda partier, här betecknade M₁—M₅. Den främre delen av detta tarmparti, M₁, som allmänt kallas ventriculus eller magen, övergår utan gräns i följande parti. Dess allmänna form framgår av fig. 24 och 25. Att lämna en histologisk beskrivning av dess byggnad är svårt, då den genomlöper olika utvecklingsfaser, vilkas inbördes sammanhang har varit besvärligt att fastställa. Hos unga larver består tarmväggen av ett enskiktat cylinderepithel, fig. 27. Den sekretoriska verksamheten tycks tillgå så, att hela celler lossas och sedan upplösas, fig. 27, en holokrin sekretion. Denna cellavsöndring kan stundom bli mycket intensiv, fig. 28. Tarmepithellet kan sedan återbildas från särskilda s. k. epithelkryptor, fig. 29. Parti M₂ är i stort en direkt fortsättning på M₁. Sekretionen är även här kraftig. Parti M₃ utmärkes genom att ett antal körtelrör mynna här. Deras antal är i allmänhet 8. Hos en nykläckt larv äro de bara 4. Nästa parti, M₄, karakteriseras av egendomligt utbildade divertiklar, fig. 30 och 31, som hos en fullbildad larv uppgår till ca 40 st. De kunna även hos samma larv ha olika utseende, vilket tyder på en självständig sekretorisk verksamhet. Det sista mellantarmavsnittet, M₅, karakteriseras av att cellerna äro klädda med ett tydligt stavbräm och kraftigt vakuoliserade.

Baktarmen eller proctodeum är hos denna art mycket lång. I dess bakre del finnes en säckliknande utbuktning, i vilken fyra av de malpighiska kärlen bilda ett nystan. I den främre delen av baktarmen bilda epithelcellerna sex egendomliga veck, fig. 32. Längre bak avtaga dessa veck i storlek och tydliga kutikulära bildningar uppträda i stället. I tabell 8 slutligen återfinnas de olika tarmpartiernas längder i de olika larvstadierna i jämförelse med kroppslängden. Tabellen visar bl. a. att tarmens absoluta längd växer i förhållande till kroppslängden. Vidare framgår, att baktarmen är förhållandevis kort hos yngre larver men att den senare relativt ökar i storlek.

Larven har ett par spottkörtlar vilkas läge och utseende framgår av fig. 24 och 25. De äro enkla tubulösa körtlar som under utvecklingens gång kraftigt tillväxa i längd. På ett tidigt embryonalt stadium anläggas de som en epithelial instjälpning, fig. 26.

2. *Malpighiska kärlen.* Resultaten av tidigare undersökningar rörande dessa kärl hos barkborrharna ha varit motstridiga. Bl. a. ha uppfattningarna om kärlens förlopp och hur många som ansluta sig till ändtarmen varit varierande, mycket beroende på att man tidigare i stor utsträckning varit beroende av dissektioner vid undersökningarnas utförande. Kärlens antal är sex och de lämna tarmen vid övergången mellan mellan- och baktarmen och anses allmänt vara av ekto-

dermalt ursprung. De utgå i två tydligt skilda grupper om fyra större respektive två mindre kärl. En schematisk bild av de fyra långa kärlens förlopp finnes på fig. 33. En mer detaljerad bild av ett av de större samt de två mindre kärlen finnes på fig. 34. Av tab. 9 framgå de olika kärlens huvudsakliga utbredningsområden i kroppen. Vid baktarmens sista krök genomborra de en runt tarmen liggande hinna och följa sedan intimt ändtarmen. De två mindre kärlen sluta mitt på denna under det att de fyra större, omslutna av ovan nämnda hinna genom ett foramen i den främre övre delen av rectalfickan, tränga in i denna, där de lägga sig i ett nystan, fig. 36. Hinnans embryologi har f. n. ej kunnat klarläggas, varför en närmare analys varit omöjlig. De större och mindre kärlen ha i stort samma histologiska uppbyggnad, men de förra ha vidare lumen och färgas på något annorlunda sätt. Den distala ändan av samtliga kärl är uppsvälld och innehåller starkt färgbara ämnen, antagligen ämnesomsättningsprodukter. En periodicitet i kärlens verksamhet föreligger av allt att döma.

3. Trachésystemet. Barkborrelarvernas trachésystem har ej tidigare undersökts. Stigmatas och de grövre trachéstammarnas läge och utseende framgår av fig. 37. I princip utgår från varje stigma fem rör, varav två gå till bakomliggande stigma, ett till den dorsala och ett till den ventrala muskulaturen samt slutligen ett till tarmsystemet.

4. Oenocyterna. I litteraturen finnas inga uppgifter om oenocyterna hos barkborrarna. Hos *poligraphus*-larven finnas 8 par, vilka äro strängt segmentalt ordnade i anslutning till de abdominala stigmata, fig. 37. På fig. 38 finnes en sådan oenocytgrupp avbildad. Av bilden framgår, att gruppen i detta fall är uppbyggd av 15 celler. Fig. 38 A visar att dessa celler ligga i intim kontakt med trachéerna. Cellernas antal i de olika grupperna tycks vara relativt konstant under larvutvecklingen, vilket framgår av tab. 10, där antalet vid stigma 2 och 8 finnes angivet. Först vid ett sent praepupalt eller tidigt pupalt stadium kan en antydning till upplosning av organen iakttagas. Rörande deras funktion äro meningarna delade.

Kap. V. Puppstadiet

Puppans allmänna utseende framgår av fig. 39. Den är ca 2,5 mm lång, ofärgad. På något äldre puppor börja först de tydligt tudelade ögonen att färgas och något senare mandiblerna. Han- och honpuppor äro lätta att skilja åt, dels på huvudets form, dels på analsegmentet, se fig. 39 B.

Kap. VI. Imaginalstadiet

A. *Yttre morfologi.* Då den yttre morfologien är väl känd genom den systematiska litteraturen kommer här blott mundelarna att närmare behandlas. Enligt gängse uppfattning skulle clypeus och labrum saknas hos barkborrarna. Framkanten på huvudkapseln hos de undersökta *Polygraphus*-arterna är olika utformad, se fig. 40. Enligt förf. åsikt skulle den väl avsatta rostrala fliken vara antingen ett labrum eller en clypeus, vilketdera är svårt att avgöra, men vissa tecken hos puppan göra troligt att det rör sig om ett labrum. I så fall skulle clypeus vara införlivat med främre delen av pannan.

Mandiblernas form framgår av fig. 41. Dessa äro något olika utformade hos de olika arterna, men variationen tycks dock vara så stor att de ej lämpa sig som artskiljande karaktär. Mandiblerna äro genomborrade av ett foramen, vilket ej iakttagits tidigare. Vad detta foramen omsluter har dock ej kunnat fastställas.

Maxillae I äro hos skalbaggar väsentligt kraftigare byggda än hos larven, fig. 42. Av samma figur framgår att cardo är olika utformad hos *P. polygraphus* å ena sidan och *P. punctifrons* och *P. subopacus* å andra.

Beträffande labium, underläppen, råder i barkborrelitteraturen viss förvirring i namnsättningen och tolkningen av de olika delarna. I denna framställning har Handlirschs nomenklatur använts, dvs. stipites = mentum, cardines = submentum, lacinia = lingua eller glossa och galea = paraglossa. Dessa delar kunna sammansmälta med varandra, framför allt är detta vanligt med glossa och paraglossa. Detta sammansmälta, opariga komplex brukar kallas ligula (Weber). Labiums utseende hos *Polygraphus* framgår av fig. 43. Det är uppbyggt av ett kraftigt mentum, submentum saknas. Distalt sitta de tredade palperna. På mentums dorsalsida finnes en kraftig ligula, som har en karakteristisk kitin-skulptur.

Hypopharynx är kraftigt utbildad i form av en cylindrisk utbuktning, fig. 44, 45. Den klädes av ett kitinskelett med tydlig skulptur.

B. Anatomi och histologi

1. Matsmältningskanalen. Av framtarmen tilldrager sig den s. k. tuggmagen eller proventriculus största intresset. Dess läge framgår av fig. 48 och utseendet hos de olika *Polygraphus*-arterna av fig. 47. Av denna senare figur framgår vidare, att det föreligger en viss skillnad mellan å ena sidan *P. polygraphus* och å andra sidan *P. punctifrons* och *P. subopacus*. Av litteraturen att döma avvika vissa detaljer i tuggmagens utformning hos nordiskt *polygraphus*-material från den mellaneuropeiska populationen. Med hjälp av nedanstående examinations-tabell kunna de ovan nämnda arterna skiljas åt.

- | | | |
|---|---|--------------------|
| 1 | »Sperrborsten» nå till i höjd med bakkanten av »Ladenteil». | |
| | Tänderna på den mediana »Kauplattenrand» stora, taktegel- | |
| | formigt förskjutna över varandra | <i>polygraphus</i> |
| — | Sperrborsten nå ej till i höjd med bakkanten av Ladenteil. | |
| | Tänderna på den mediana Kauplattenrand fristående med | |
| | tydliga mellanrum | 2 |
| 2 | Taggarna vid basen av Sperrborsten trubbiga. Kauplatte ca | |
| | 0,17 mm bred | <i>punctifrons</i> |
| — | Taggarna vid basen av Sperrborsten spetsiga. Kauplatte | |
| | ca 0,12 mm bred | <i>subopacus</i> |

Mellantarmen börjar med ett kraftigt utvidgat parti, ofta betecknat som mage, fig. 48. Tarmväggen består av ett enskiktat cylinderepithel, men i motsats till förhållandena hos larven är det försett med ett stavbräm. Även nästa parti, M₂, är uppbyggt på samma sätt. Nästa zon karakteriseras av att där mynna ett antal körtelrör och divertiklar. De förra äro ca 16 st., de senare ca 40—45 par. Dessa senare äro uppbyggda på samma sätt som hos larven men är i förhållande till tarmen små och även absolut sett mindre än hos larven.

Även baktarmen är hos imagon enhetligt uppbyggd och visar inga större variationer i sin histologiska byggnad. Den har sålunda i hela sitt förlopp en kraftigt veckad intima, klädd med ett kitinlager, som i den caudala delen blir påfallande tjockt. I motsats till förhållandena hos larven saknas en rectalficka.

Som påpekats i utländsk litteratur har *Polygraphus* i jämförelse med andra undersökta barkborrearter den längsta tarmen. Enligt egna mätningar är för-

hållandet mellan tarm- och kroppslängd 2,5/1. Tab. 11 visar de olika tarmavsnittens procentuella andel av totala tarmlängden hos de olika larvstadierna och hos imagon.

Spottkörtlarna äro väl utbildade, fig. 48, och ligga som ett nystan i höjd med bakkanten på ingluvies. Körteln mynnar på undersidan av huvudet, fig. 49, och ej som tidigare angivits i pharynx.

2. Malpighiska kärlen hos imagon avvika i princip ej från larvens utan löpa i stort sett på samma vis och ha samma histologiska byggnad. Vissa förändringar ha dock skett, vilket framgår av en jämförelse mellan fig. 34 och 50. Liksom hos larven kan man även här skilja på två typer av kärll, fyra större och två mindre, vilka samtliga vid sista baktarmskröken genomborra den tidigare beskrivna hinnan och därefter i intim kontakt följa ändtarmen. Längden hos resp. kärll är i stort sett densamma som hos den fullbildade larven, men eftersom deras utbredningsområde är mindre hos imagon, komma de hos denna att få ett mer vindlat förlopp.

3. Trachésystemet. De grövre trachéstammarnas förlopp hos *P. polygraphus* framgår av fig. 51. Antalet stigmata är nio, av vilka ett ligger på vardera meso- och metathorax och sju på abdomen (I—IX). På fig. 51 går nr 1 huvudsakligen till mandibelmuskulaturen, 2 är en kommissur, 3 försörjer bakre och 4 främre delen av hjärnan, 5 mandiblerna och antennerna samt 6 maxillerna. Nr 7 går till främre benparet och 8 till täckvingarna och 9 till den dorsala muskulaturen. Nr 10 är en kommissur och 11 går till mellersta benparet, 12 till tarmkanalen, 13 till ventrala muskulaturen och 14 till första abdominalstigmats grenar. Nr 15 försörjer bakvingarna. Från första abdominalstigmat (III) utgår ett flertal grenar åt olika håll, varav nr 16 går till tarmsystemet och de malpighiska kärnen och 17 till bakre benparets muskulatur. Trachésystemet i bakkroppen är i stort sett lika från segment till segment. Sålunda finnas två parallella stammar till bakomvarande stigma, en dorsal och en ventral gren till muskulaturen samt en gren till tarmkanalen och andra inre organ.

Beträffande trachéernas byggnad kan nämnas, att i de grövre grenarna finnas fina hår, fig. 52 B.

4. Oenocyterna. I ett sent praepupalt stadium lågo oenocytcellerna fortfarande samlade i organ. I ett tidigt pupalt stadium öka cellernas antal, och organen sprängas sönder, varvid de enskilda cellerna spridas omkring. Hos imagon finnas därför icke längre några regelbundet ordnade organ utan endast ett stort antal kringspredda celler, fig. 52.

5. Könsorganen. Hos barkborrarna äro könsorganens byggnad relativt väl känd genom olika utländska undersökningar. De honliga organens utseende framgår av fig. 53. Från en oparig uterus utgå fyra dorsalt belägna ovarioler. I uterus mynna vidare två kittkörtlar, glandulae sebaceae. Hos *Polygraphus* finnes vidare en kraftig bursa copulatrix. I närheten av denna mynnar ductus receptaculi. Under ett sent larvstadium ha de honliga genitalia ett utseende, som framgår av fig. 54.

Det hanliga genitalorganet, fig. 55 och 56, består liksom det honliga av ekto- och mesodermala bildningar. Hos äldre larver äro dessa fortfarande självständiga, först under puppstadiet sammansmälta de med varandra. Testes består av två par halvklotformiga kroppar, på vilkas undersida en vas deferens utgår, som leder till en vesicula seminalis. Här mynnar vidare en oparig glandula mucosa. Vesiculan har hos barkborrarna en rätt komplicerad byggnad, fig. 57. Penis byggnad och

utseende framgår av fig. 56. Någon påtaglig skillnad föreligger icke i penis byggnad hos de olika *Polygraphus*-arterna, däremot kan spiculum gastrale variera mycket även inom samma art, fig. 58.

Kap. VII. Utbredning och ekologi

1. Utbredning. *P. poligraphus* tycks förekomma allmänt i Eurasiens barrskogsområden. I Sverige förekommer den i hela landet men av allt att döma icke allmänt norr ut, där den ersättes av *P. subopacus* och *P. punctifrons*.

2. Trädslagsval. Samtliga *Polygraphus*-arter äro typiska graninsekter. Blott i rena undantagsfall ha de påträffats i tall.

3. Val av yngelträd. För att kunna bedöma en skogsskadeinsekts ekonomiska betydelse är det av stor vikt att försöka klarlägga vilka träd, som de svärmande djuren föredraga som yngelträd. Föreliggande undersökning har visat att *P. poligraphus* angriper alla storlekar av granar, fig. 59. I det undersökta materialet varierade sålunda bhd från 2 till 39 cm. För att få något begrepp om huruvida de träd, som angrepos, voro friska eller nedsatta i sin motståndskraft och i så fall hur mycket, följdes på en provyta i Stockholms skärgård mycket noga vilka träd som angrepos. Tab. 13 visar hur granarna sågo ut på våren 1956 samt vilka träd som angrepos hösten samma år. Tabellen visar tydligt, att de granar, som på våren uppvisade de svåraste torkskadorna, även uppvisade den högsta angreppsprocenten. Dessa i och för sig få observationer, som emellertid verifierats på andra provytor, visa att *poligraphus* om den har möjlighet att få välja i ett granbestånd alltid i första hand angriper de mest försvagade träden. Alla iakttagelser tyda på att denna bastborre är ett sekundärt skadedjur, som endast angriper mer eller mindre försvagade träd.

4. Angreppens geografiska lokalisering. Beträffande angreppens lokalisering kunna inga generella regler lämnas. På samma sätt som t. ex. granbarkborren angripas gärna grupper av träd. De angripna träden kunna stå fritt eller inne i slutna bestånd. Det senare torde vara det vanligaste. Exponeringen torde i och för sig dock ha en underordnad betydelse, huvudsaken är om träden ha en för de svärmande djuren lämplig status. Sådana träd tycks de ha stor förmåga att spåra upp, vilket ett exempel från Stockholms skärgård visar. På en liten ö, på vilken *poligraphus* tidigare saknats, angrepos 1957 två granar. Den närmaste angreppshården visade sig ligga ca en km därifrån, fig. 60.

Lokaliseringen av torkskadorna 1955 var i hög grad beroende på terrängens utformning. Träd som stodo på djupare mark klarade sig i allmänhet rätt bra under det träd på grundare jord uppvisade mer eller mindre tydliga torkskador. Detta invercade i sin tur på *poligraphus*-angreppens lokalisering. Fig. 61 vill schematiskt visa en typisk bild från den småbergiga terrängen i Stockholms skärgård. Granarna i dalarna och uppe på bergen blevo icke angripna, de förra på grund av att de voro friska och hade obruten motståndskraft, de senare på grund av att de voro döda och torra. Däremot angrepos i stor utsträckning de mer eller mindre tynande granarna på sluttningarna. Även kartan, fig. 62, visar detta. Man kan framför allt inom området norra del se, hur de angripna träden stå i långa rader. Det rör sig här just om sådana bergssidor, som ovan berörts.

5. Angreppens lokalisering i träden framgår av tab. 14. Denna visar, att i de flesta fall voro hela träden eller övre delen av träden angripna. En jämförelse med bhd visar, att de träd, som blott angripits i övre delen, varit grövre

än andra, under det att de, som blott angripits i nedre delen, voro klenare. Detta torde sammanhänga med barktjockleken.

Kap. VIII. Biologi

1. Svärmningen. Svärmningstiden är i stor utsträckning beroende på moderträdet exponering. Den tidigast iakttagna kläckningen har varit den 29 juni i ett mycket exponerat träd i en södersluttning. Enligt åtskilliga iakttagelser sker huvudsvärmningen dock i slutet av juli—början på augusti. Fig. 63 visar två kläckningsdiagram varav ett (Barnvik) stod i ett glest bestånd i en sydostsluttning och det andra (Lämshaga) i ett slutet bestånd i en norrsluttning. Kurvorna visa att kläckningen satte igång samtidigt i mitten på juli, men på den förstnämnda ytan kom huvudsvärmningen i månadsskiftet juli—augusti under det att den på den sistnämnda kom ungefär en vecka senare och pågick hela augusti och september. I Stockholms-trakten kunna djur sålunda kläckas från slutet på juni till i början på oktober. När huvudsvärmningen inträder beror som sagt på trädens exponering samt även i stor utsträckning på när dessa äggbelagts.

P. poligraphus är en utpräglad eftermiddags- och kvällssvärmare, vilket framgår av fig. 64.

2. Gångsystemen och deras anläggning. De svärmande djuren uppträda i regel i stora mängder på för dem lämpliga granar. Hanen gör härvid ingångshålet och följes allt efter det att han äter sig in av en eller flera honor. Väl inkomna i savbarken göra dessa honor först parningskammaren och sedan modergångarna under det att hanens uppgift huvudsakligen tycks vara att stöta ut bormjålet. Är populationen låg äta sig hanarna blott in till $\frac{4}{5}$ av sin längd och avvakta i denna ställning honornas ankomst. Först när dessa tillstött fortsättes anläggandet av gångsystemet.

Från parningskammaren utgå modergångarna stjärnformigt. Deras antal varierar mellan 1 och 7, fig. 65. I medeltal var antalet 2,8. Längden på dessa kan variera inom vida gränser, fig. 66. Medellängden var 30 mm. Modergångarna ligga åtminstone i tjockare bark helt i denna, varför om barken lossas man ser mycket litet eller intet av gångsystemet. Om de däremot anläggas i tunnarkiga partier kunna de t. o. m. fåra veden. Gångarna äro alltid fyllda med bormjöl, vilket omöjliggör en upprepad befruktning.

3. Äggantal. Antalet ägg per modergång är mycket varierande och på grund av en i regel lång äggläggningstid svårt att exakt fastställa. I medeltal torde äggantalet uppgå till ca 10—15 ägg per hona. Betydligt högre värden ha dock fastställts.

4. Äggläggningstidens längd och övervintringen. På grund av den långt utdragna svärmningstiden blir även äggläggningstiden mycket lång. Detta har i sin tur till följd, att larvernas utveckling före vinterns inträde har framskridit olika långt. I fig. 68 återfinnas fyra exempel på hur långt larvutvecklingen hunnit vid vinterns inträde. Exempel A är från en lokal, där svärmningen skett påfallande sent, B från ett starkt slutet bestånd, C från ett glest bestånd och D slutligen från ett mycket exponerat träd. Dessa exempel visa, att övervintringen kan ske i vilket larvstadium som helst. Däremot har övervintring hittills aldrig konstaterats i ägg- eller puppstadiet.

Beträffande imagines ge vinteranalyserna ej samma klara bild, man kan sålunda finna levande och döda moderdjur samt tomma gångar. Ett flertal analyser

ha dock visat, att i sådana träd, som äggbelagts sent, finnas levande moderdjur, men i tidigt angripna träd däremot äro moderdjuren döda. I sent angripna träd göra honorna en »övervintringskammare», fig. 69. På våren fortsätta de med anläggandet av sina modergångar och med äggläggningen.

5. Generationstidens längd. I Mellaneuropa medhinnas som regel två generationer per år, i Sverige däremot medhinnas blott en. Som framgått av föregående kapitel kunna honorna fortsätta sin äggläggning på våren, men de larver, som kläckas ur dessa »vårägg» hinna under sommaren i stort sett ikapp sina på hösten föregående år kläckta syskon. Kläckningstiden blir dock utdragen. På fig. 63 finnas kläckningsdiagram från två träd. I Barnviks-trädet hade äggläggningen avslutats på hösten, i Lämshaga-trädet hade äggläggningen däremot fortsatt på våren. Man ser av kläckningsdiagrammen att kläckningen i det senare trädet pågick väsentligt längre än i det förra.

6. Könskvoten. Av tab. 15 framgår könkvoten hos *poligraphus* på några olika provytor. På samtliga dessa voro hanarna i minoritet och uppgingo i medeltal till 42 %. Fig. 70 visar procenten hanar under kläckningstidens gång. Kurvorna visa, att hanarna i början av svärmningen äro i kraftig minoritet, men att deras procentuella antal stiger under svärmningens gång.

7. Populationstätheten i träden och produktionen. Genom ett antal barkanalyser har populationstätheten kunnat beräknas, tab. 16. I runt tal kan man säga att produktionen uppgår till ett djur per cm² barkyta. Genom vissa beräkningar har produktionskoefficienten fastställts till 4,4, dvs. en gammal hona ger upphov till 4,4 nya.

8. Parasiter och fiender. Vid kläckningsförsöken ha även alla parasitsteklar tillvaratagits. De arter, som påträffats vid denna undersökning, och deras antal finnes i tab. 17. Parasiteringsfrekvensen varierade starkt från lokal till lokal, exempel härpå finnas i tab. 18.

Vida större betydelse än parasitsteklarna som decimerande faktor ha hackspettarna. På en av provytorerna undersöktes våren 1957 689 *poligraphus*-angripna träd beträffande angrepp av hackspett. Resultatet framgår av tab. 19. Uppskattningsvis minska hackspettarna *poligraphus*-populationen med ca 80—90 % under vinterhalvåret.

Kap. IX. Bekämpning

Som framgått av föregående framställning angriper *poligraphus* helst och i första hand sådana träd, vars motståndskraft är betydligt nedsatt. Om dessa träd ej skulle angripas av denna art, skulle de förr eller senare dödas av granbarkborren eller sextandade barkborren. Enligt mitt förmenande är därför bekämpningsaktioner mot enbart *poligraphus* ej så trängande annat än i undantagsfall.

Eftersom detta djur åtminstone i Skandinavien ej angriper liggande fångsträd är enda möjligheten att försöka locka djuren till på rot stående träd, som försvagats så, att de tilltala de svärmande djuren. Ett antal försök att göra stående träd attraktiva har gjorts, men resultaten ha ännu ej varit tillfredsställande. Som exempel kan nämnas, att granar vid olika tidpunkter ringbarkats. Första sommaren ha dessa ej angripits av *poligraphus*, däremot av de två andra ovan nämnda graninsekterna. Först andra året ha sådana träd i rätt stor utsträckning angripits av *poligraphus*.

Angripna träd böra avverkas och barkas. Ju tidigare detta göres, desto bättre. Görs det för sent kunna larverna utvecklas i den avskalade barken.

Det bästa skyddet mot denna insekt torde dock vara de rent förebyggande åtgärderna, dvs. en god och rationell skogsvård. Tynande och skadade träd böra sålunda avverkas i tid innan de angripas. Vidare bör i görligaste mån hackspettarnas trivsel ökas genom kvarlämnandet av lämpliga boträd.