

Über die Ambrosiazucht der beiden  
Kiefernborckenkäfer *Myelophilus minor*  
Htg. und *Ips acuminatus* Gyll.

*Om ambrosiasvampar hos de båda tallbarkborrarna Myelophilus  
minor Htg. och Ips acuminatus Gyll.*

von

HELENE FRANCKE-GROSMANN

MEDDELANDEN FRÅN  
STATENS SKOGSFORSKNINGSINSTITUT  
BAND 41 · NR 6

Centraltr., Esselte, Sthlm 52  
249350

## INHALTSÜBERSICHT

	Seite
1. Einleitung .....	4
2. Material und Methoden .....	6
3. Bemerkungen zur Biologie der beiden Käfer .....	7
4. Die Pilzflora in den Frassgängen .....	10
5. Eigenschaften und systematische Stellung der Ambrosia-Pilze .....	16
a. Die <i>minor</i> -Ambrosia, <i>Trichosporium tingens</i> LAGERBERG et MELIN ...	16
b. <i>Trichosporium tingens</i> im Vergleich zur <i>acuminatus</i> -Ambrosia .....	19
c. <i>Dipodascus aggregatus</i> nov. spec. ....	25
6. Über die Beziehungen der verschiedenen Pilze zueinander .....	27
7. Über die Beziehungen der beiden Borkenkäfer zu ihren Ambrosia-Trichosporien .....	29
8. Nutzniesser der Ambrosiaflora von <i>I. acuminatus</i> und <i>M. minor</i> .....	40
9. Zusammenfassung der Ergebnisse und Schluss .....	43



## *Förord*

Föreliggande undersökning har utförts av dr HELENE FRANCKE-GROSMANN vid Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft i Reinbek vid Hamburg, Tyskland.

Det problem, som dr FRANCKE-GROSMANN här behandlar, är av stort både teoretiskt och praktiskt intresse. Inom flera områden, såväl i medicinen som i skogs- och lantbruket, spela insekter en viktig roll som överförare av sjukdomar och skadeorganismer. Händelseförloppet härvidlag är många gånger mycket komplicerat och ställer forskaren inför svårlösta problem.

I skogsbruket kan stockblånaden på timmer under vissa omständigheter förorsaka en betydande kvalitetsnedsättning hos sågtimret. Denna stockblånad förorsakas av svampar, vilka i första hand överförs av vissa skogsinsekter. Ett flertal undersökningar har ägnats åt detta problem även i vårt land, men många frågor kvarstå alltjämt olösta.

Professor VIKTOR BUTOVITSCH och docent ERIK RENNERFELT, inbjödo å skogsforskningsinstitutets vägnar dr FRANCKE-GROSMANN att sommaren 1950 tillbringa några veckor vid institutet. Dr FRANCKE-GROSMANN accepterade denna inbjudan. Under sin vistelse här studerade hon ingående mikrofloran hos två av våra viktigaste blåyteöverförande skogsinsekter, nämligen mindre mörghorren och skarptandade barkborren, båda på tall. Resultaten av dessa undersökningar framläggas i föreliggande arbete.

Experimentalfältet i februari 1952.

*Manfred Näslund*



## 1. Einleitung

Die beiden Kiefernborckenkäfer *Myelophilus minor* Htg., der kleine Waldgärtner und *Ips acuminatus* Gyll., der scharfzähnlige Kiefernborckenkäfer, sind in Schweden weit verbreitet. Ersterer wird in ganz Schweden von Skåne bis Norrbotten gefunden, letzterer ausschliesslich in den mittleren und nördlichen Landesteilen. Für beide Käfer ist charakteristisch, dass das Splintholz der von ihnen befallenen Kiefern auffallend schnell, intensiv und bis auf das Kernholz eindringend verblaut wird (BUTOVITSCH 1939, 1941, 1943 a u. b).

Dass gewissen rindenbrütenden Borckenkäfern bestimmte Bläuepilze vergesellschaftet sind, ist eine schon oft beobachtete Tatsache. Bei den oben genannten Borckenkäfern tritt die Erscheinung des Verblauens der von ihnen befallenen Stammabschnitte und Äste ganz besonders auffallend in Erscheinung.

BUTOVITSCH hat versucht, die Ausbreitung der von Insekten übertragenen Bläuen (»Bläue I») zahlenmässig zu erfassen und hat den Begriff der »Bläuezahl« eingeführt. Er versteht darunter das Verhältnis der von dem Gangsystem eines Insekts ausgehend verblauten Mantelfläche eines Stammes zu der Mantelfläche, welche das Gangsystem des Insekts einnimmt. Wenn diese Bläuezahl auch je nach den herrschenden Verhältnissen sehr variabel ist, so gestattet sie doch, gleiche Verhältnisse vorausgesetzt, sehr aufschlussreiche Vergleiche. BUTOVITSCH konnte bei seinen Versuchen über die Verblauung von Kiefernstämmen, die den Sommer über unentrindet im Walde verblieben waren, feststellen, dass die Bläuezahl des *M. minor* ausserordentlich hoch sein kann (bis zu 20!) und dass auch *Ips acuminatus* sich vor den übrigen Bläue verbreitenden Ipiden durch eine hohe Bläuezahl auszeichnet.

Die Verblauung des Splintholzes bei Nadelhölzern hat eine ausgesprochen praktische Bedeutung. Die Verfärbung des Splintholzes in blaue, dunkelgrünliche, dunkelgraue oder schwärzliche Tönungen hat eine Wertminderung der Stämme als Nutzholz zur Folge, da die Verwendungsfähigkeit verblauten Holzes beschränkt ist. Im allgemeinen wird zwar dessen Festigkeit durch die Verblauung wenig beeinträchtigt, es zeigen sich jedoch bei der Bearbeitung gewisse Schwierigkeiten, und Lacke und Farben können durch noch lebende Bläuepilze zerstört werden. Die Bläue ist also mehr als nur ein Schönheitsfehler.

Die Bläuepilze sind daher oft Gegenstand mycologischer Untersuchungen gewesen, besonders auch in Skandinavien, (LAGERBERG, LUNDBERG und MELIN 1927, ROBAK 1932, MELIN und NANNFELDT 1934), wo die Bläue des Nadelholzes

infolge klimatischer Verhältnisse und arbeitstechnischer Schwierigkeiten bei der Bringung eine erhebliche Rolle als Wertminderer des Holzes spielt. In letzter Zeit haben sich RENNERFELT (1950) und MATHIESEN (1950, 1951) sehr eingehend mit den in Schweden vorkommenden und zwar speziell mit den von Insekten übertragenen Bläuepilzen befasst und auch die mit den beiden genannten Käfern vergesellschafteten Bläuen studiert.

RENNERFELT und MATHIESEN konnten aus den Bohrspänen der von diesen Borkenkäfern befallenen Stammabschnitten, aus den Fruchtständen der Pilze in den Insektengängen und aus Käfern und Larven anhaftenden Sporen eine Anzahl recht wirksamer Bläuepilze isolieren, die teils zu den Ascomyceten, speziell den Ophiostomataceen, teils zu den *Fungi imperfecti* gehören. Mit *M. minor* vergesellschaftet fand sich mit grosser Regelmässigkeit der Bläuepilz *Ophiostoma canum* (MÜNCH) H. u. P. SYDOW, auch öfters *Trichosporium tingens* LAGERBERG et MELIN. *I. acuminatus* war ständig von einer bisher noch nicht bekannten *Ophiostoma*-Art begleitet, die von AINO MATHIESEN als *Ophiostoma clavatum* beschrieben wurde.

Daneben konnten noch andere Bläuepilze in den Brutstätten der beiden Käfer festgestellt werden, so *Ophiostoma pini*, *O. minutum*, *O. piceae*, *O. coeruleum*, *O. coerulescens* u. a., von Hyphomyceten *Cladosporium herbarum*, *Pullularia pullulans* und andere mehr. Neben diesen ausgesprochenen Bläuepilzen wurden einige Schimmelpilze mit hellem Mycel, einige stark duftende *Mycelia sterila* und verschiedene Hefen isoliert.

Trotz dieser eingehenden Studien war jedoch die Frage, warum gerade mit den beiden genannten Ipiden regelmässig eine so rasche und intensive Verblauung des Kiefernholzes aufzutreten pflegt, noch nicht restlos geklärt. Es erschien daher wünschenswert, dieses Thema, insbesondere die Fragen der ökologischen Bedeutung der Pilzflora für die Käfer und der wechselseitigen Beziehungen zwischen Pilz und Insekt, auch einmal von entomologischen Gesichtspunkten aus in Angriff zu nehmen. Ich erhielt darum eine Einladung von den Herren Professor BUTOVITSCH und Dozent Dr. RENNERFELT, die beiden Käfer und ihre Pilzflora in Schweden zu studieren, der ich um so lieber folgte, als sie ein altes Arbeitsgebiet von mir berührte.

Die vorliegenden Untersuchungen konnten in der Zeit vom 24. Juni bis 24. August 1950 an der Zoologischen und der Botanischen Abteilung von Statens Skogsforskningsinstitut in Stockholm ausgeführt werden, wobei mir die reichen Hilfsmittel beider Abteilungen in grosszügiger Weise zur Verfügung standen. Sie wurden in ständigem Gedankenaustausch mit Fräulein AINO MATHIESEN durchgeführt, deren Erfahrung mit der Pilzflora beider Käfer der vorliegenden Arbeit ausserordentlich förderlich waren und sehr dazu beitrugen, dass die Untersuchungen in der verhältnismässig kurzen Zeit zu einem gewissen Abschluss gebracht werden konnten.

## 2. Material und Methoden

Für die Untersuchungen standen Materialproben aus verschiedenen Landesteilen Schwedens zur Verfügung, und zwar Knüppel und Stammabschnitte, die mehr oder weniger dicht mit Brutten der beiden Borkenkäfer *Myelophilus minor* und *Ips acuminatus* besetzt waren. Ein besonders glücklicher Umstand war, dass die Arbeit zu einem Zeitpunkt in Angriff genommen werden konnte, an welchem noch junge Brutten vorhanden waren, und dass die zur Verfügung stehende Zeit gerade ausreichte, die Entwicklung beider Insekten von der Junglarve bis zum fertigen Käfer zu verfolgen. Die Untersuchung ganz frischer Brutstätten ergibt ein wesentlich klareres Bild als die an alten Frassstücken, da bei diesen mit der Einschleppung fremder Pilzsporen durch Feinde und Inquilinen, auch wohl durch anemochore Verbreitung der Pilzsporen zu rechnen ist. Weiter war es der Arbeit sehr förderlich, dass Verf. die Gelegenheit hatte, einen grossen Teil des Materials selber einzusammeln und ausgedehnteren Befall an Ort und Stelle selber zu studieren. Zufallsbefunde wurden so weitgehend ausgeschlossen.

In nachfolgender Zusammenstellung sei ein kurzer Überblick über die Herkunft des den Untersuchungen zugrunde liegenden Materials gegeben.

Als Ausgangsmaterial für die Züchtung der mit den Käfern vergesellschafteten Pilze wurden fast ausschliesslich die auf dem Versuchsmaterial, und zwar speziell die in den Mutter- und Larvengängen der Käfer aufgefundenen Konidien und Sporen benutzt. Von der Kultur der Pilze aus Holzstückchen oder Bohrspänen aus der Nähe der Frassgänge wurde ganz abgesehen. Da bei den im dichten Gemisch wachsenden verschiedenartigen Pilzen auf Agarnährboden leicht einer im Vorteil ist und die anderen völlig überwächst und unterdrückt, lässt sich durch die Zucht aus Bohrspänen allein kein klares Bild über die tatsächlichen Verhältnisse gewinnen, abgesehen davon, dass leicht Irrtümer in Bezug auf die Zusammengehörigkeit der einzelnen Bestandteile der Pilzflora in den Insektengängen entstehen können.

Zur Ergänzung wurden Schüttelkulturen aus Abspülungen von Käfern und Larven angelegt, ebenso aus Darminhalt und Kotkrümeln. Ferner wurden die Pilze aus den Laufspuren der Käfer auf Agarplatten isoliert und bearbeitet.

Um die Fruktifikation der Pilze zu begünstigen wurden Abschnitte des von den Käfern befallenen Holzes in mit feuchtem Fliesspapier ausgelegte Standzylindern aufbewahrt und kleinere Ausschnitte aus den Brutbildern, insbesondere Rindenteile mit Frassgängen in feucht gehaltene, mit Fliesspapier belegte Petrischalen gebracht. Daneben wurde das restliche Material eingesackt an schattiger Stelle auf dem Erdboden gelagert.

Die einzelnen Pilze wurden in der üblichen Weise durch Strich- und

Nr.	Datum	Art	Herkunft	Bemerkungen
1	27.6.	<i>I. acuminatus</i>	Bispfors, Dalarna	Stark verblaut, Larven jung, Frassbilder unregelmässig, stark in den Splint eingreifend.
2	29.6.	<i>I. acuminatus</i>	Tallviksudden, Norrlund	Stark verblaut, Larvengänge und später die Puppen vorwiegend in der Rinde, Larven z. T. im ersten Stadium.
3 <sup>1</sup>	30.6.	<i>M. minor</i>	Bogesund I bei Stockholm Fangbaum	Starke Verblauung bei mässigem Befall, sehr junge Larven.
4	5.7.	<i>I. acuminatus</i>	Hamra I Dalarna	Stark verblaut, dichter Befall. An einigen Knüppeln gleichzeitiger Befall von <i>M. minor</i> . Larven halb erwachsen.
5 <sup>1</sup>	2.7.	<i>M. minor</i>	Kagghamra I bei Stockholm	Sehr dichter Befall, starke Verblauung, Larven zum Teil schon im Splintholz.
6 <sup>1</sup>	11.7.	<i>M. minor</i>	Bogesund II bei Stockholm Abraum	Schwacher Befall, trotzdem von den einzelnen Frassstellen ausgehend starke Verblauung bis zum Kern und weit über Frassbilder hinausgehend.
7	28.7.	<i>I. acuminatus</i>	Hamra II Dalarna	Material rein von <i>I. acuminatus</i> befallen, weit u. stark verblaut.
8	28.7.	<i>I. acuminatus</i>	Fågelsjön Dalarna	Dicke Knüppel, Muttergänge nur in Rinde, Larven sehr jung, Verblauung geringer.
9 <sup>1</sup>	1.8.	<i>I. acuminatus</i>	Ulriksfors Norrlund Zopfstück	Reiner <i>acuminatus</i> -Befall. Splintholz stark verblaut.
10 <sup>1</sup>	3.8.	<i>I. acuminatus</i>	Vindeln Norrlund Abraum	Stark verblaut, fast erwachsene Larven vorhanden, diese z. T. im Splintholz.
11	15.8.	<i>M. minor</i>	Kagghamra II bei Stockholm Zopfstück	Material stark verblaut, fast ganz ausgetrocknet, Käfer zum Teil schon ausgeflogen.
Ferner für vergleichende Untersuchungen:				
12	15.7.	<i>Hylecoetes dermestoides</i> und <i>Xyloterus signatus</i> .	Hamra Dalarna	Birkenabschnitt.

Die mit <sup>1</sup> bezeichneten Materialproben konnten von der Verfasserin selbst entnommen werden.

Schüttelkulturen auf den gebräuchlichen Agar-Nährböden mit oder ohne Säurezusatz isoliert. In einzelnen Fällen wurden Spezialnährböden benutzt.

### 3. Bemerkungen zur Biologie der beiden Käfer

Der kleine Waldgärtner, *Myelophilus minor* HTG. ist ein 2,6—4,3 mm langer Käfer. Er schwärmt je nach Witterung und Lage im Mai bis Anfang

Juni, einige Wochen später als sein naher Verwandter, der grosse Waldgärtner *M. piniperda* L., dem er an Grösse nicht wesentlich nachsteht, und mit welchem er oft gemeinsam am gleichen Kiefernstamm brütend gefunden wird. Er nimmt zur Brut vorwiegend die Spiegelrinde oder die Übergangsrinde im Winter gefällter, berindeter, im Walde verbliebener Stämme oder stehender kränkelder, älterer oder jüngerer Kiefern an, man trifft ihn aber auch brütend in Ästen bis zu 4 cm Durchmesser und darunter. *M. piniperda* hingegen besetzt vorzugsweise die unteren, dickborkigen Stammabschnitte; er kommt in der Übergangszone zur Spiegelrinde mitunter mit *M. minor* gemischt vor. Bemerkenswert ist, dass, wie BUTOVITSCH (1943) mitteilt, der kleine Waldgärtner gefällte Stämme, die dem Erdboden in ihrer ganzen Länge aufliegen, meidet, während er besonders gern Zopfstücke befällt, die infolge ihrer sparrigen Äste den Erdboden nicht berühren. »Primär«, d. h. als Schädiger stehender, gesunder Kiefern, scheint der Käfer in Schweden nicht vorzukommen.

Die zweiarmigen, waagrecht verlaufenden Muttergänge des Käfers sind an zahlreichen Luftlöchern schon äusserlich leicht erkennbar. Sie befinden sich bisweilen so dicht unter der Oberfläche der Rinde, dass sie nur noch von einem dünnen, vergänglichen Borkenhäutchen bedeckt sind. Der Splint wird von ihnen stark gefurcht.

Die Larvengänge gehen in ziemlich regelmässigen Abständen fast rechtwinkelig beidseitig von den Muttergängen ab. Sie sind auffallend kurz, nur etwa 1—3 cm lang, weil die Larve, wenn sie halb erwachsen ist, plötzlich in fast radiärer Richtung in das Splintholz hinein geht, um hier den Rest ihrer Entwicklung zu beschliessen (vergl. TRÄGÅRDH 1939). Die Höhlung, welche die Larve in das Splintholz frisst, ist nur so gross, dass sie die heranwachsende Larve und später die Puppe aufnimmt. Die Larve verhält sich also, solange sie in der Rinde lebt, wie die Larve eines normalen rindenbrütenden Ipiden, indem sie in die saftreiche Rinde einen ihrer jeweiligen Körpergrösse entsprechenden, sich also erweiternden, mit Nagespänen vollgestopften Gang bohrt; sie benimmt sich, sobald sie in das Holz eingedrungen ist, wie die Larve eines holzbrütenden Ipiden, und zwar wie die des *Xyloterus lineatus* und Verwandter, die nur eine Kammer nagt, welche gross genug ist, die Puppe zu beherbergen.

Neuerdings hat HANSON (1949) in Südengland eine bemerkenswerte Beobachtung über ein von der Norm völlig abweichendes Verhalten des kleinen Waldgärtners gemacht. Er fand, dass *M. minor*, welcher seit 1942 hier an *Pinus silvestris*, Schwarzkiefer und *Pinus maritima* festgestellt wurde, gern und sogar vorzugsweise in der dicken Rinde brütete, wenn diese nicht von *M. piniperda* besetzt war. Die Muttergänge verliefen in diesem Falle ausschliesslich in der Rinde und furchten den Splint nicht. Die Larvengänge befanden

sich gleichfalls in ihrer vollen Länge in der Rinde, die Puppenwiegen wie bei *piniperda* in der dicken Borke unweit der Stammoberfläche. Es ergab sich also ein völlig abweichendes Brutbild. HANSON nimmt an, dass der kleine Waldgärtner genau wie der grosse es vorzieht, in dicker Rinde zu brüten und dieses auch tut, wenn er nicht durch die Konkurrenz des grossen Waldgärtners, der ja früher fliegt als der kleine, auf die dünnere Rinde abgedrängt wird, die er allerdings für seine Brut benutzen kann. Ob diese Auffassung richtig ist, oder ob es sich nur um eine biologische Abweichung des nach England eingeschleppten Käferstammes ist, muss noch dahingestellt bleiben. Es ist jedenfalls auffallend, dass ein ähnliches Verhalten des kleinen Waldgärtners bisher in den Schadgebieten des Käfers auf dem Kontinent noch nicht beobachtet worden ist.

Die Jungkäfer des kleinen Waldgärtners erscheinen in Schweden im Juli—August. Wie der grosse Waldgärtner fliegt auch der kleine aus seiner Brutstätte aus, um sich in die jungen Triebe älterer Kiefern einzubohren und hier seinen Reifungsfrass bis zur Überwinterung zu vollenden, indem er die Triebe aushöhlt. Diese brechen im Herbst ab und werden vom Käfer verlassen. Nach den Befunden von AWERKIEW (1941) geschieht dieses etwas später als es beim grossen Waldgärtner der Fall ist.

Die Überwinterung des kleinen Waldgärtners findet nach AWERKIEW nur zum Teil an den Wurzelgabelungen älterer Kiefern statt, die Hauptmasse der Käfer überwintert in der Bodenstreu. Die Generation ist eine einjährige.

*Ips acuminatus*, der scharfzähnlige Kiefernborckenkäfer, hat eine Körperlänge von 2,4—3,7 mm. Auch er befällt wie *M. minor* die Spiegelrinde älterer und jüngerer Kiefern zur Brut, aber auch Äste bis zu 1,5 cm Durchmesser. Er kann sich an Abraum so stark vermehren, dass er im Massenangriff befähigt wird, an Kiefern-Jungwuchs überzugehen und diesen empfindlich zu schädigen, kann also unter Umständen ausgesprochen als Forstschädling auftreten.

Das Gangsystem der Mutterkäfer dieses Ipiden ist sternförmig, die einzelnen Gänge sind auffallend lang. Je nach Dicke der Rinde wird der Splint durch die Muttergänge mehr oder weniger stark gefurcht; in ganz dünnen Ästchen können sie tief in das Holz eindringen. Auch sie weisen zahlreiche Luftlöcher auf und sind teilweise mit Nagespänen verstopft, während normalerweise die Muttergänge der rindenbrütenden Ipiden von Bohrmehl frei gehalten werden.

Die Larvengänge gehen von den Muttergängen in erheblichen Zwischenräumen (oft von 2 cm und darüber) ab. Ihr Verlauf ist verschieden, je nachdem, ob stärkere Stammabschnitte mit dickerer Rinde oder dünnere Äste mit schwacher Rinde befallen wurden. In ersteren verlaufen sie ausschliesslich in der Rinde, wo sich später auch die Puppenwiegen befinden, in letzteren gehen

die Larven wie die des *M. minor* in schräg-radialer Richtung in das Holz hinein, wo sie ihre Entwicklung in einer ihrer Grösse entsprechenden Larvenkammer vollenden. Die Larvengänge in der Rinde sind naturgemäss in diesem Falle ausserordentlich kurz, die Puppen entwickeln sich in den Splintholz-Puppenwiegen.

Die im August fertigen Jungkäfer üben am Ort ihrer Entstehung ihren Reifungsfrass aus und überwintern zumeist an der alten Frassstelle. Nach Untersuchungen von AWERKIEW überwinterte bei Befall von Ästen und dünnrindigen Stammabschnitten 74 % der Käfer im Holz, bei Befall stärkerer Stammabschnitte 94 % unter der Rinde. Die Generation ist bei *I. acuminatus* in Schweden einjährig.

Die beiden Käfer haben demnach, obwohl sie verschiedenen Unterfamilie der Ipiden angehören, eine Anzahl gemeinsamer biologischer Eigenarten. Beide können sich in sehr dünnrindigen Teilen ihrer Brutpflanze, der Kiefer, entwickeln und beide können einen Teil ihrer Entwicklung im Holze vollenden. Ursächlich damit hängt zweifellos zusammen, dass beide Ipiden eine relativ erhebliche Körpergrösse aufweisen, welche die Körpergrösse der an gleicher Örtlichkeit vorkommenden und oft gemeinsam mit ihnen brütenden Borkenkäfer beträchtlich übertrifft. Ohne die Fähigkeit der Larven, ihre Entwicklung im Holze abschliessen zu können, wäre es an den sehr dünnrindigen Ästen schon rein aus räumlichen Gründen unmöglich, dass sich hier so grosse Borkenkäfer entwickeln könnten.

*Myelophilus minor* und *Ips acuminatus* nehmen also in Bezug auf ihr biologisches Verhalten eine gewisse Mittelstellung zwischen den rindenbrütenden und den holzbrütenden Ipiden ein. Dem Brutbild beider Käfer ist weiterhin gemeinsam, dass die Muttergänge durch zahlreiche Luftlöcher ausgezeichnet sind und dass die Larvengänge ziemlich kurz sind, wenn das Insekt seine Entwicklung im Holz vollendet.

#### **4. Die Pilzflora in den Frassgängen der beiden Borkenkäfer**

Eigene Untersuchungen über die Zusammensetzung der Pilzflora in den Gängen der beiden Ipiden konnten die Befunde MATHIESENS und RENNERFELTS weitgehend bestätigen und, besonders in Bezug auf die ökologischen Beziehungen zu den Käfern, erweitern.

Die zur Untersuchung gekommenen, mit Käferbrut besetzten Kiefernabschnitte waren sämtlich, auch bei geringem und noch frischem Befall, weitgreifend und intensiv verblaut. Bei Tangentialschnitten durch das Holz und auf der Innenseite abgelöster Rindenstücke traten die Markstrahlen bzw. die Harzgänge, als feine, dunkle Striche deutlich hervor.

Bei beiden Ipiden entwickelte sich die Pilzflora in den Gängen von Käfern und Larven naturgemäss wesentlich verschieden, je nachdem, ob losgelöste Rindenstücke bzw. abgespaltene Holzteile mit Brutgängen nach Entfernen von Käfern und Larven in der feuchten Kammer aufbewahrt wurden oder ob sich die Brut an Knüppeln und Stammabschnitten ungestört unter normalen Verhältnissen in ihren Gängen entwickeln konnte. Im ersteren Falle liessen sich in Bezug auf die Pilzflora deutliche Successionswellen unterscheiden, im letzteren war die Fruktifikation der Pilze in den Insektengängen einheitlicher, zum mindesten, solange die Gänge bewohnt waren.

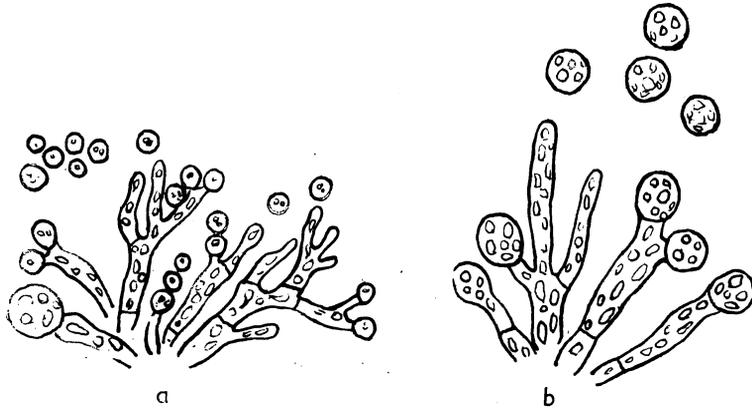


Abb. 1. Ambrosia aus den Larvengängen von a: *Myelophilus minor*, b: *Ips acuminatus*.  
580x

Als jüngste Bruten von *M. minor* kamen solche mit Larven im 2. Entwicklungsstadium, die noch in der Rinde lebten, zur Untersuchung, während von *Ips acuminatus* noch junge Eilarven vorhanden waren.

An frisch abgelösten Rindenteilen aus den Brutstätten beider Käfer konnten in den von Bohrmehl freien Gangenden, in welchen die Larve frisst, kleine pustelförmige Pilzpolster nachgewiesen werden, die aus zarten, teils keuligen, teils rundlichen, bis zu 20  $\mu$  dicken, mitunter kettenartige Verbände bildenden, weissglänzenden, speicherstoffreichen Zellen bestehen (Abb. 1). Daneben finden sich terminal oder subterminal an kurzen Konidienträgern entstehende zunächst eiförmige, später runde, sich loslösende Konidiosporen vor. Der ganze Habitus des Pilzes erinnert auf den ersten Blick an die »Ambrosia« der Holzbrütenden Ipiden. Diese Ambrosia-Polster sind, solange die Larven noch in der Rinde nagen, oft sehr wenig auffallend, insbesondere scheinen sie bei jungen Larvengängen von *Ips acuminatus* bisweilen zu fehlen, der Pilz lässt sich jedoch regelmässig in allen Bruten nachweisen. Zum mindesten bildet die Ambrosia in den Muttergängen von *Ips acuminatus* meist grössere,

zusammenhängende Polster, während die Muttergänge von *M. minor* fast ambrosiafrei zu sein pflegen.

Eine besonders starke Entwicklung nimmt der Ambrosia-Pilz, sobald die Larven in das Holz eingedrungen sind, was nach den Beobachtungen an dem vorliegenden Material bei *M. minor* nach der zweiten Häutung der Fall zu sein pflegt, während sich bei *Ips acuminatus* keine Gesetzmässigkeiten erkennen liessen. Der Ambrosiarasen kleidet die Larvenkammern im Holz völlig aus, er entwickelt sich zu besonderer Mächtigkeit während der Larvenhäutungen und während der Puppenruhe. Die den Puppenwiegen entnommenen Puppen sind regelmässig mit den unverkennbaren runden, speicherstoffreichen Sporen des Ambrosia-Pilzes dicht bedudert. Gleichzeitig färben sich die Wandungen der Larvenkammern im Holz bis zu etwa 0,5 mm Tiefe olivbraun.

An Rasiermesserschnitten durch das tief verblaute Holz aus der nächsten Umgebung der Larvenkammern lässt sich erkennen, dass der Zellinhalt von Markstrahl- und Harzgangzellen tief dunkelbraun verfärbt und von dunklen Hyphen durchzogen ist. Schwarzbraune Hyphen durchwachsen auch die Tracheiden, wobei sie zum Übergang von einer Tracheide zur anderen vorwiegend die dünne Zellmembran der Hoftüpfel benutzen. In

unmittelbarer Nähe der Larvenkammern, soweit die schon makroskopisch sichtbare Verfärbung der Zellwände reicht, sind die Tracheiden vollgestopft von zartwandigen, hellen, rundlichen Pilz-Zellen, die einerseits mit dem dunkelbraunen, das Holz durchziehenden Mycel, andererseits mit dem Ambrosiarasen, der die Larvenkammer auskleidet, in Zusammenhang stehen (Abb. 2). Bei der Schnittführung lässt sich feststellen, dass im Bereich dieser Vegetationsform des Ambrosiapilzes die Zellwände käsig erweicht und bröckelig geworden sind.

Während der Jungkäfer sich in der Puppenwiege befindet und hier ausdunkelt und erhärtet, schwindet der Ambrosiarasen und es bleibt schliess-

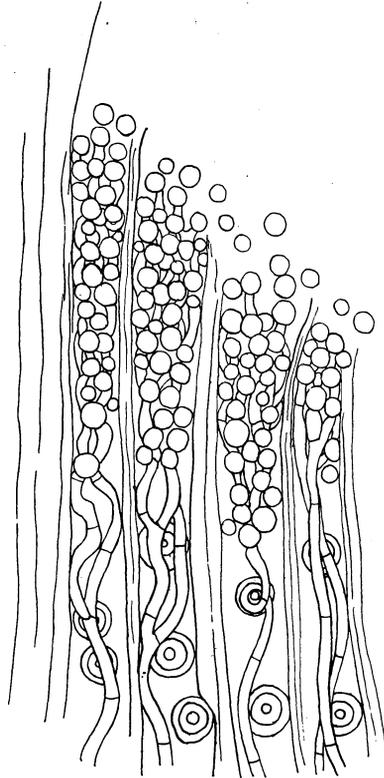


Abb. 2. Ambrosia in den Gangwandungen einer *acuminatus*-Larvenkammer im Splintholz.  
290 ×

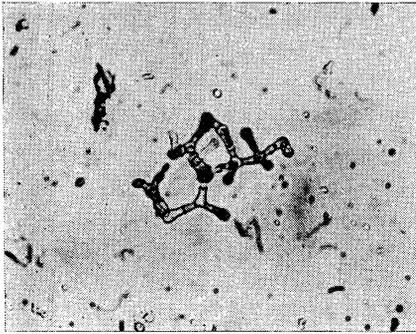


Abb. 3. Hemmungskeimung der Ambrosia in einem Larvengang mit toter *acuminatus*-Larve. 180 ×

lich nur die oliv-bräunliche Verfärbung der Gangwände zurück.

In den Larvenkammern einiger aus natürlichen Gründen, — infolge von Parasitierung, — abgestorbener Larven von *Ips acuminatus* fand sich eine schleimige, weissliche Masse vor, die die Larvenkadaver umhüllte. Diese erwies sich bei mikroskopischer Betrachtung als aus keimenden Konidiosporen des Ambrosiarasens bestehend. Die Konidien keimten jedoch nicht mit normalen Keimschläuchen und bildeten keine normalen Mycelien, vielmehr zeigten sie durchweg eine

ganz charakteristische Hemmungsform. Aus den einzelnen Konidien sprossen längliche, keulige kurze Hyphen, die sich an ihrem distalen Ende fast dichotom verzweigten und wieder die gleichen keuligen Hyphen hervorbrachten. Auf diese Weise entstanden kleine, einzelne Kolonien vom Aussehen eines lockeren Gitterwerkes (Abb. 3).

Die laufend durchgeführten Untersuchungen am ungestört sich entwickelnden Brutbild der Käfer ergaben demnach, dass die Pilz-Vegetation in den Larvengängen sich ausschliesslich oder doch fast ausschliesslich auf einen »Ambrosia« Pilz beschränkte, also ausserordentlich einheitlich erschien. Mikroskopisch liessen sich zwar regelmässig auch Hefepilze nachweisen, auch Konidien anderer Fadenpilze erwiesen sich bei Kulturen aus dem Ambrosia-Wandbelag der Larvenkammern als anwesend, sie traten jedoch völlig zurück und bildeten keine grösseren Konidienfruchtstände oder Perithezien, solange die Larvengänge bewohnt waren.

Auch die Muttergänge der Käfer liessen erst, nachdem sie verlassen waren, eine üppigere Fadenpilzflora aufkommen.

Ein anderes Bild ergab sich, wenn die Pilzflora sich auf abgelösten Rindenstücken oder abgespaltenen Holzteilen aus der Brutstätte der Käfer, nach Entfernung von Käfern und Larven, ungestört entwickeln konnte.

Schon nach wenigen Stunden setzte auf den in der feuchten Kammer in Petrischalen gehaltenen Materialproben eine lebhafte Pilzvegetation ein, die zunächst durch ein Überhandnehmen der Ambrosia gekennzeichnet war. Diese entwickelte sich rasch zu mächtigen, weisssglänzenden Polstern und Belägen, die nun an reichverzweigten Konidienträgern reichlich die runden, speicherstoffreichen Konidiosporen hervorbrachten. Nicht nur in den verlassenen Larvenkammern wucherten die Ambrosiarasen; auch seitlich entlang

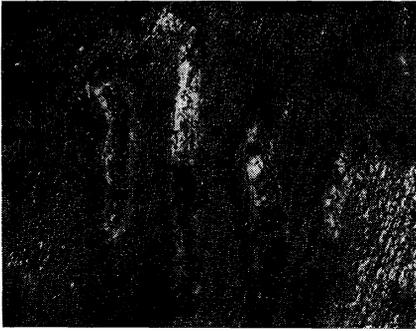


Abb. 4. Ambrosiapolster in *minor*-Larvengängen 48 Std. nach Entfernen der Larven. ca 5,5 ×



Abb. 5. Ambrosiapolster in *acuminatus*-Larvengängen 48 Std nach Entfernen der Larven. ca 5,5 ×

der Larvengänge, zwischen Bohrmehlpfropf und Gangwandung, brachen die Ambrosiapolster hervor (Abb. 4 u. 5).

Ein Querschnitt durch die Larvengänge zeigt nun an den Gangwandungen ein stark entwickeltes Ambrosia-Polster, von welchem reichliche Mengen von Konidien gebildet werden (Abb. 6 u. 7).

Nach wenigen Tagen treten kleine, pustelförmige Polster dicht gedrängter Konidienträger von ähnlicher Beschaffenheit wie die der Ambrosiabeläge und die gleichen runden, grossen speicherstoffreichen Konidien hervorbringend



Abb. 6. Wuchernde Ambrosia in Larvengängen von *M. minor*, Querschnitt. 180 ×

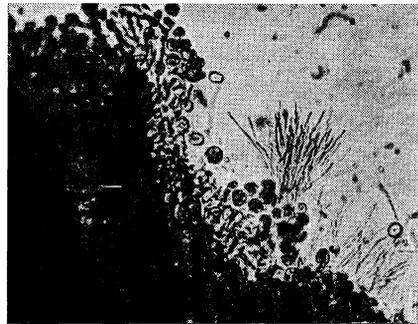


Abb. 7. Wuchernde Ambrosia in den Larvengängen von *I. acuminatus*, mit jungem *Graphium* von *Ophiostoma clavatum*. 180 ×

auch ausserhalb der Insektengänge, auf den verblauten, feucht gehaltenen Holz- und Rindenabschnitten auf. Diese weissglänzenden Pusteln entwickeln sich vor allem über den dunklen Querschnitten der Markstrahlen und der Harzgänge, aus welchen sie hervorspriessen. Wie durch Kulturversuche klar

erwiesen werden konnte, gehören die Ambrosia und diese kleinen kissenförmigen Konidienfruchtstände zu dem gleichen Pilz.

Während sich die weissen Ambrosia-Polster in den Insektengängen und die aus den Markstrahlen und Harzgängen hervorbrechenden Konidienfruchtstände im Laufe der Zeit hell-bräunlich verfärben, erscheint auf den Rinden- und Holzstückchen wie auch in den Muttergängen und Larvenkammern eine reichhaltige Flora verschiedener Fadenpilze, insbesondere von Bläuepilzen. Der für *M. minor* charakteristische begleitende Bläuepilz ist, wie schon MATHIESEN feststellen konnte, *Ophiostoma canum* (MÜNCH) H. u. P.

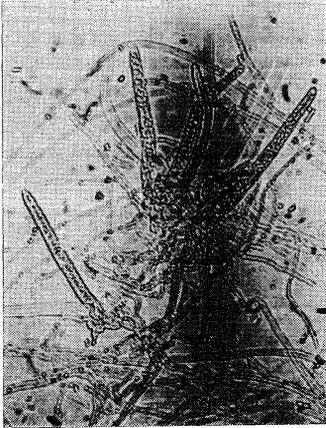


Abb. 8. Schläuche von *Dipodascus* aus Brutstätte von *I. acuminatus*. 180×

SYDOW, dessen unverkennbare kreidige Graphien mit den bei *Ophiostoma* sonst nicht vorkommenden grossen, runden Konidien allenthalben auch aus den von mir untersuchten Kiefernabschnitten mit *minor*-Brut herauswachsen, während in dem *acuminatus*-Material regelmässig der von MATHIESEN beschriebene, bisher ausschliesslich mit *acuminatus* associiert gefundene Bläuepilz *Ophiostoma clavatum* seine keulenförmigen Graphien hervorbrachte. Ascus-Früchte bildete *O. canum* auf meinem Material nicht, wohl aber *O. clavatum* (Material aus Tallviksudden), das nun endgültig beschrieben werden konnte (MATHIESEN 1950). Daneben fanden sich noch die Haupt- und Nebenfruchtformen anderer Bläuepilze vor, wie *Ophiostoma piceae* (MÜNCH) H. u. P. SY-

DOW *O. coeruleum* (MÜNCH) H. u. P. SYDOW und andere, auch bereits von MATHIESEN in Begleitung dieser beiden Ipiden angetroffene Bläuepilze. Neben den Bläuepilzen, die sich alle durch ein dunkles Mycel auszeichnen, konnte in vielen Fällen im Kulturversuch ein helles, stark nach gekochten Äpfeln duftendes Mycel isoliert werden, wie es auch schon von MATHIESEN beschrieben ist. Im allgemeinen waren diese Mycele steril, sodass ihre systematische Stellung nicht bestimmt werden konnte. Nur in einem Falle fand sich ein Pilz mit *I. acuminatus* vergesellschaftet vor, dessen stark nach Äpfeln duftendes Mycel in grosser Menge Büschel frei stehender Schläuche mit zahlreichen Sporen hervorbrachte (Abb. 8) und daran als ein *Dipodascus* erkannt werden konnte. Der Pilz war insofern besonders im Rahmen einer Arbeit, die sich mit der Ambrosia von Holz-Käfern befasst, bemerkenswert, als ähnliche Schläuche, wie sie bei diesem *Dipodascus* gefunden wurden, in den Entwicklungsgang der Ambrosia des *Hylecoetus dermestoides* gehören. Der Pilz wurde daher mit Aufmerksamkeit durchgearbeitet, es zeigte sich jedoch, dass er mit Sicherheit *nicht* zu dem Am-

brosiapilz von *M. minor* oder *I. acuminatus* gehört, obgleich seine Schläuche in den Gängen des *acuminatus*-Materials aus Hamra zwischen den wuchernden Ambrosia-Polstern der verlassenen Larvengänge wuchsen.

Während der weiteren Entwicklung nehmen die anfangs trockenen Konidienstände des Ambrosia-Pilzes eine schmierige Beschaffenheit an. Sie zerfliessen in feuchte, dunkelbraune Massen, wobei sie gleichzeitig die Zellwände ihrer Umgebung bräunlich verfärben.

In diesem Stadium nimmt die Begleitfauna und -Flora der Käfer überhand. Ein raschwüchsiges *Penicillium* kann das ganze Holz durchwuchern; es fruchtet besonders gern über den Ambrosia-Polstern. Die mitunter ausserordentlich zahlreich vorhandenen Nematoden vermehren sich stark und saugen mit Vorliebe die nährstoffreichen Konidien der Ambrosia aus. Sie können schliesslich, gemeinsam mit der artenreichen Milbenfauna, die gesamten Ambrosia-Fruktifikationen vernichten, während gleichzeitig das Ambrosia-Mycel im Holz von den konkurrierenden Pilzen überwuchert und abgetötet wird und nun durch Kulturmethoden nicht mehr nachweisbar ist.

## 5. Eigenschaften und systematische Stellung der beiden Ambrosiapilze

### a. Die Minor-Ambrosia, *Trichosporium tingens* Lagerberg et Melin

Der von mir in den Gängen von *M. minor* aufgefundene Ambrosiapilz konnte als *Trichosporium tingens* LAGERBERG et MELIN bestimmt werden, ein Bläuepilz, der schon bei früheren Untersuchungen von MATHIESEN in vielen Fällen in Begleitung von *M. minor* aufgefunden worden war.

Der mit *Ips acuminatus* vergesellschaftete Ambrosia-Pilz steht dem *Trichosporium tingens* sehr nahe, er besitzt jedoch deutlich grössere Konidiosporen.

*Trichosporium tingens* ist von seinen Autoren (LAGERBERG, LUNDBERG und MELIN 1928) eingehend beschrieben worden. In der Originalarbeit wird als einziger Fundort Garpenberg, Dalekarlia, genannt. Ob das Kiefernholz, aus welchem der Pilz in Reinkultur hervorwuchs, gleichzeitig von Borkenkäfern, speziell *M. minor* befallen war, wird nicht angegeben. *T. tingens* ist, wie auch *O. canum*, nach seiner Beschreibung lange Zeit nicht wieder aufgefunden worden, bis beide Pilze durch die Untersuchungen von MATHIESEN über Kiefernborckenkäfer als Begleiter von *M. minor* wieder auftauchten und so ihre weite Verbreitung festgestellt werden konnte, die sich weitgehend an das Vorkommen dieses Käfers zu binden scheint.

MATHIESEN konnte *T. tingens* aus 42 % der in der Nähe der *minor*-Brutstätten entnommenen Bohrspäne herauszüchten, sie fand ihn auch einige

Male in Brutstätten von *M. piniperda* vor und beschreibt sein gelegentliches Vorkommen gemeinsam mit *I. acuminatus*. Es lässt sich nun nicht mehr feststellen, ob *M. piniperda* in diesen Fällen zusammen mit *M. minor* am gleichen Stamme gebrütet hatte und so der Pilz Gelegenheit hatte, von der Brutstätte des *M. minor* in die Brutstätte des *M. piniperda* überzuwachsen, die Möglichkeit ist durchaus gegeben. Die Angabe über *T. tingens* als gelegentlicher Begleiter auch von *I. acuminatus* bezieht sich auf das gleiche Material, das auch meinen Untersuchungen zugrunde lag und somit auf das gross-sporige *acuminatus-Trichosporium*, dessen Durcharbeitung damals noch nicht soweit gediehen war, dass eine endgültige Abgrenzung von *T. tingens* erfolgen konnte.

*Trichosporium tingens* ist nach der Beschreibung durch seine Autoren ein ausserordentlich wirksamer Bläuepilz, dessen anfangs rauchgraues Mycel bald graubraun und schliesslich russbraun wird. Die Unterseite der Kolonien ist anfangs braun, später schwarzgrün bis fast schwarz. Die runden Konidien von 6—10,5  $\mu$  Durchmesser werden terminal oder subterminal an kurzen, reichverzweigten Konidienträgern gebildet, die locker im Luftmycel entstehen, aber auch dichte Polster von 1—2 mm Durchmesser locker auf der Oberseite der Kolonien bilden können. Das Mycel des Pilzes zeichnet sich durch elchgeweihartige Verzweigungen aus und durch die Bildung von perlschnurartigen Zellverbänden. LAGERBERG und MELIN hatten von dem Pilz den Eindruck, dass die Konidien auch in kurzen Ketten entstehen könnten und bei eigenen Untersuchungen konnten gleichfalls kurze Konidienketten in Kulturen sowohl als auch in den Insektengängen mitunter aufgefunden werden. Im allgemeinen lösen sich jedoch die Konidien voneinander und liegen einzeln; die wirkliche, für die systematische Stellung des Pilzes so wichtige Sachlage ist schwer zu beurteilen.

*Trichosporium tingens* wird von seinen Autoren als einer der aktivsten Bläuepilze bezeichnet. In Radialschnitten durch das von ihm verblaute Holz treten die Markstrahlen, in Tangentialschnitten die Harzgänge als feine dunkle Linien hervor, was für diesen Bläuepilz sehr charakteristisch ist und was regelmässig bei dem nach Befall von *M. minor* und *I. acuminatus* verblauten Holz zu beobachten ist.

Auch *T. tingens* ist wie die übrigen Bläuepilze in seiner Ernährung auf die Zellinhaltsstoffe angewiesen, es nahm in einer Versuchsserie von LUNDBERG jedoch insofern eine Sonderstellung ein, als es der einzige Bläuepilz aus der Versuchsserie war, der bei Verwendung von Nährböden mit einer anorganischen Stickstoffquelle weder Stärke, noch Dextrin, Maltose, Glukose oder Öl als Kohlenstoffquelle ausnutzen konnte. Der Pilz scheint weitgehend auf die plasmatischen Bestandteile des Zellinhalts angewiesen zu sein. Weitere Versuche zur Ernährungsphysiologie des *T. tingens*, die von MATHIESEN

ausgeführt wurden, ergaben, dass es gegen Säurezusatz zum Substrat recht empfindlich ist, und dass es auf synthetischen Medien ohne Vitaminzusatz nicht gedeiht, ein Verhalten, das diesem Pilz gleichfalls eine Sonderstellung unter den Bläuepilzen zuweist.

Eine weitere sehr auffallende Eigenschaft des *T. tingens*, die nur wenigen Bläuepilzen zukommt, ist seine Fähigkeit, einen dunklen Farbstoff abcheiden zu können, der die Zellwände der von den bis 15  $\mu$  dicken Hyphen durchzogenen Parenchymzellen der Harzgänge und Markstrahlen, aber auch die der benachbarten Tracheiden mehr oder weniger intensiv olivbraun färben kann. Diese Fähigkeit geht den allermeisten Bläuepilzen ab; die durch sie hervorgerufene Holzverfärbung beruht allein auf einem optischen Effekt, der durch die fein verteilten, dunklen Hyphen, die durch das helle Holz hindurchschimmern, hervorgerufen wird. Die durch *T. tingens* bewirkte Holzverfärbung ist neben dem auch bei diesem Pilz im Vordergrund stehenden optischen Effekt also auch eine echte Färbung von Zellwänden und deren Inhaltsstoffen. Das ölige, dunkle, feinkörnige Exsudat, das von älteren Hyphen, besonders aber von den Konidienträgern abgesondert wird, nimmt mit dem Fettreagens Sudan III behandelt eine lebhafte rote Färbung an, es kann die einzelnen Hyphen wie mit einer aus dünnen Tröpfchen oder Blättchen bestehenden Scheide umkleiden. Die schwarzbraunen Öltröpfchen sind in kaltem Wasser nahezu unlöslich, sie lösen sich jedoch in heissem Wasser oder Alkohol und ebenso in der Guttationsflüssigkeit der Konidienstände, die so in eine braune, feuchte Masse verwandelt werden können.

Nach LAGERBERG und MELIN verblaut der Pilz Fichtenholz bedeutend schwächer als Kiefernholz, den Hyphen fehlen hier die dunklen Exsudathüllen.

Es ist ein besonders glücklicher Umstand, dass LUNDBERG in der gleichen Veröffentlichung (1927) diesen Pilz mit in seine Versuche zur Physiologie der Bläuepilze einbezogen hat; wir sind daher über ihn besser unterrichtet als über die Mehrzahl der Bläuepilze.

LUNDBERG rechnet den Pilz zu den sehr sauerstoffbedürftigen Pilzen, da er erst nach einem Verlust von 13 % der natürlichen Holzfeuchtigkeit auf Kiefernspiltholz entwicklungsfähig wird. Auch bei Feuchtigkeitsgraden, die unter dem Fasersättigungspunkt (ca. 30 % Holzfeuchte) liegen, ist der Pilz noch befähigt zu wachsen.

Auf Kiefernspiltholz, das getrocknet und wieder befeuchtet wurde, wuchs der Pilz nur spärlich und bewirkte nur eine geringe Verblauung. Auf geflößtem Kiefernholz keimte und wuchs *T. tingens* überhaupt nicht.

Auf wintergefälltem Fichtenholz entwickelte sich der Pilz langsamer als auf ebensolchem Kiefernholz. Im Frühjahr gefällte Fichten wurden überhaupt nicht verblaut, Kiefern dagegen sehr rasch und intensiv. *T. tingens* ist ein Bläuepilz, der ausserordentlich schnell durch die Markstrahlen bis auf den

Kern vordringen kann. Auch seine Ausbreitungsgeschwindigkeit in der Faserrichtung ist beträchtlich.

Als optimale Wachstumstemperatur ermittelte LUNDBERG 25° C. Gegen höhere Temperaturen fällt die Wachstumskurve sehr schnell ab, gegen geringere langsam, sodass die Wuchsgeschwindigkeit bei 27° C ebenso schwach ist wie bei 5°.

### b. *Trichosporium tingens* im Vergleich zur *acuminatus*-Ambrosia

Das von mir mit *Ips acuminatus* regelmässig vergesellschaftete *Trichosporium*, das bei diesem Käfer die gleiche Rolle als Ambrosiapilz spielt wie *T. tingens* bei *M. minor*, hat mit letzterem grosse Ähnlichkeit, insbesondere im Verhalten in Reinkultur, weicht aber auch in bestimmten Punkten von diesem ab. Es war daher eine genaue Durcharbeitung der beiden Pilze nötig, um festzustellen, ob beide Pilze als identisch anzusehen wären, oder ob der *acuminatus*-Pilz als Form, Varietät oder Art von dem *minor*-Pilz abzutrennen wäre. Die Untersuchungen wurden so weit als möglich während meines Aufenthaltes an der schwedischen Forstlichen Versuchsanstalt ausgeführt, die Experimente mit älteren Konidien und einige Versuche zur Physiologie der beiden Pilze mussten später an meiner Dienststelle, der Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek Bez. Hamburg ergänzend nachgeholt werden.

Am auffallendsten ist zunächst der Unterschied in Bezug auf die Grösse der Konidiosporen, die bei den beiden Pilzen ausgesprochen kugelig sind. Die Grössenunterschiede zeigten sich bei den aus den Käfergängen stammenden Sporen wie auch bei den in Reinkultur auf Malzagarnährböden gebildeten. Die folgende Tabelle gibt die Durchschnittswerte von jeweils 50 Messungen, sowie die beiden extremsten Werte.

Tabelle 1: Durchmesser der Konidiosporen in  $\mu$

aus:	<i>Trichosporium (M. minor)</i>			<i>Trichosporium (I. acuminatus)</i>		
	Wert			Wert		
	grösster	kleinster	mittel	grösster	kleinster	mittel
Larvengängen:	11,5	4,2	7,5	13,0	5,5	9,3
Puppenwiegen:	9,2	7,0	8,15	14,0	8,2	11,0
Reinkultur:	11,0	6,0	9,2	14,0	10,0	12,2
Durchschnitt:	10,5	5,7	8,3	13,7	7,5	10,8
	7,2			10,3		

Die Masse des mit *M. minor* vergesellschafteten Pilzes stimmen gut mit den bei LAGERBERG und MELIN angegebenen und auch den von MATHIESEN

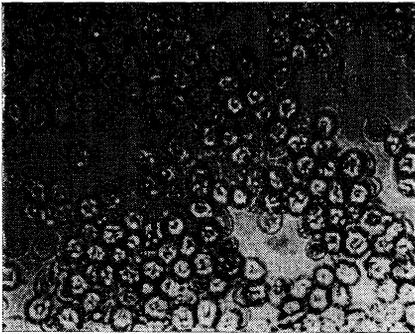


Abb. 9. Ambrosia-Sporen aus den Gängen von *M. minor*, mit Sudan III behandelt. 470×

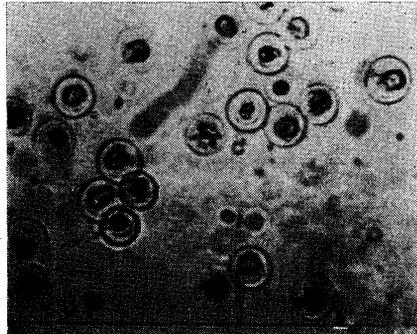


Abb. 10. Ambrosia-Sporen aus den Gängen von *I. acuminatus*, mit Sudan III behandelt. 510×

bestätigten Werten überein. Die Konidiosporen des mit *I. acuminatus* vergesellschafteten Ambrosia-*Trichosporium*s sind zwar nicht beträchtlich, jedoch deutlich grösser. Sie sind die voluminösesten aller bisher bekannter Bläuepilze. Die Konidiosporen beider Pilze sind anfangs zart- später dickwandig, bei älteren scheint eine doppelte Membran vorhanden zu sein.

Die jungen Konidien beider Pilze enthalten eine auffallend grosse Menge von Speichersstoffen. Am auffälligsten sind die meist in Mehrzahl vorhandenen Öltröpfchen, die sich mit Sudan III lebhaft rot färben. Besonders gross sind diese Fettröpfchen bei dem *acuminatus*-Pilz (Abb. 9 u 10). Auch die jungen hyalinen Ambrosiahyphen enthalten eine besonders grosse Menge von Fettkörnchen. Jod-Jodkali färbt die Ambrosia-Zellen wie auch die jungen Konidiosporen hellbräunlich, ein Zeichen für das Vorhandensein von Glukose. Mit Baumwollblau färben sich die plasmatischen Bestandteile der Konidien und die jungen Hyphen lebhaft blau. Ältere Konidiosporen sind Färbungen und Reagenzien weniger zugänglich. Glukosereaktion tritt nicht mehr auf, die grossen Öltröpfchen sind nun fein verteilt und der Inhalt der Konidiospore scheint jetzt von körniger Beschaffenheit zu sein.

Ältere Hyphen werden dunkelbraun, sie sind arm an Inhaltsstoffen und können sich mit der von LAGERBERG und MELIN bei *T. tingens* beschriebenen dunkelbraunen, körnigen Exsudat-Scheide umkleiden.

Die Konidiosporen beider Trichosporien, die aus den Insektengängen stammenden sowohl als auch die in Reinkulturen gebildeten, keimen in passenden Nährlösungen, besonders auch in Kiefernringenabkochungen, schnell und willig aus (Abb. 11 u. 12). Bei der Kultur der Ambrosiapilze ist es nur erschwerend, dass hohe Säuregrade, welche Bakterienwachstum sicher verhindern, auch für diese Pilze ungünstig sind. Das trifft besonders für *T. tingens* zu, während das *acuminatus-Trichosporium* nicht ganz so empfindlich zu sein scheint.

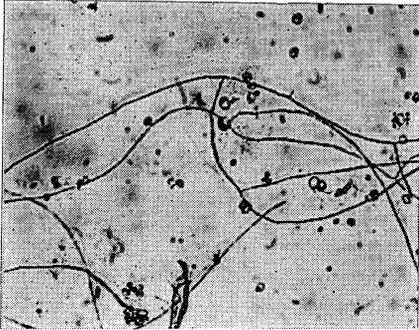


Abb. 11. Keimende Ambrosiasporen von *M. minor*. 180×

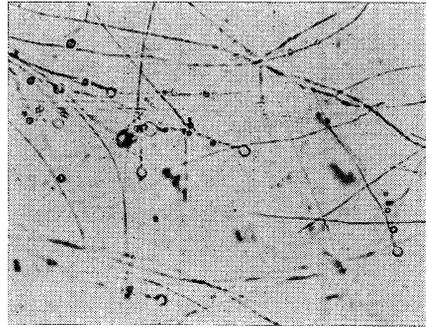


Abb. 12. Keimende Ambrosiasporen von *I. acuminatus*. 180×

Die Keimung der Konidiosporen und die Entwicklung der jungen Mycelien konnten an Deckglaskulturen ohne Schwierigkeiten beobachtet werden.

Junge Konidiosporen keimten bereits nach etwa 12 Stunden bei Zimmertemperatur, ältere oft erst nach 8—10 Tagen. Das Keimprozent, das anfangs fast bei 100 liegt, ist bei alternden Sporen herabgesetzt, doch konnten noch 6 Monate alte Sporen, — allerdings in geringem Prozentsatz — zur Keimung gebracht werden.

Die jungen Konidiosporen keimen mit ein oder mehreren, meist zwei bis drei im Verhältnis zur Grösse der Spore zarten Keimschläuchen aus. Die Keimschläuche und jungen Hyphen haben die Neigung, mit Hyphen benachbarter junger Mycelien, sogar mit auskeimenden Konidien direkt, in Verbindung zu treten (Abb. 13 a), ein Verhalten, das von anderen Bläuepilzen nicht bekannt ist. Die Verschmelzung geschieht in verschiedener Weise: Entweder mündet eine Hyphe direkt in eine Hyphe eines benachbarten Mycels ein oder ihre Spitze legt sich der Nachbarhyphe dicht an und bildet an der Berührungsfläche Vorsprünge, welche die Verbindung mit der fremden Hyphe herstellen.

In mehreren Deckglaskulturen mit durch Gelatinelösung fixierten Sporen beider Trichosporien zeigte es sich, dass Verbindungen zwischen dem *minor* und dem *acuminatus-Trichosporium* vorkommen können, wenn diese auch nur in vereinzelt Fällen beobachtet werden konnten. Die beiden Pilze sind demnach zweifellos nahe verwandt.

Bei Nährstoffmangel, insbesondere bei zu dichter Lagerung, keimten die Sporen beider Pilze in einer ihnen jeweils sehr eigentümlichen Hemmungsform. Die Sporen des *T. tingens* bildeten kugelige Zellverbände runder, zartwandiger Sprosse (Abb. 13 b), die des *acuminatus-Trichosporiums* eigentümliche, gitterartige, aus keuligen, sich in fast dichotomer Weise verzweigenden Hyphen bestehende Kolonien (Abb. 13 c). Es handelt sich dabei um die

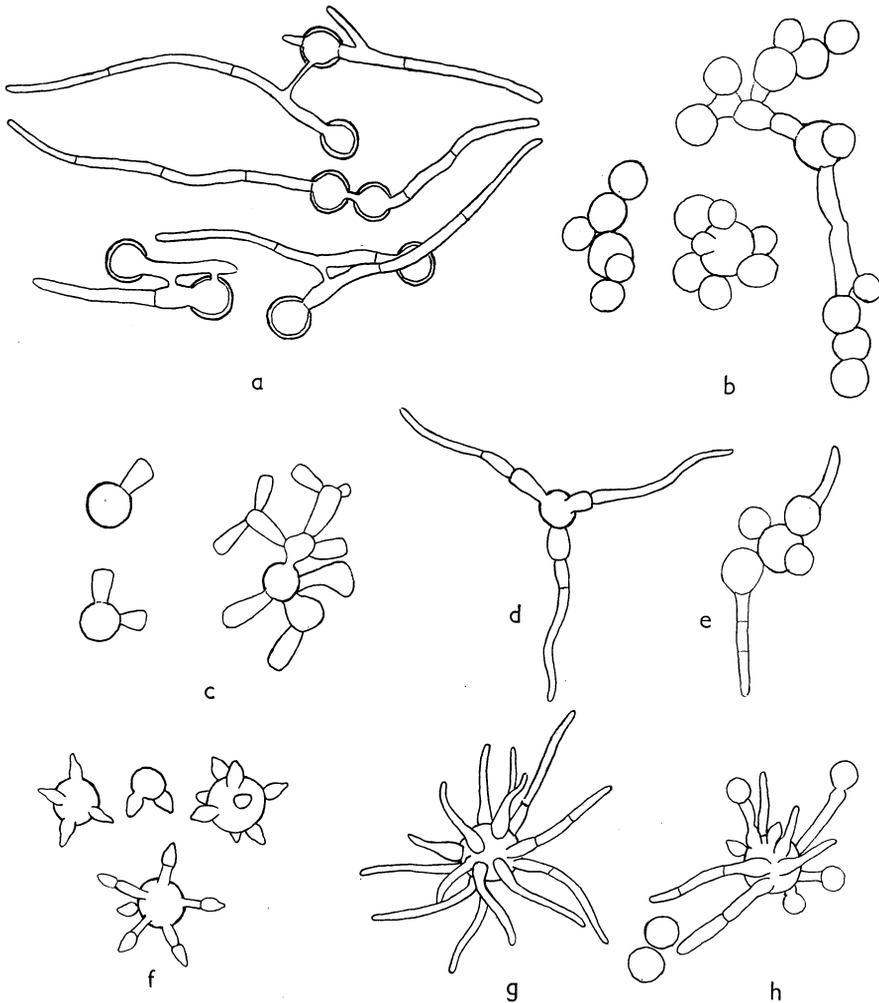


Abb. 13. Keimende *Trichosporium*-Konidiosporen. a, c und d: *Trichosporium tingens* var. *macrosporum*, b, e, f, g, h: *Trichosporium tingens*. Erklärungen im Text. Vergr. ca 580×

gleichen Zellverbände, wie sie aus der Umgebung parasitierter Larven beschrieben wurden (vergl. Abb. 3). Werden diese Hemmungsmycelien in frische Nährlösung eingebracht, so können sie zu völlig normalen Mycelien auswachsen. (Abb. 13 d u. e.)

Mehrere Monate alte Konidiosporen von *Trichosporium tingens* keimten mitunter in einer abweichenden und recht bemerkenswerten Art und Weise aus. Sehr verspätet, oft erst 10 Tage nach der Einsaat und nach erheblicher Grössenzunahme bildeten sich auf der Oberfläche der Konidiosporen je nach



Abb. 14. *T. tingens*. Konidienstände aus Reinkultur. 185×

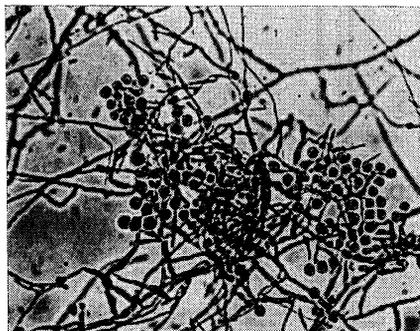


Abb. 15. *T. tingens* var. *macrosporum* aus Reinkultur. 180×

Grösse derselben einige bis mehrere knospenartige Gebilde heraus, die der Spore den Eindruck einer Stachelkugel verliehen. (Abb. 13 f.) Das könnte den Verdacht erwecken, dass gewisse Kernveränderungen in älteren Konidiosporen vor sich gegangen sein könnten. In günstige Bedingungen gebracht, keimten die knospenartigen Stacheln zu normalen Hyphen oder ambrosia-ähnlich aus. (Abb. 13 g, h.) Bei dem *acuminatus-Trichosporium* konnte ein solches Verhalten nicht beobachtet werden.

An älteren Mycelien entstehen zahlreiche Konidienträger, und zwar vorwiegend in dem grauen Luftmycel der Kolonien. Sie sind reich dendritisch verästelt und bilden end- und seitenständig ihre runden Konidiosporen. Die einzelnen Äste des Konidienträgersystems sind bei *T. tingens* kürzer und zarter als bei dem *acuminatus-Trichosporium*. Die Konidienstände machen daher bei letzterem einen lockereren Eindruck (Abb. 14 u. 15). Später entwickeln sich auf den Kolonien beider Pilze kompakte Sporodochien, die bei *T. tingens* einen Durchmesser von 1—2 mm erreichen können und einzeln stehen, bei dem *acuminatus*-Pilz meist kleiner und dicht über die ganze Kultur verstreut sind. Die Sporodochien verfärben sich in der beschriebenen Weise mit der Zeit dunkelbraun.

Die Färbung der Unterseite der völlig geruchlosen Kulturen ist bei beiden Trichosporien ganz gleich, beide verfärben sich über russbraun zu schwarzgrün. Die Wuchsgeschwindigkeit zeigt ebenfalls keine nennenswerten Unterschiede; in einem Vergleichsversuch konnte für *T. tingens* eine Wuchsgeschwindigkeit von 4,4 (d. h. 4,4 cm in 10 Tagen bei 22° C) für das *acuminatus-Trichosporium* eine solche von 4,6 festgestellt werden. Die Zahlen entsprechen den von LAGERBERG und MELIN für *T. tingens* gefundenen und von MATHIESEN bestätigten Werten.

Die Verblauung des Holzes geschah bei dem *acuminatus-Trichosporium* in der gleichen Weise wie von LAGERBERG und MELIN für *T. tingens* beschrie-

ben wurde, wobei auch das *acuminatus Trichosporium* mit Vorliebe die dünne Membran der Hoftüpfel benutzte, um von einer Tracheide in die andere überzugehen. Geweihartige Verästelungen der Hyphen kommen auch bei diesem Pilz vor, nicht aber perlschnurartige Zellverbände.

Auch physiologisch verhalten sich die beiden Pilze insofern völlig gleich, als sie Zucker, Stärke und Fette als Kohlenstoffquelle nur ausnutzen können, wenn ihnen eine organische Stickstoffverbindung zur Verfügung steht. Die Vermutung LUNDBERGS, dass *T. tingens* weitgehend auf plasmatische Eiweissverbindungen angewiesen ist, scheint sich für beide Trichosporien zu bestätigen.

Der *acuminatus*-Pilz unterscheidet sich also von dem *minor-Trichosporium* in einigen Punkten, insbesondere in Bezug auf die Grösse seiner Konidiosporen und in der Art und Weise ihrer Keimung, die beiden Pilze verhalten sich aber in vieler Beziehung völlig gleich, sodass eine Abtrennung des *acuminatus*-Pilzes als eigene Art nicht gerechtfertigt erscheint. Die sehr nahe Verwandtschaft zwischen den beiden Pilzen geht insbesondere daraus hervor, dass Mycel-Verbindungen zwischen den beiden Pilzen beobachtet werden konnten. Das *acuminatus-Trichosporium* sei deshalb nur als Varietät von *Trichosporium tingens* LAGERBERG et MELIN abgetrennt, und zwar wegen seiner grösseren Konidiosporen als *Trichosporium tingens var. macrosporum var. nov.*

Seine Diagnose ist wie folgt:

*Trichosporium tingens var. macrosporum var. nov.*

Mycelio initio albo-griseo deinde fusco, hyphis 4—15  $\mu$  diam., lignum griseo-atrum tingentibus, saepe vagina mucosa olivacea-fusca obvolutis. Hyphis fertilibus erectis, ramosis, aggregatis, minutos acervulos formantibus.

Conidiis apicaliter, subterminaliter vel lateraliter e ramulis ultimis orientibus, sphaeroidis hyalinis, sensim paulo fuscantibus 8—14  $\mu$  diam.

Habitat in ligno Pini silvestris, Ipso acuminato associatum.

Es sei bemerkt, dass der Gattungsname »*Trichosporium*» für beide Pilze wahrscheinlich noch nicht der endgültige ist. Er wurde von den Autoren des *T. tingens* offenbar auch mehr als eine Verlegenheitslösung gewählt, da die einzelnen Konidienträger mit ihren endständig oder seitlich an kurzen, verzweigten sich bräunenden Hyphen entstehenden — allerdings nur äusserst schwach gefärbten — Konidiosporen dem Gattungscharakter von *Trichosporium* FRIES entsprechen. Auf Grund der in älteren Kulturen gebildeten Sporodochien und der polsterförmig aus dem Holz und in den Insektengängen hervorbrechenden Konidienstände könnte er ebensogut zu den *Tuberculariaceae dematiaceae* gestellt werden. Es scheint jedoch zweckmässig, den einmal gewählten Gattungsnamen beizubehalten, bis nach völliger Durcharbeitung der beiden Pilze eine endgültige Einreihung in das System erfolgen kann.

### c. *Dipodascus aggregatus* nov. spec.

Ein weiterer Pilz, der im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen näher studiert wurde, ist die schon genannte *Dipodascus*-Art, die in einem Falle mit *T. tingens* var. *macrosporum* und *Ophiostoma clavatum* in den Larvengängen von *Ips acuminatus* angetroffen wurde. Der Grund, warum dieser Pilz besonders beachtet wurde, ist, dass seine nackten Asci den Schläuchen gleichen, deren Zugehörigkeit zum Ambrosiapilz des *Hylecoetus dermestoides*

von BUCHNER vermutet und in eigenen, noch nicht veröffentlichten Untersuchungen bestätigt werden konnte.

Die Ambrosia des *Hylecoetus* (Abb. 16) ähnelt auf den ersten Blick der *acuminatus*-Ambrosia derartig, dass man letztere für eine verkleinerte Ausgabe der ersteren halten könnte (vergl. Abb. 1). Der Unterschied zwischen den beiden Ambrosia-Pilzen ist jedoch beträchtlich. Das Mycel der *Hylecoetus*-Ambrosia ist hyalin und duftet nach Rosen oder reifen Birnen, das der *acuminatus*-Ambrosia ist dunkel und geruchlos. Die runden Konidien lösen sich bei *acuminatus*-Pilz von dem reichverzweigten Konidienträger und werden auch in Kultur reichlich gebildet. Die identischen rundlichen Gebilde des *Hylecoetus*-Pilzes werden im allgemeinen

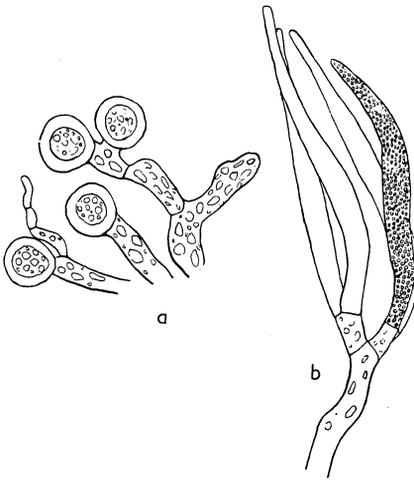


Abb. 16. *Hylecoetus*-Ambrosia. a Ambrosiazellen, b Schläuche. Birke, Dalarna. 290 X

nicht abgelöst; sie werden in Kulturen nur spärlich und kümmerlich gebildet und werden daher im Schrifttum als Chlamydo-sporen und nicht als Konidien betrachtet. Es finden sich allerdings mitunter losgelöste, konidiosporen-ähnliche Gebilde in älteren Ambrosiarasen vor. Ähnlich ist dagegen, dass die Ambrosiapolster beider Pilze im Alter sich braun färben.

Das *Hylecoetus*-Material aus Dalarna, das mir in Schweden zur Verfügung stand, enthielt einen Ambrosia-Pilz, der sich von den in Deutschland bisher angetroffenen Stämmen durch dickwandigere, grössere und rundere »Konidien« unterschied (Abb. 16 a). Die dazugehörigen Schläuche (Abb. 16 b) waren weniger schlank als die der deutschen Stämme, jedoch von gleicher Grösse und Beschaffenheit. Unterschiede in der Sporengrösse der deutschen und der schwedischen Form des *Hylecoetus*-Pilzes konnten nicht festgestellt werden.

Die Durcharbeitung des *Dipodascus* ergab klar, dass dieser Pilz keineswegs in den Entwicklungsgang des *acuminatus*-Trichosporiums gehört.

Das Mycel des Pilzes ist hyalin und duftet nach reifen gekochten Äpfeln. Es hat die Tendenz, in Oidien zu zerfallen, wodurch die Oberseite junger Kolonien des Pilzes ein kroidiges Aussehen annehmen kann (Abb. 17 a).

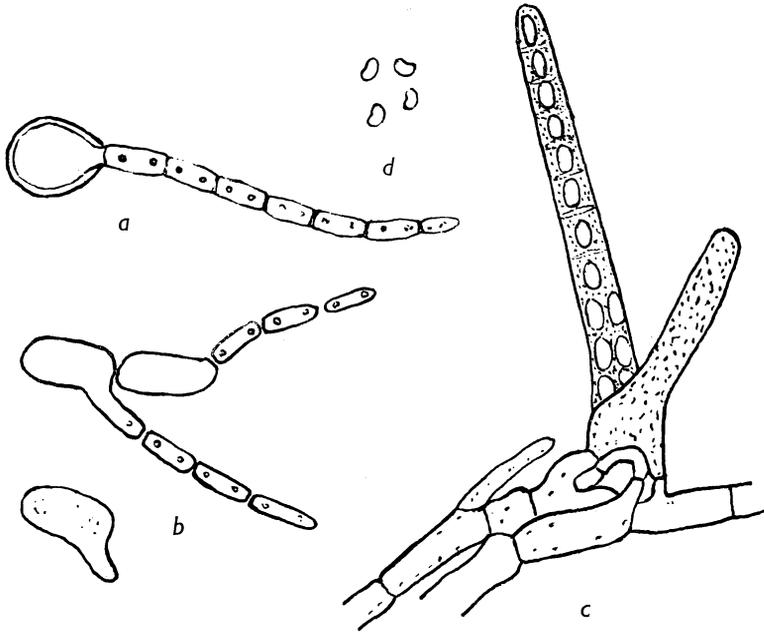


Abb. 7. *Dipodascus aggregatus*. a Oidienbildung, b keimende Oidien, c Schläuche, d reife Sporen. ca 600  $\times$

Auf Holz bildet der Pilz niedrige, graphiumähnliche Synnemata, die ebenfalls leicht in ihre einzelnen Zellen zerfallen. Schon in jungen Kulturen entstehen zahlreiche Büschel von 10—40 nackten Asci, die aus der Kopulation zweier Zellen hervorgehen und so dem Gattungscharakter von *Dipodascus* LAGERHEIM entsprechen. Die Büschel bilden sich auch an einzelnen verästelten Zellfäden und entstehen in Einsporkulturen, der Pilz ist also homothallisch. Die bis zu 130  $\mu$  langen, etwa 8  $\mu$  breiten Ascii enthalten eine unbestimmte Anzahl nierenförmiger 3,2—3,5  $\mu$  langer, 2,3—2,5  $\mu$  breiter Sporen (Abb. 17 b), die an der Spitze der Schläuche in einem fettigen Schleimtröpfchen entleert werden. Die Ascii eines Büschels entstehen und reifen nacheinander, die Entwicklung der Sporen beginnt in der Spitze des Ascus. Die einzelnen Ascusbüschel sind auf der Oberfläche einer Kolonie als schleimige Wärzchen erkennbar. Ältere Kulturen bilden, besonders auf dem Impfstreich, zapfenförmige, bis

1,5 mm lange Synnemata, die bis zur Spitze hinauf mit Ascusbüscheln bedeckt sind, sodass sie unter der Lupe den Eindruck von buckeligen Eiszapfen machen. Die Wuchsgeschwindigkeit des Pilzes ist 3,3.

Die Sporen sind sehr dauerhaft und keimen selbst nach völliger Austrocknung willig noch nach 10 Monaten aus, die Oidien sind weniger widerstandsfähig.

Der Pilz liess sich mit keiner der bisher bekannten *Dipodascus*-Arten identifizieren. Ich schlage vor, ihn wegen der gedrängt buschelartig entstehenden Asci *Dipodascus aggregatus* zu benennen.

Die Diagnose wäre die Folgende:

*Dipodascus aggregatus* nov. spec.

Hyphis hyalinis initio e cellulis longis compositis, saepe in oidiis decomponentibus, synnemata formantibus. Oidiis  $5-10 \times 3-3,5 \mu$ . Ascibus in cumulo orientibus,  $90-130 \times 7-8 \mu$ , pleraque sporidia continentibus. Sporidiis mucosis, reniformibus,  $3,2-3,5 \times 2,3-2,5 \mu$ .

Habitat in ligno Pini silvestris.

## 6. Über die Beziehungen der verschiedenen Pilze zueinander

Zur Klärung der gegenseitigen Beziehungen der Pilze, die regelmässig mit *Myelophilus minor* oder *Ips acuminatus* angetroffen werden, wurden einige Versuche angesetzt, die allerdings nur den Charakter von Vorversuchen tragen.

Wurden in eine Petrischale mit Malz-Agar abwechselnd Striche von Sporenaufschwemmungen des *Trichosporium tingens* und des mit ihm gemeinsam in den *minor*-Brutstätten gefundenen *Ophiostoma canum* geimpft, so entwickelten sich die beiden Pilze bis zur Berührung der Kolonien ziemlich gleichmässig. An den Berührungsrändern fand zunächst ein Stillstand des Wachstums bei *Trichosporium* sowohl als auch bei dem *Ophiostoma* statt, während welcher Zeit letzteres an der Grenzlinie zahlreiche Graphien hervorbrachte. Der Wachstumsstillstand hielt etwa 6 Wochen an, wonach *O. canum* plötzlich begann, die *Trichosporium*-Kolonien zu überwachsen und auch hier seine Graphien zu bilden.

Wurde das *acuminatus*-*Trichosporium* mit dem gleichfalls für *acuminatus*-Brutstätten charakteristischen *O. clavatum* in gleicher Weise abwechselnd strichweise eingepft, so gab es nach dem Treffen der Kolonien nur eine kurze Wachstumspause, nach welcher *O. clavatum* sogleich in die *Trichosporium*-Kolonie einwuchs und überall, wie es für diesen Pilz charakteristisch ist, in abgegrenzten Rasen seine keuligen Graphien hervorbrachte.

Die beiden *Trichosporien* fruktifizierten in den gemischten Strichkulturen dagegen auffallend spärlich.

Bei gleicher Versuchsanordnung, unter Verwendung der *Trichosporien* in

abwechselnder Strichimpfung mit *Dipodascus aggregatus* erfolgte zunächst gleichfalls ein beiderseitiger Wachstumsstillstand nach dem Treffen der Kolonien, bis sich nach einiger Zeit die *Trichosporium*- und die *Dipodascus*-Kolonien wechselseitig durchdrangen, wobei die hellen Hyphen des *Dipodascus* in enger Mischung mit den dunklen der Trichosporien wuchsen.

Bei abwechselnder Strichimpfung der Trichosporien mit Hefe, die aus den Käfergängen isoliert worden war, trat deutlich eine bleibende gegenseitige Wachstumshemmung in Erscheinung.

Die Mycele des *T. tingens* und die seiner Varietät *macrosporum* durchwuchsen sich ohne Zögern gegenseitig, ebenso von verschiedenen Impfstrichen stammende Kolonien des letzteren. Bei *T. tingens* trat dagegen zwischen den einzelnen Kolonien eine Hemmungszone auf, die sich nur in alten Kulturen völlig verwischte.

Wurden die Konidiosporen der Trichosporien in Mischung mit den Sporen der *Ophiostoma*-Arten durch Strichimpfung ausgesät, so kamen erstere überhaupt nicht merklich zur Entwicklung, jedenfalls fruktifizierten sie nicht, während die beiden *O. canum* und *O. clavatum* zahlreiche Graphien hervorbrachten.

In Mischausstrichen von Konidiosporen der Trichosporien und Sporen des *Dipodascus aggregatus* war die Entwicklung der Trichosporien anfangs gänzlich unterbunden. Nach etwa 3 Wochen jedoch begann sich das helle Mycel des *Dipodascus* mit dem dunklen der Trichosporien zu mischen, das sehr bald die *Dipodascus*-Kolonien durchwuchs und seine Hyphen sogar den Synnemata des *Dipodascus* beimischte.

Ähnlich verhielten sich die Trichosporien bei gleicher Mischaussaat mit den in den Käfergängen angetroffenen Hefen. Auch hier liess sich zunächst eine langandauernde Keimungs- bzw. Wachstumshemmung bei den Trichosporien feststellen, während nach etwa 3 Wochen ein plötzliches Wachstum der Trichosporien einsetzte, welche nun die Hefekolonien völlig überwucherten.

Unter den bei Kultur auf Malzagar herrschenden Lebensbedingungen sind demnach die beiden Trichosporien nach einer kürzeren oder längeren Zeit gegenseitiger Hemmung den sie begleitenden *Ophiostoma*-Arten unterlegen. *Dipodascus* und *Trichosporium* können sich nach anfänglicher Hemmung des letzteren völlig durchdringen, während Hefen anfangs gleichfalls einen hemmenden Einfluss auf die Trichosporien ausüben, aber unter bestimmten Bedingungen von ihnen überwachsen werden können.

Die beiden Trichosporien stören sich gegenseitig nicht nennenswert, sie fruktifizieren auch in Mischkulturen miteinander reichlich. Dass dabei zwischen den beiden Trichosporien Mycelverbindungen vorkommen wurde an Deckglaskulturen beobachtet, wie schon erwähnt.

## 7. Über die Beziehungen der beiden Borkenkäfer zu ihren Ambrosia-Trichosporien

Unter den in den Gängen der beiden Borkenkäfer gefundenen Pilzen erregten im Rahmen der gestellten Aufgabe die beiden Ambrosia-Trichosporien die grösste Aufmerksamkeit. Die Beziehungen dieser beiden Pilze zu den Käfern wurden daher eingehender untersucht.

Aus den Laufspuren der Käfer auf Agarplatten konnten, wie nicht anders zu erwarten war, neben Hefen auch Fadenpilze, und zwar hauptsächlich Bläuepilze und helle, duftende Mycele isoliert werden. *Trichosporium* liess sich regelmässig nachweisen, jedoch auch die übrige Bläueflora war zahlreich und artenreich vertreten, ein Beweis dafür, dass, selbst wenn grössere Konidienfruchtstände oder Früchte in den Gängen nicht vorhanden waren, doch Hyphen mit Mycelkonidien, wie sie bei Bläuepilzen vorzukommen pflegen, zugegen waren. Auch aus Abspülungen von Larven liessen sich neben den Trichosporien regelmässig Bläuepilze züchten. Genauere Daten über ähnliche Versuche finden sich bei MATHIESEN 1950. Da bei den vorliegenden Untersuchungen ganz besonders auf das säureempfindliche und durch andere Bläuepilze leicht unterdrückte *Trichosporium* geachtet wurde, konnte dieser Pilz in den vorliegenden Versuchsreihen mit grösster Regelmässigkeit aufgefunden werden. Insbesondere wurde die *Trichosporium*-Entwicklung häufig durch Hefen gestört, welche den Pilz zunächst völlig unterdrückten. Erst in älteren Kulturen kamen die *Trichosporien* mitunter noch nachträglich zur Entwicklung.

Die Untersuchung des Darminhaltes von Larven des *Myelophilus minor* und des *Ips acuminatus* ergab, dass neben Rinden, bzw. Holzpartikeln, die an den unverkennbaren, grossen, runden, speicherstoffreichen Konidiosporen leicht zu identifizierende Ambrosia mit aufgenommen wird, wenn dieser Pilz überhaupt in den Gängen zur Entwicklung gekommen war, was, wie betont, mitunter bei den ausschliesslich in der Rinde verlaufenden Gängen des *acuminatus*-Larven an stärkeren Stammabschnitten nicht der Fall war. Die dickwandigen Konidiosporen können dabei den Darmkanal der Larven ungeschädigt und ohne ihre Keimkraft zu verlieren passieren. Die Jungkäfer beider Ipiden nehmen zweifellos gleichfalls Ambrosia auf, solange sie ihren Reifungsfrass an der alten Brutstätte ausüben. Die Jungkäfer des *I. acuminatus* zerfressen dabei die Umgebung ihrer Puppenwiegen, die von Ambrosia durchwuchert ist. Aber auch die Jungkäfer von *M. minor* nehmen, bevor sie die Stätte ihrer Entstehung verlassen, um sich in Kieferntriebe einzubohren, an Ort und Stelle Nahrung auf, wobei der Ambrosiabelag der Puppenwiegen schwindet. Der Nachweis dafür, dass die Jungkäfer Ambrosia aufnehmen, ist schwer zu führen, da die Nahrungspartikel durch den Kaumagen

so fein zerschrotet und zermahlen werden, dass sich intakte Konidiosporen nicht mehr nachweisen lassen.

Aus Kotkrümchen liessen sich die *Trichosporium*-Mycele im allgemeinen nicht mehr züchten. Nur in zwei Fällen kam aus Kotbröckchen, die vorsichtig vom Hinterende vorher mit verdünntem Alkohol abgewaschener *acuminatus*-Jungkäfer entnommen waren, das typische *acuminatus*-Trichosporien zur

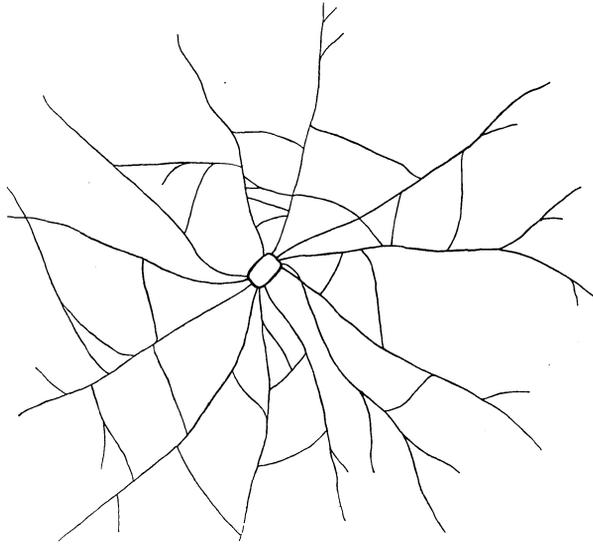


Abb. 18. Kotkrümel von *I. acuminatus*-Mutterkäfer mit typischem *Trichosporium*mycel mit Mycelverbindungen. ca 8×

Entwicklung (Abb. 18). Es bleibt jedoch noch ungewiss, ob tatsächlich alle Infektionsmöglichkeiten durch äusserlich anhaftende Konidiosporen, ausgeschaltet worden waren.

Um die Frage zu klären, auf welche Weise der Käfer das Ambrosia-*Trichosporium* mitnimmt, wenn er seine Guburtsstätte verlässt um, wie es bei *I. acuminatus* der Fall ist, nach der Überwinterung eine neue Brut zu gründen oder, wie bei *M. minor*, seinen Reifungsfrass in Kieferntrieben auszuführen, wurden beide Käfer einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Es wurden dazu nur freiwillig ausfliegende Käfer benutzt. Da die *acuminatus*-Jungkäfer noch keine Neigung zeigten auszufliegen, wurden von diesem Käfer Mutterkäfer untersucht, die nach erfolgter Brut ihre Brutstätte freiwillig verliessen—möglicherweise um noch eine Nachbrut zu gründen. Im Verdauungskanal der Käfer konnten keine keimfähigen Sporen der Ambrosia nachgewiesen werden, einschliesslich des Vorderdarmes, es war also anzunehmen, dass die Sporen des *Trichosporien* mehr äusserlich anhaften. Äusserlich anhaftende

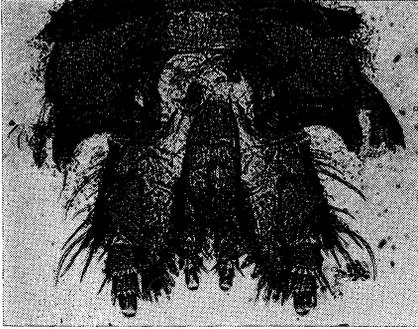


Abb. 19. Mittelkiefer und Hinterkiefer von  
*M. minor*. 14×

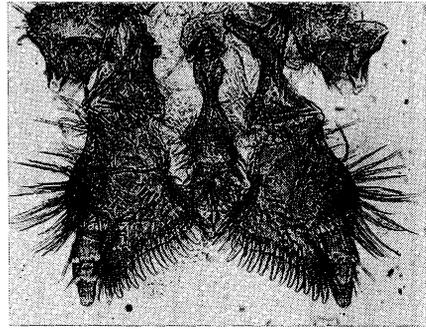


Abb. 20. Mittelkiefer und Hinterkiefer von  
*I. acuminatus*. 13×

Konidiosporen liessen sich in Nährlösungen abwaschen und durch Kultur nachweisen. Da es jedoch infolge der aussergewöhnlichen Grösse der *Trichosporium*-Sporen auch möglich war, diese mikroskopisch festzustellen, wurden die Käfer bei starker Lupenvergrösserung betrachtet und einzelne Körperteile in mikroskopischen Präparaten untersucht. Dabei zeigte es sich zufällig, dass bei einem Jungkäfer von *M. minor*, der bei starker Lupenvergrösserung in einen Wassertropfen eingetaucht betrachtet wurde, von den eifrig arbeitenden Fresswerkzeugen eine Wolke feiner Körnchen abstiebt, die sich unter dem Mikroskop als *Trichosporium*-Konidiosporen erwiesen. Es wurden daher die Mundwerkzeuge beider Ipiden einer eingehenden Betrachtung unterzogen (Abb. 19 u. 20).

Bei beiden Käfern waren zwischen der starken Behaarung an der Aussen-  
seite der Mittelkiefer (Maxillen), zwischen den kurzen dicken Borsten der  
Innenladen derselben und zwischen der dichten Behaarung des Hinterkiefers  
in den meisten Fällen die runden, speicherstoffreichen Konidiosporen der  
*Trichosporien* feststellbar. In einem Falle konnte aus der Mundhöhle eines  
ausfliegenden *acuminatus*-Mutterkäfers ein Klümpchen der in so typischer  
Weise gehemmt keimenden Konidiosporen des *T. tingens* var. *macrosporum*  
(vergl. Abb. 3 u. 13 b) herauspräpariert werden. Es muss jedoch betont  
werden, dass darüber, wie der Käfer die Sporen seines Ambrosia-Pilzes mit-  
nimmt, noch keine Klarheit gewonnen werden konnte. Es ist kaum wahr-  
scheinlich, dass bei der offenbar überaus festen Bindung zwischen Pilz und  
Käfer dieser nur äusserlich anhaftende Konidiosporen mitnehmen sollte, ohne  
dass die Übertragung anderweit, — durch bestimmte Entwicklungsstadien  
des Pilzes, die in Körperhöhlungen des Insekts mitgeführt werden, oder auf  
irgend eine andere Art und Weise — gesichert sein sollte. Es bleibt hier also  
die gleiche Frage offen, wie bei *Xyloterus lineatus*, von welchem gleichfalls keine  
innerliche Übertragung seiner Ambrosia beobachtet werden konnte (HADORN

1933), während bei *Anisandrus dispar* durch die Untersuchungen SCHNEIDER-ORELLIS (1913) die Übertragung der Ambrosia durch im Muskelmagen der weiblichen Käfer aufbewahrte Ambrosiazellen sichergestellt ist. Es ist nach der eigentümlichen Ernährungsphysiologie der beiden Trichosporien durchaus möglich, dass sie auf irgenwelchen eiweissreichen Körpersekreten der Käfer zu vegetieren befähigt sind.

Um zu untersuchen, ob der kleine Waldgärtner die *Trichosporium*-Ambrosia an den Ort seines Ernährungsfrasses im Mark junger Kieferntriebe mitnimmt und ob sich der Pilz hier entwickeln kann, wurden den ausfliegenden Jungkäfern in einem Zuchtbehälter Kieferntriebe zur Verfügung gestellt. Die Käfer nahmen die angebotenen Triebe gern an und bohrten sich in diese vorwiegend unterhalb des Endknospenquirls ein. Der Frass bewegte sich in diesem Fall triebabwärts. Sieben Tage nach dem Einbohren der Käfer konnte zum ersten Mal auf locker im Frassgang eines Käfers liegenden, feuchten Genagsel die unverkennbaren *Trichosporium*-Konidienträger nachgewiesen werden, ein klarer Beweis, dass der Ambrosia-Pilz auch während des Ernährungsfrasses des Käfers in Kieferntrieben zur Entwicklung kommen kann. Zur Bildung grösserer Ambrosiapolster scheint es jedoch nach den bisherigen Versuchen, die leider vorzeitig abgebrochen werden mussten, in den Kieferntrieben nicht zu kommen.

Es kann aus dem Dargelegten geschlossen werden, dass die Ambrosiazucht der beiden Borkenkäfer *M. minor* und *I. acuminatus* der Ambrosiazucht der echten Holzbrütenden Ipiden weitgehend analog ist. Man darf dabei vielleicht so weit gehen, in der Anlage zahlreicher Luftlöcher über den Muttergängen beider Käfer, durch welche Luft zugeführt und die Austrocknung der Brutstätte gefördert wird, ein Verhalten der Käfer zu sehen, wodurch das Wachstum der sauerstoffbedürftigen Trichosporien gefördert wird. In die gleiche Linie fällt die Beobachtung von BUTOVITSCH, dass *M. minor* diejenigen Stämme zur Brut bevorzugt, die nicht in direkter Berührung mit dem Erdboden lagern, sondern durch sparrige Äste getragen werden und so der Austrocknung stärker ausgesetzt sind.

Andrerseits darf vielleicht die Gewohnheit des *Ips acuminatus*, seine Muttergänge teilweise mit Genagsel zu verstopfen, als ein biologisches Verhalten aufgefasst werden, welches unter Umständen zur Erhaltung der für das Wachstum der Ambrosia notwendigen Holzfeuchtigkeit dienen kann. In sehr dünnen Ästen, die der Austrocknung ganz besonders stark ausgesetzt sind, würde ohne Verdunstungshemmung in den befallenen Teilen sehr bald ein Absinken der Feuchtigkeit unter die für die Pilze notwendige Grenze stattfinden. Und gerade in schwachen Ästen dringen die Muttergänge des *I. acuminatus* oft tief in das Splintholz ein; es wäre denkbar, dass in diesen Fällen die Ernährung des Mutterkäfers durch Ambrosia von besonderer Wichtig-

keit ist. Wie schon dargelegt, finden sich tatsächlich in den Muttergängen des *I. acuminatus* gelegentlich Ambrosiapolster von einer Mächtigkeit und Ausdehnung vor, wie sie in den Muttergängen von *M. minor* nie angetroffen werden.

Es kann nach den Befunden an dem den Untersuchungen zugrunde liegenden Material aus verschiedenen Landesteilen Schwedens nur festgestellt werden, dass sich die schon 1925 ausgesprochene Annahme WICHMANNs, dass die Larven von *M. minor* Pilznahrung zu sich nehmen, und dass dieser Pilz sehr luftbedürftig wäre, in der Tat durchaus bestätigt hat. Ebenso bestätigt hat sich seine mir gegenüber vor einigen Jahren geäußerte Vermutung, dass auch bei *I. acuminatus* ähnliche Verhältnisse anzutreffen wären.

WICHMANN hat die Tragweite der Pilzzucht des *M. minor* frühzeitig erkannt. Er schreibt 1927:

»Merkwürdig unter den Rindenbrütern ist *Myelophilus minor* Htg. Seine Imagines sind Rindenfresser wie die anderer Rindenbrüter. Schon lange war aufgefallen, dass die Gänge seiner Larven, — z.B. verglichen mit seinem Gattungsnossen *pini-perda*, — unverständlich kurz sind, im übrigen aber ganz dem Typus der Rindenfresser entsprechen (was allerdings nicht ganz stimmt! d. Verf.). Die mit den pflanzenphysiologischen Tatsachen in Widerspruch stehende Annahme einer grösseren Nahrhaftigkeit der Splintschicht gegenüber dem Phloëm sollte das Unverständliche erklären. Ich habe aber einen ganz anderen Grund gefunden: Die Larven leben von Pilzen! Nun ist die Kürze der Gänge, der weite Abstand der Einischen und vielleicht auch der Grund der queren Muttergänge erklärt. Doch besteht noch keine Symbiose. Die Pilze scheinen der Gattung *Pinus* sehr angepasst zu sein; in Fichte, die von den Mutterkäfern leicht angenommen wird, gedeihen sie sehr kümmerlich, in Lärche garnicht<sup>1</sup>. In letzterer verderben die Larven nach einem langen Hungerleben und ihr Gang wird meist nicht länger als 0,5 cm. In Fichte werden die Larvengänge 7 cm lang, bleiben schmal, sie sind sichtlich das Erzeugnis von Hungerlarven. Wenn die Larven in Kiefer schon längst verpuppt sind, haben die Fichtenlarven kaum Halbwüchsigkeit erreicht und treffen erst nach 3 Wochen oder noch später Anstalten, auch ihrerseits zur Verpuppung zu schreiten. Ein gewisser, ganz geringer Teil der Larven in Fichte liefert trotz der pilzarmen Kost Imagines, — lauter Hungertiere. *Myelophilus minor* ist der einzige bekannte Fall der Ausnützung ausserhalb des Larvenganges befindlicher Nährstoffe auf möglichst kraftsparendem Wege durch Vermittlung von Pilzen. Soweit heute schon die nicht in allen Verzweigungen erforschten Verhältnisse zu überblicken sind, dürfte überdies der ganz einzigartig dastehende Fall vorliegen, dass ein Tier sozusagen vor unseren Augen im Begriffe steht, zur Pilznahrung überzugehen. — —».

Nach dem Dargelegten darf man wohl schon jetzt sagen, dass WICHMANN sich damals noch zu vorsichtig ausgedrückt hat: Die Symbiose des *M. minor* mit dem Pilz *Trichosporium tingens* ist zweifellos schon vollzogen! Und sie muss als eine echte Ambrosiazucht gewertet werden, wenn auch das *Trichosporium tingens* in einigen Punkten von den Ambrosiapilzen der echten Holzbrütenden Borkenkäfer abweicht!

Es ist notwendig, hier ganz kurz auf die Eigenschaften der verschiedenen mit Ipsiden vergesellschafteten Pilze einzugehen.

Bei den Borkenkäfern lassen sich, wie gesagt, zwei biologische Gruppen unterscheiden: Die Rindenbrüter und die Holzbrüter. Mit diesen beiden

<sup>1</sup> Auf Lärchensplintholz gedieh und fruktifizierte *T. tingens* im Versuch gut; die Entwicklungshemmung der *minor*-Larven in Lärche muss demnach noch anderer Gründe haben.

Ipidengruppen sind in entsprechender Weise zwei sehr verschiedene Gruppen von Pilzen vergesellschaftet. Die holzbrütenden Ipiden leben in einer festen Symbiose mit sogenannten Ambrosiapilzen, die rindenbrütenden Ipiden sind zum Teil, — nicht alle! — Überträger von Bläuepilzen, wobei die Bindung zwischen Insekt und Pilz meist nicht sehr fest ist.

Über die Ambrosiapilze der holzbrütenden Borkenkäfer liegen keine eigenen Untersuchungen vor. Wir sind über die Eigenschaften dieser Pilze, insbesondere die der Gattungen *Xyloterus* (*Trypodendron*), *Xyleborus* und *Anisandrus* sowie der nordamerikanischen Gattungen *Monarthrum* und *Pterocyclon* durch die eingehenden Studien von HUBBARD (1897), NEGER (1909), SCHNEIDER-ORELLI (1913), DOANE UND GILLIAND (1929), LEACH *et all.* (1940), VERALL (1943) und anderen gut orientiert.

Die Ambrosiapilze der genannten Gattungen bilden, sehr bald nach dem Anflug der Mutterkäfer zur Brut, in den Muttergängen, bzw. Larvenkammern anfangs weissglänzende später sich verfärbende Polster modifizierter, speicherstoffreicher Ambrosiazellen. Diese Ambrosiapolster finden sich hier vor, solange die Gänge bewohnt sind; werden sie von dem Insekt verlassen, so vergeht auch der Ambrosiabelag der Gangwandungen, er bräunt sich und wird von fremden Pilzen überwuchert. Es bleibt eine braunschwarze Verfärbung der Gangwände zurück, die bis zu mehreren Millimetern tief in das Holz eindringen kann. Die Ambrosiapilze bilden Ambrosiarasen oder Konidien nicht ausserhalb der Ipidengänge. Die oft von dem Gangsystem der holzbrütenden Ipiden ausgehenden, mitunter tief in das Holz hineingehenden Verblauungserscheinungen sind nicht den Ambrosiapilzen zuzuschreiben; sie rühren von Bläuepilzen her, die als begleitende Pilze der Ambrosia beigemischt sind und als Verunreinigungen des Ambrosiarasens zu bewerten sind. Auch Schimmelpilze und sporenbildende Hefen sind in den Gängen anwesend.

Die enge Untermischung der Ambrosia mit holzverfärbenden Pilzen hat NEGER (1908) anfangs dazu verleitet, die Ambrosia als modifizierte Bläuepilze anzusehen, was er wenig später jedoch berichtigt hat (1909). In der Tat sind den Ambrosiarasen meist *Ophiostoma*-Arten und verwandte Bläuepilze so eng untermischt, dass es unmöglich ist, etwa aus Holzteilchen, die der unmittelbaren Umgebung der Ipidengänge entnommen sind, den Ambrosiapilz herauszuzüchten. In solcherart angelegten Kulturen wird die Ambrosia sogleich von den Bläuepilzen überwachsen und kommt überhaupt nicht zur Entfaltung.

Die Ambrosiapilze sind oft nicht leicht und nur mit bestimmten Methoden zu isolieren und zu kultivieren. Ihr Mycel ist anfangs hell und bildet oft Fruchtester, es bräunt sich später. Ambrosia-ähnliche Bildungen entstehen in Kulturen bei einigen Arten selten und nur unter bestimmten Voraussetzungen.

In allgemeinen sind die Ambrosiapilze der holzbrütenden Borkenkäfer morphologisch dadurch gekennzeichnet, dass sie entweder kettenartige Koni-

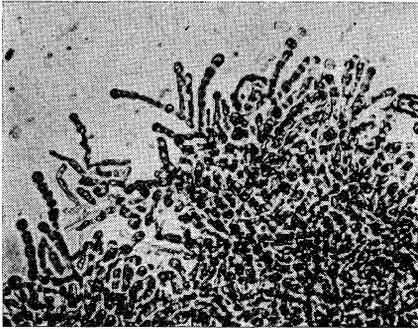


Abb. 21. Ambrosia aus den Gängen von *Xyloterus signatus*, Birke, Dalmarna. 185 ×

dien — oder Zellverbände bilden wie »*Monilia candida*« (HARTIG 1844, vergl. Abb. 21) die nach TROTTER (1933) in den Entwicklungsgang einer Art seines Genus »*Ambrosiaemyces*« gehört soll, oder dass an kurzen Hyphen kugelige Köpfchen, (»Chlamydosporen«, Konidien) entstehen, (*Cephalosporium* nach VERALL) ähnlich wie bei der *Trichosporium*-Ambrosia. Die Bildung von Fruchtestern scheint die Ambrosiapilze zu den Endomyceten zu weisen (NEGER 1909), doch

sind bisher noch keine Schlauchformen aufgefunden worden. Sicher ist wohl, dass sie zu den Saccharomyceten oder den ihnen nahe stehenden Familien der Endomycetales, also zu den niederen Ascomyceten gehören.

Dass eine Ernährungssymbiose zwischen den Holzbrütenden Ipiden und ihrer Ambrosia besteht, ist klar ersichtlich. Die Larven leben in den Muttergängen (*Xyleborus*, *Anisandrus*) oder nagen in das Splintholz nur kleine Larvenkammern (*Xyloterus*), entwickeln sich also in einer Umgebung, die im Gegensatz zur Cambialregion der Rinde als nährstoffarm zu bezeichnen ist. Die zum Aufbau nötigen Stoffe liefert ihnen ausschliesslich oder vorwiegend die »Ambrosia«, von welcher angenommen wird, dass sie sich von Baum-säften ernährt.

Rindenbrütende Borkenkäfer sind oft mit Bläuepilzen, also Ophiostomataceen und diesen nahe stehenden *Fungi imperfecti*, vergesellschaftet (CRAIGHEAD 1928, (FRANCKE)-GROSMANN 1930, RUMBOLD 1931, 1935, LEACH et al. 1934, WRIGHT 1935, SIEMASZKO 1939, RENNERFELT 1950, MATHIESEN 1950, 1951 und andere), doch ist die Bindung zwischen Pilz und Insekt im allgemeinen nicht so fest wie bei der Ambrosiazucht der Holzbrüter. Die mit den rindenbrütenden Ipiden vergesellschafteten Bläuepilze sind leicht kultivierbar. Sie bilden in Reinkulturen und auf Holz, das sie auf weite Strecken durchwachsen können, willig Konidienträger oder Früchte. Sie wachsen und fruktifizieren in den Mutter- und Larvengängen, solange diese bewohnt sind, nur spärlich. Das Mycel wird vom Insekt nicht modifiziert und es enthält keine auffallenden Mengen von Speicherstoffen. Farbstoffe werden von den anfangs hellen, später dunkelbraunen Hyphen nicht abgeschieden, die Gangwandungen von Mutter- und Larvengängen werden daher nicht gebräunt. Die Verblauung des Holzes ist allein ein optischer Effekt. Das Mycel der Pilze bildet keine Fruchtester.

Nur in der Zeit der Puppenruhe finden sich mitunter zusammenhängende

Rasen von Konidienträgern der Bläuepilze in den Puppenwiegen vor. Der Pilz überwächst jetzt das ganze Frassbild und hat in den Puppenwiegen mit der fast regungslosen Puppe Gelegenheit, zu fruktifizieren.

Die Verbreitung der Sporen und Konidien durch das Insekt geschieht im allgemeinen epizoisch, kann aber auch durch Sporen, die, gegen die Verdauungssäfte geschützt, den Darmkanal der Käfer ungeschädigt passieren, vor sich gehen.

Ob und inwieweit ein Vorteil für das Insekt aus der Assoziation mit Bläuepilzen resultiert, ist noch nicht geklärt. Das Frassbild einiger mit Bläuepilzen regelmässig vergesellschafteter Borkenkäfer, wie das des *Ips typographus*, ist so angelegt, dass die Muttergänge in der Faserrichtung der Rinde verlaufen, während die Larvengänge teils senkrecht vom Muttergang, also quer zur Faserrichtung abgehen, teils in mehr oder weniger spitzem Winkel, ja die jüngsten fast völlig in der Faserrichtung verlaufen. Da Bläuepilze sich rascher in der Faserrichtung des Holzes ausbreiten als senkrecht dazu, werden die in Faserrichtung nagenden Larven schneller von den vom Muttergang ausgehenden Bläuepilzen überwachsen als die älteren, senkrecht zum Muttergang nagenden. Erstere müssten sich also, falls der Pilz wirklich ein wesentlicher Ernährungsfaktor wäre, schneller, bzw. besser entwickeln als ihre Geschwister, die quer zur Faser nagend ihre Gänge in die noch pilzfreie Rinde hineintreiben. Das ist aber nicht der Fall. Ich kann daher in Bezug auf die *Larven*-ernährung zu keiner anderen Ansicht kommen, als dass die Bläuepilze keine wesentliche Bedeutung dabei zu haben scheinen.

Bei denjenigen Borkenkäfern, deren Jungkäfer an Ort und Stelle ihren Reifungsfrass vollziehen, indem sie die von Pilzmycel durchzogene Geburtsstätte zerfressen, wäre die Möglichkeit, dass Pilze bei diesem *Reifungsfrass* eine gewisse Rolle spielen, zweifellos gegeben. Allerdings gibt es auch Borkenkäfer, wie *Hylurgops palliatus*, der mit sehr aktiven Bläuepilzen vergesellschaftet ist (MATHIESEN 1950), dessen Jungkäfer aber nach der Ausdunkelung ausfliegen, um ihren Reifungsfrass an der Rinde zwar geschwächter, aber noch unverpilzter Stämme zu vollziehen. Sicher ist auch der Gedanke, dass bei den mit Bläuepilzen vergesellschafteten Borkenkäfern die Bläueflora in den Puppenwiegen als *Jugendnahrung* eine wesentliche Rolle spielen könnte (LEACH, ORR & CHRISTENSEN (1934)) nicht grundsätzlich von der Hand zu weisen, obwohl frühere Versuche (FRANCKE-GROSMANN 1931) ergeben haben, dass Jungkäfer von *Ips typographus* nicht auf die Pilzflora ihrer Puppenwiegen angewiesen sind. Es wäre dann so, dass die Bläuepilze, die ja auch nur von Zellinhaltsstoffen leben, diese über den Umweg ihres Pilzplasmas in konzentrierter Form in die Puppenwiegen transportieren, dass also eine Stoffumlagerung durch die Pilze zu Gunsten des Insektes stattfindet, abgesehen von der möglichen Bildung von Wuchsstoffen und Vitaminen in den Pilzen.

Auch in den Gängen der rindenbrütenden Ipsiden sind Hefepilze regelmässig anwesend.

Wie bei den Ambrosia-Käfern kommen auch mit bestimmten rindenbrütenden Ipsiden im allgemeinen bestimmte, für sie spezifische Bläuepilze neben den allgegenwärtigen, immer anzutreffenden, vergesellschaftet vor.

Es muss an dieser Stelle erwähnt werden, dass neuerdings die Ambrosia holzbrütender Käfer wieder mit echten Bläuepilzen in Verbindung gebracht wird. So glaubt WEBB (1945) festgestellt zu haben, dass die Ambrosia des Käfers *Platybus subgranulosus*, der in verschiedenen Laubhölzern in Australien brütet, als modifizierte *Leptographium*-Konidienträger aufzufassen sei und geht so weit, anzunehmen, dass alle Ambrosiapilze einschliesslich *Monilia candida* HTG. zum Genus *Leptographium*, und zwar zu *Leptographium Lundbergi* gehören, ein Pilz, der wiederum, auch von anderen Autoren, als imperfectes Stadium mit *Ophiostoma ips* (RUMBOLD) NANNF. und *Ophiostoma penicillata* (Grsm.) NANNF. verknüpft wird. Die Isolierung der »Ambrosia« geschah ausschliesslich aus geschwärzten Gangwänden; es erscheint mir daher nach eingehender Beschäftigung mit der Ambrosia des *Hylecoetus dermestoides* höchst wahrscheinlich, dass es sich bei dem isolierten *Leptographium* nicht um den eigentlichen Ambrosiapilz, sondern um ein begleitendes *Leptographium* handelt, wie ein solches auch mit grosser Regelmässigkeit bei *Hylecoetus* gefunden wird, welches jedoch mit der eigentlichen Ambrosia nicht das Geringste zu tun hat. *Leptographium Lundbergi* hat, das sei kurz bemerkt, keineswegs irgendwelche Zusammenhänge mit den beiden mir gut bekannten *Ophiostoma*-Arten *O. ips*, das in Deutschland häufig mit *Ips sexdentatus* vorkommt oder der von mir als Begleiter von *Ips typographus* beschriebenen *Ceratostomella (Ophiostoma) penicillata*. Diese drei Pilze sind gut charakterisiert und mit Sicherheit unterscheidbar.

In ähnlicher Weise verquickt BAKSHI (1950) Ambrosia-Pilze mit Bläuepilzen. Auch BAKSHI hat bei seinen Untersuchungen an einigen holz- und rindenbrütenden Ipsiden sowie an *Hylecoetus dermestoides* die Methode der Pilzzüchtung aus Holzsplitterchen, die nach dem Dargelegten für die Züchtung der Ambrosia unbrauchbar ist, angewendet. Die Arbeit bedarf daher dringend einer Nachprüfung, die zu einer Widerlegung führen muss.

In *Trichosporium tingens* und seiner Varietät *macrosporum* haben wir zwei Pilze kennengelernt, die eine eigenartige Mittelstellung zwischen den Ambrosiapilzen und den echten Bläuepilzen einnehmen.

Mit ihrem raschwüchsigen, dunkelbraunen Mycel, welches das Kiefern-splintholz schnell und, in zunächst rein optischer Wirkung, intensiv verblaut, mit ihren Sporodochien-ähnlichen Konidienständen die auf dem Holz über die gesamte verblaute Fläche verstreut, also auch ausserhalb der Insektengänge entstehen können und auch leicht in Reinkulturen gebildet werden,

tragen sie Charakterzüge der echten Bläuepilze. Die Fähigkeit Fruchtester zu bilden, besitzen sie nicht. In Reinkultur sind sie allerdings nicht so anspruchslos wie es echten Bläuepilze zu sein pflegen. In physiologischer Beziehung ist wohl der Hauptunterschied zu diesen, dass sie mehr auf die protoplasmatischen Stoffe als auf die Speicherstoffe der Parenchymzellen in Holz und Rinde angewiesen sind und gegen Säuren empfindlich sind.

In mancher Beziehung gleichen aber auch die Trichosporien den echten Ambrosiapilzen der Holzbrüter. Wie diese bilden sie Ambrosiapolster, d. h. modifizierte, speicherstoffreiche Zellaggregate in den Larvengängen, und zwar während des Frasses dieser Larven. Auch in den Muttergängen, speziell bei *Ips acuminatus*, können Ambrosiapolster gebildet werden. Die Trichosporien haben wie die echte Ambrosia die Fähigkeit, einen braunen Farbstoff auszuscheiden, der die Umgebung der Gangwandungen braun verfärben kann, wenn diese Bräunung auch meist nicht sehr tief reicht und weitaus heller ist, als es bei den holzbrütenden Ipsiden der Fall zu sein pflegt. Wie bei diesen schwindet der Ambrosiabelag nach dem Ausfliegen der Jungkäfer und an seine Stelle treten nun Bläuepilze und andere Beimengungen des Ambrosiarasens.

Die endgültige systematische Stellung der beiden Pilze muss als noch offenstehend angesehen werden. Die frühzeitige Kopulation der Keimschläuche erinnert an das Verhalten gewisser Endomyceten, es fehlt jedoch hier, wie betont, der typische Duft.

Es ergibt sich also die bemerkenswerte Tatsache, dass zwei Borkenkäfer, die biologisch zwischen den rindenbrütenden und den holzbrütenden Borkenkäfern stehen, mit Pilzen vergesellschaftet sind, die ihrerseits eine Mittelstellung zwischen den durch rindenbrütende Ipsiden oft übertragene Bläuepilzen und zwischen den echten Ambrosiapilzen der holzbrütenden Ipsiden einnehmen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob es unter den bisher bekannten Ambrosiazüchtern bzw. unter den rindenbrütenden Ipsiden ähnliche Verhältnisse gibt.

Die mit *M. minor* und *I. acuminatus* vergesellschafteten Trichosporien haben in einigen Punkten eine unverkennbare Ähnlichkeit mit einem Ambrosia-Pilz, den ZIMMERMANN (1908) bei einer *Xyleborus*-Art in Gummiakazie (*Acacia decurrens*) gefunden hat. Auch dieser Pilz durchzieht das Holz mitunter in grosser Ausdehnung und bringt auch ausserhalb der Insektengänge auf dem braun verfärbten Holz seine Konidienlager hervor. Die Ambrosiaschicht, die eine Dicke von bis zu 0,4 mm erreichen kann, wird als weiss oder bräunlich-grau beschrieben. Die kugeligen Endzellen von 10—15  $\mu$  Durchmesser sitzen verzweigten, dünneren Endzellen auf, die meist tonnenförmig angeschwollen und ca 5  $\mu$  dick sind. Sie sind reich an Speicherstoffen. Diese Endzellen bilden allerdings keine dickere Membran. Die Polster verfärben sich, wie die der Trichosporien und anderer Ambrosia, im Alter dunkelbraun.

Auch bei diesem Pilz konnte ZIMMERMANN eine Bräunung der Markzellen und dunkle Hyphen in Markstrahlen und im Holz nachweisen.

Bemerkenswert ist, dass ZIMMERMANN beobachtet hat, dass der Pilz Holz und Rinde auf grosse Strecken abtöten kann, also ausgesprochen pathogen wirken kann.

Weniger Ähnlichkeiten mit den vorgenannten Pilzen hat das von WRIGHT (1935) als Begleiter von *Scolytus ventralis* in *Abies concolor* gefundene *Trichosporium symbioticum* WRIGHT. Es ist dieses ein Pilz, der abweichend von den gewöhnlichen Bläuepilzen eine Braunfärbung der Gangwandungen bewirkt, die nicht tief in das Holz eindringt, sondern auf den Jahresring beschränkt ist, in dem die Gänge des Käfers sich befinden. Die Sporidien sind mit 1,8—2,4  $\mu$  Durchmesser ziemlich klein; eine Ernährungssymbiose scheint nicht zu bestehen, dagegen kann der Pilz das Cambium töten und so für den Käfer geeignete Brutgelegenheiten schaffen. Aus diesem Grunde wurde der Artname »*symbioticum*« gewählt. Der Pilz sei hier angeführt, da auch er ein Begleiter rindenbrütender Ipiden ist und zu *Trichosporium* gestellt wurde.

Die Bedeutung der Ambrosiazucht der beiden Borkenkäfer *M. minor* und *I. acuminatus* liegt also vermutlich in der Hauptsache darin, dass der Pilz, der auf weite Strecken das Holz durchzieht und sich von den Inhaltsstoffen von Holz- und Rindenparenchym ernährt, diese in Gestalt von Pilzeiweiss und -speicherstoffen an die kleinen Larvenkammern im Holz, wo sich die Larven ohne Möglichkeit eines Ortswechsels zwecks Nahrungssuche entwickeln, heranführt. Er dient in den Larven- und Puppenwiegen nicht nur den Larven, sondern auch später den Jungkäfern als Nahrung. Auch für die Ernährung der Mutterkäfer des *Ips acuminatus* mag dessen Ambrosiapilz von Wichtigkeit sein, wenn der Käfer infolge von Raummangel genötigt wird, seine Muttergänge tief in das Splintholz einzugraben.

Ausserdem scheint die *Trichosporium*-Ambrosia den Larven noch durch Erweichung der Zellwand der Tracheiden in der Region der Ambrosiabildung von Nutzen zu sein, doch müssten noch eingehendere Beobachtungen und Versuche vorliegen, ehe etwas Positives darüber ausgesagt werden kann.

Ob daneben auch die Lieferung von Wuchsstoffen oder Vitaminen durch den Pilz von Bedeutung ist, muss dahingestellt bleiben, solange die Physiologie der beiden Trichosporien noch nicht eingehender erforscht ist.

In den vorstehenden Untersuchungen hat sich also die geniale Hypothese PAUL BUCHNERS (1927), wonach Insekten, die sich im Holze entwickeln, der Vermittlung von Symbionten bedürfen, um das Holz als Nahrungsquelle ausnützen zu können, auch für diese beiden, auf der Grenze zwischen rindenbrütenden und holzbrütenden Insekten stehenden Borkenkäfern bestätigt. Die Ambrosiazucht der beiden Borkenkäfer ist vielleicht eines der überzeugendsten Beispiele der Gültigkeit seiner Theorie.

Bemerkenswert ist, dass neben der *Trichosporium*-Symbiose gleichzeitig eine Vergesellschaftung mit zwei gewöhnlichen, aber artspezifischen Bläuepilzen bei den beiden Käfern aufzufinden ist, und zwar mit den *Ophiostoma*-Arten *O. canum* bei *M. minor* und *O. clavatum* bei *I. acuminatus*. Beide Borkenkäfer leben also ausserdem noch in Lebensgemeinschaft mit *Ophiostoma*-Arten, wie sie in ähnlicher Weise auch bei anderen Rindenbrütern angetroffen wird. Die Bedeutung dieser Pilze für das Insekt muss ähnlich vorsichtig gewertet werden wie die der *Ophiostoma*-Arten bei den übrigen Ipsiden, sie tritt zweifellos gegenüber der Bedeutung der Ambrosia völlig in den Hintergrund.

Die übrigen mit den beiden Käfern gelegentlich angetroffenen Pilze sind nur als zufällige Beimischungen zu der spezifischen Pilzflora anzusehen und sind in diesem Zusammenhang unwichtig.

*Die schnelle und intensive Verblauung des Kiefernspilnholzes bei Befall durch Myelophilus minor und Ips acuminatus ist demnach auf das Zusammenwirken zweier verschiedener Bläuepilze, jeweils eines Ambrosia-Trichosporiums und einer Ophiostoma-Art zurückzuführen, wobei, da die Verblauung durch schwarzbraune Markstrahlen und Harzgänge schon bei jungen Befall ausgesprochen die Merkmale einer durch Trichosporium bewirkten Verfärbung trägt, diesem die Hauptrolle zuzuschreiben wäre. Die begleitenden Ophiostoma-Arten, insbesondere das stark verblauend wirkende O. clavatum wirken dabei zwar mit, spielen aber offenbar eine untergeordnete Rolle. Dass beide Pilzarten nebeneinander so regelmässig vorkommen, liegt zweifellos an ihren verschiedenen Nahrungsansprüchen, die ein Nebeneinander gestatten, bis schliesslich einer der Pilze, und zwar das Ophiostoma, den anderen unterdrückt und vernichtet. Da, insbesondere mit dem Trichosporium, eine feste symbiontische Bindung besteht, ist die starke Verblauung eine sichere Begleiterscheinung des Befalls von Kiefernholz durch diese beiden Borkenkäfer.*

## **8. Nutzniesser der Ambrosiaflora von *I. acuminatus* und *M. minor***

Die einzigartigen ökologischen Verhältnisse in den Gängen dieser ambrosiazüchtenden Borkenkäfer bringen es mit sich, dass sich in ihrem Biotop auch eine besondere Begleitfauna von Nutzniessern der Ambrosiaflora entwickelt. Als solche kommen bei beiden Käfern in erster Linie Nematoden und Milben in Frage.

Die Nematoden konnten, da die Zeit nicht ausreichend war, nicht genügend gewürdigt werden. Die Gänge der beiden Borkenkäfer sind sicherlich eine

Fundgrube für Nematodenspezialisten. Die freilebenden Formen dieser Würmer saugen mit ihren spitzen Mundwerkzeugen die nährstoffreichen Ambrosia-Konidien aus; die parasitischen Formen leben teils unter den Flügeldecken der Käfer, teils in deren Leibeshöhle. Einzelne Käfer sind bisweilen von diesen Nematoden geradezu überschwemmt. Ob die Nematoden in irgend einer Weise schädlich für den Käfer sind, konnte nicht untersucht werden.

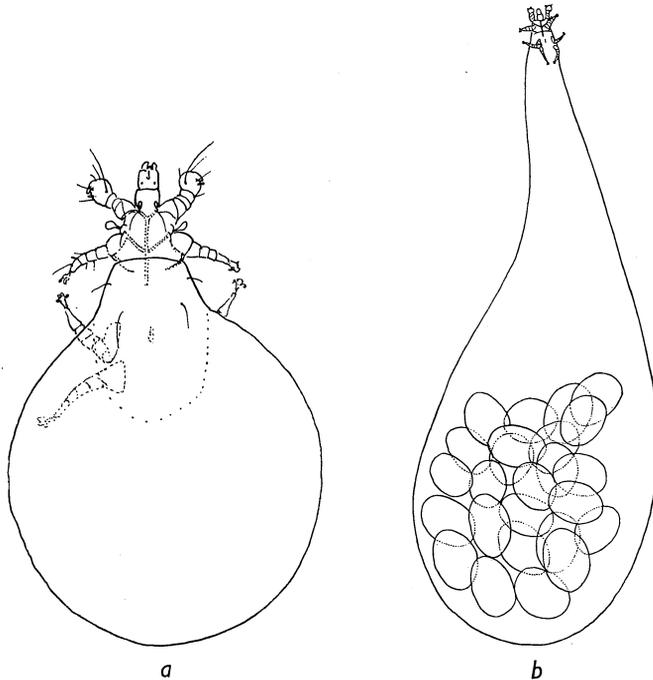


Abb. 22. *Pediculopsis wichmanni* a: junges ♀ Vergr. 160×, b: gravides ♀ Vergr. 40×. Gez. SELLNICK.

Besser ausgenutzt konnte das zur Verfügung stehende Material werden in Bezug auf die Milbenfauna, da in Herrn Dr. SELLNICK der Forstlichen Forschungsanstalt ein namhafter Milbenspezialist zur Verfügung stand, der die Bestimmung der Milben in dankenswerter Weise übernommen hatte.

Unter den zahlreichen in den Gängen angetroffenen Milben verdient eine *Pediculopsis*-Art besondere Beachtung, die von SELLNICK als *Pediculopsis wichmanni* VITZ. bestimmt wurde.

Die von SELLNICK gefundenen Masse (Länge des Sackes bei graviden ♀♀ bis zu 2 124  $\mu$ ) stimmen allerdings nicht ganz mit den bei VITZTHUM angegebenen Werten (Länge des Sackes nur bis 1 500  $\mu$ ) überein, ebenso entspricht nach SELLNICK die Form des Sackes bei den schwedischen Exemplaren nicht ganz der von den Typen angegebenen. (Abb. 22 a, b.)

Diese auffallende, auf den ersten Blick kaum als Milbe erkenntliche Tarsonemide, die bisher in Schweden noch nicht aufgefunden worden war, fand sich in grösserer Anzahl in Muttergängen von *Ips acuminatus*-Material vor, das aus Hamra (Dalarna) stammte. Die graviden Weibchen mit ihrem winzigen Vorderkörper und dem unförmig aufgetriebenen Abdomen sassens gesellig an den Ambrosiapolstern (Abb. 23). Die Eier und später die jungen Milben waren durch die durchscheinende Haut des Hinterleibes gut zu erkennen.

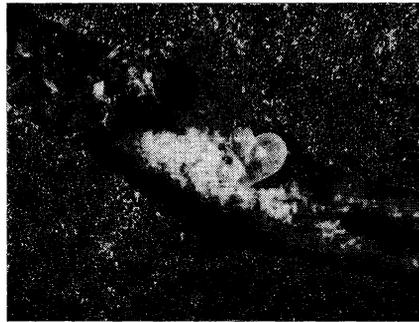


Abb. 23. *Pediculopsis wichmanni* VITZTHUM  
in Muttergang von *I. acuminatus*.  
12,5 ×

Die freigewordenen jungen Milben, die an dem langen Haar der hinteren Tarsen gut zu identifizieren sind, sind ausserordentlich klein und sehr beweglich. Sie klammern sich an die *acuminatus*-Käfer an und lassen sich mitnehmen, wenn diese ausfliegen. So konnte an einem ausschwärmenden alten Mutterkäfer mehr als ein Dutzend dieser winzigen Milben angeklammert befunden werden.

VITZTHUM, der die Milbe 1923 aus den Gängen von *Polygraphus poligraphus* in Österreich beschrieben hat, gibt an, dass sie sich dort zweifellos von der den Borkenkäfer begleitenden Pilzflora ernährte. Auch bei den in Schweden in den Gängen von *Ips acuminatus* gefundenen *Pediculopsis*-Exemplaren war es ganz auffallend, dass die Weibchen büschelweise an den Ambrosiapolstern zu finden waren und zwar ausschliesslich dort. Es besteht demnach gar kein Zweifel, dass diese Milbe als ein echter Nutzniesser der *acuminatus*-Ambrosia anzusehen ist.

In meinem Milbenmaterial fand SELLNICK ferner als neu für die schwedische Fauna *Micrereunetes corticalis* VITZ. und eine Uropodide, die in keiner der bekannten Uropodiden-Gattungen unterzubringen war und die er *Ipiduropoda dalarnaensis* nov. spec. nov. gen., benannte (bisher noch nicht veröffentlicht). Als weitere bemerkenswerte Milbe bestimmte SELLNICK *Pleuronectocelaeno austriaca* VITZ., die bereits früher von TRÄGÅRDH in Schweden gefunden worden war.

Ob letztere Milben in näherer Beziehung zu der Ambrosiaflora der Käfer stehen, lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die Vielgestaltigkeit der Milbenfauna in der pilzreichen Umgebung lässt jedoch darauf schliessen, dass diese wohl eine ökologische Bedeutung für die Milben haben mag. Es ist mit Sicherheit anzunehmen, dass das Studium der Begleitfauna der beiden Käfer noch weitere faunistische Ergebnisse haben würde.

## 9. Zusammenfassung der Ergebnisse und Schluss

1. Die Ergebnisse der Untersuchungen von RENNERFELT und MATHIESEN über die Bläuepilzflora der beiden Borkenkäfer *M. minor* und *I. acuminatus* konnten weitgehend bestätigt werden.

2. Das von MATHIESEN häufig von Gangwandungen des *M. minor* isolierte *Trichosporium tingens* LAGERBERG et MELIN ist ein Ambrosiapilz und steht mit dem Käfer in fester Symbiose. Er ist regelmässig in den Brutstätten des Käfers anzutreffen.

3. In gleicher Weise ist auch *I. acuminatus* mit einem *Trichosporium* vergesellschaftet, das als *Trichosporium tingens* var. *macrosporum* var. nov. beschrieben wird.

4. Eine aufgefundene *Dipodascus*-Art steht in keiner verwandtschaftlichen Beziehung zu *Trichosporium*.

5. In den Brutstätten der beiden Borkenkäfer waren ferner neben gelegentlich gefundenen Bläuepilzen *Ophiostoma canum* bzw. *O. clavatum* regelmässig anzutreffen. Ihre ökologische Bedeutung für den Käfer muss bezweifelt werden.

6. Die so überaus schnelle und tiefgehende Verblauung des von den beiden Käfern befallenen Kiefernspiltholzes muss vorwiegend den beiden *Trichosporien* zugeschrieben werden, die übrigen Bläuepilze wirken nur mit.

Die mir gestellte Aufgabe dürfte also im Grossen und Ganzen als gelöst anzusehen sein, doch stehen noch eine ganze Reihe von Fragen im Zusammenhang mit der Ambrosiazucht der beiden Ipiden offen.

1. Wie verhält sich die *Trichosporium*-Ambrosia während der Überwinterung des *M. minor* in den Winterlagern in der Waldstreu?

2. Gibt es bei den *Trichosporium* Stadien, die sich bisher der Beachtung entzogen haben, aber bei der Übertragung der Pilze durch die Käfer eine Rolle spielen könnten?

3. Wie verhält sich die Ambrosia zu der Bakterienflora der Käfer?<sup>1</sup>

4. Können die beiden Pilze unter Umständen in der Kiefer pathogene Eigenschaften entfalten, wie der von ZIMMERMANN gefundene Ambrosiapilz in Gummiakazie oder *Trichosporium symbioticum* in *Abies concolor*?

5. Ist die Pilzflora der Käfer in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet die gleiche?

6. Wie verhalten sich die übrigen Borkenkäfer, die ähnlich wie die beiden bearbeiteten sich teils in der Rinde, teils im Holz entwickeln?

7. Wie ist die Sachlage in dem von HANSON beobachteten Fall, wo *M. minor* sich ausschliesslich in der Rinde entwickelte?

8. Wird durch die *Trichosporien* eine Veränderung des Holzes bewirkt?

<sup>1</sup> Versuche zur Prüfung der bakteriziden Eigenschaften der beiden Pilze werden zur Zeit im Robert Koch-Institut in Berlin ausgeführt.

Aus den gelösten Fragen ergibt sich eine Reihe ungelöster, deren weitere Bearbeitung zum Teil schon in Angriff genommen ist.

Ich möchte zum Schluss nicht versäumen, Herrn Professor Dr. BUTOVITSCH und Herrn Dozent Dr. RENNERFELT meinen wärmsten Dank auszusprechen für die Einladung, einige Zeit lang an der Forstlichen Versuchsanstalt zu arbeiten, sowie für die Grosszügigkeit, mit welcher mir die reichen Hilfsmitteln der Versuchsanstalt zur Verfügung standen. Ferner danke ich Fräulein MATHIESEN, Fräulein LILJESTRAND und Frau LEKANDER herzlich für ihre unermüdliche Hilfsbereitschaft, Herrn Dr. LEKANDER für die Anfertigung der Photographien und Herrn Dr. SELLNICK für die Bestimmung der Milben. Den Herren Revierverwaltern, insbesondere auch Herrn Dr. ARRHENIUS, Kagghamra, danke ich für ihre Hilfe bei der Beschaffung des reichhaltigen und wertvollen Materials. Mein Dank gilt ferner der Direktion meiner Dienststelle, der Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Reinbek Bez. Hamburg, die mich zur Durchführung der obigen Untersuchungen beurlaubte.

### Literaturverzeichnis

- AWERKIEW, I. S. 1941. Mesta simowok sosnowych koroedow. Lesnoe Chosjaistwo Jahrg. 1941, (2) p. 54—57.
- BAKSHI, B. K. 1950. Fungi associated with ambrosia beetles in Great Britain. British Mycol. Soc. Transact. 33, 111—120.
- BELING, 1873. Beitrag zur Naturgeschichte des *Bostrychus lineatus* und des *Bostrychus domesticus*. Tharandt. Forstl. Jahrb. 23, p. 17—43.
- BUCHNER, P. 1928. Holznahrung und Symbiose. Berlin 1928.
- BUTOVITSCH, V. & SPAAK, H. 1939. Studier och försök att skydda i skogen kvarliggande timmer mot insekter och svampar. Norrlands Skogsvårdsförbunds Tidskr. Jahrg. 1939, p. 3—120.
- 1941. Fortsatta försök att skydda i skogen sommarlagrat timmer mot insekter och svampar, ebenda 1941 (1) p. 1—55.
- BUTOVITSCH, V. & NENZELL, G. 1943. Ytterligare bidrag till kännedom om sommarkonservering i skogen av obarkat och barkat talltimmer, ebenda, 1943 (1) p. 26—98.
- 1943. Praktiska råd och anvisningar vid tillvaratagande av vindfällt och brandskadat virke. Andra upplagan, Stockholm.
- CRAIGHEAD, F. C. 1928. Interrelations of tree-killing bark-beetles (*Dendroctonus*) and blue stains. J. For. 26, p. 886—887.
- DOANE, R. W. & GILLIAND, O. J. 1929. Three Californian ambrosia beetles. J. econ. Ent. 22, p. 915—921.
- (FRANCKE)-GROSMANN, H. 1931. Beiträge zur Kenntnis der Lebensgemeinschaft zwischen Borkenkäfern und Pilzen. Ztschr. f. Parasitenk., 3 p. 56—102.
- 1932. Über die systematischen Beziehungen der Gattung *Leptographium* LAGERBERG ET MELIN zur Gattung *Ceratostomella* SACC. nebst einigen Bemerkungen über *Scopularia venusta* PREUSS und *Hantzschia phycomyces* Awd. Hedwigia, 72, p. 183—194.
- HADORN, CH. 1933. Recherches sur la morphologie, les stades évolutifs et l'hivernage du bostryche liseré *Xyloterus lineatus* OLIV. Beiheft zu den Zeitschr. d. Schweiz. Forstw. 11, 1933, 120 S.
- HANSON, H. S. 1950. Bark beetle infestations. Forestry Commiss. Rep. on Forest Res. 1949, London 1950, p. 18—26.

- HARTIG, TH. 1872. Der Fichtensplintkäfer *Bostrychus-Xyloterus-lineatus*. Allg. Forst- u. Jagdztg. Jahrg. 1872, p. 181—183.  
Der Buchensplintkäfer *Bostrychus domesticus*, ebenda, p. 183—184.
- HUBBARD, H. V. 1897. The ambrosia beetles of the United States. U. S. Dep. Agric. Div. Ent. Bull. 7, Wash.
- LAGERBERG, T., LUNDBERG, G., & MELIN, E. 1927. Biological and practical researches into blueing in pine and spruce. Svenska Skogsvårdsför. Tidskr. Jahrg. 1927, p. 147—272, p. 561—739.
- LEACH, J. G., ORR, L., & CHRISTENSEN, C. 1934. The interrelationships of bark beetles and blue staining fungi in felled Norway pine timber. J. Agric. Res. 49, p. 315—341.
- LEACH, J. G., HODSON, A. C., CHILTON, St. J. P. & CHRISTENSEN, C. M. 1940. Observations on two ambrosia beetles and their associated fungi. Phytopathology, 30, p. 227—231.
- MATHIESEN, A. 1950. Über einige mit Borkenkäfern assoziierte Bläuepilze in Schweden. Oikos, 2, p. 275—306.  
— 1951. Einige neue *Ophiostoma*-Arten in Schweden. Svensk Botanisk Tidskr. Jahrg. 1951 (1) p. 203—230.
- MELIN, E. & NANNFELDT, J. A. 1934. Researches into the blueing of ground wood pulp. Svenska Skogsvårdsför. Tidskr. Jahrg. 1934, 32 (3/4), p. 397—616.
- MÜNCH, E. 1907—1908. Die Blaufäule des Nadelholzes. Naturw. Zeitschr. Forst- u. Landw. 5, p. 531—573; 6, p. 32—47, 297—323.
- NEGER, F. W. 1908. Die pilzzüchtenden Bostrychiden. Naturw. Zeitsch. Land- u. Forst. 6, p. 274—280.  
— 1908. Die Pilzkulturen der Nutzholzborkenkäfer. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 20, p. 279—282.  
— 1908. Ambrosiapilze. Berichte der Dtsch. Botan. Gesellsch. 26, p. 735—754.  
— 1909. Ambrosiapilze. II. Die Ambrosia der Holzbohrkäfer. Berichte der Dtsch. Botan. Gesellsch. 27, p. 372—389.  
— 1911. Zur Übertragung des Ambrosiapilzes von *Xyleborus dispar*. Naturw. Ztschr. f. Land- u. Forstw. 1911, 9, S. 223—225.
- RENNERFELT, E. 1950. Über den Zusammenhang zwischen dem Verblauen des Holzes und den Insekten. Oikos 2, H. 2. Copenhagen, p. 120—137.
- ROBAK, H. 1932. Investigations regarding fungi on Norwegian ground wood pulp and fungal infection at wood pulp mills. Nyt Magazin for Naturvidensk. 72, p. 185—330.
- RUMBOLD, C. T. 1931. Two blue-staining fungi associated with bark-beetle infestation of pines. J. Agric. Res. 43, p. 847—873.  
— 1936. Three blue-staining fungi, including two new species, associated with bark beetles. J. Agric. Res. 52, 419—437.  
— 1941. A blue stain fungus, *Ceratostomella montium* n. sp., and some yeasts associated with two species of *Dendroctonus*. J. Agric. Res. 62, p. 589—601.
- SCHNEIDER-ORELLI, O. 1913. Untersuchungen über den pilzzüchtenden Obstbaum-borkenkäfer *Xyleborus (Anisandrus) dispar* und seinen Nährpilz. Centralbl. f. Bact. u. Parasitenkd. 2, p. 25—110.
- SELLNICK, M. 1951. *Pleuronectocelaeno austriaca* (Vitzthum) und *P. africana* n. sp. (Acarini). Entomologisk Tidskrift 72, p. 189—194.
- SIEMASZKO, W. 1939. Fungi associated with bark beetles in Poland. Planta Polonica, 7 (3) p. 1—54.
- TRÄGÅRDH, I. 1939. Sveriges Skogsinsekter. Stockholm 1939, p. 1—508.  
— 1950. Contributions towards the comparative Morphology and Phylogeny of the *Mesostigmata* (Acarina). VIII. Eos 1950, p. 87—96.
- TROTTER, A. 1933. Il fungo-Ambrosia delle gallerie di un Xychorino di Ceylon. Ann. R. Ist. Sup. Agric. di Portici Ser. III, 5, p. 267—275.
- VERALL, A. F. 1943. Fungi associated with certain ambrosia-beetles. Journ. Agric. Res. 66, p. 135—144.
- WEBB, Sh. 1945. Australian Ambrosia fungi. Proceed. Roy. Soc. Victoria 57, p. 57—78.
- WICHMANN, H. 1925. Die Ökologie des *Xyloterus lineatus*. Anz. Akad. Wiss. Abt. I, 134, p. 129—132.  
— 1929. *Ipidae*. In: Biologie der Tiere Deutschlands. (Dr. P. Schulze). Berlin.
- WRIGHT, E. 1935. *Trichosporium symbioticum* n. sp., a wood-staining fungus associated with *Scolytus ventralis*. J. Agric. Res., 50, p. 525—538.
- ZIMMERMANN, A. 1908. Über Ambrosiakäfer und ihre Beziehungen zur Gummibildung bei *Acacia decurrens*. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. II, 20, p. 716—724.

## Sammanfattning

### Om ambrosiasvampar hos de båda tallbarkborrarna *Myelophilus (Blastophagus) minor* Htg. och *Ips acuminatus* Gyll.

*Myelophilus minor*, den mindre mörkborren, och *Ips acuminatus*, den skarp-tandade barkborren, leva i övre delen av tallstammen och i grenarna. I biologiskt hänseende stå dessa båda barkborrar mellan de ipider, som leva i barken resp. i veden. Deras med talrika lufthål försedda modergångar förlöpa i barken, men fåra samtidigt mer eller mindre djupt i splintveden. De unga larverna utveckla sig till en början liksom de i barken levande ipiderna i gångar, vilka gå ut från modergångarnas äggfickor och förlöpa i bastbarken. Efter de första hudömsningarna borra sig larverna av *M. minor* i regel i snett-radial riktning in i splintveden, där de under förnyade hudömsningar fullborda sin utveckling. Även *I. acuminatus*-larverna bege sig, efter att först ha ätit i barken, in i splintveden, särskilt då de befinna sig i mycket tunnarkiga vedpartier. I grenar och krondelar med tjockare bark kunna de utveckla sig helt och hållet i barken. Larvkammaren i splintveden är hos de båda ipiderna inte större, än att den fullvuxna larven och längre fram puppan nätt och jämnt får plats där. Larverna av dessa båda barkborrar — ifråga om *M. minor* regelbundet och i fråga om *I. acuminatus* under vissa omständigheter — förhålla sig alltså under den andra hälften av sin utveckling på samma sätt som vissa i veden levande ipider, särskilt såsom larverna av vissa *Xyloterus*-arter.

Med de båda barkborrarna förekomma regelbundet påfallande snabbt växande och mycket verksamma blånadssvampar, som på kort tid missfärga hela splintveden på angreppsplatsen, och som även kunna växa långt på ömse sidor om angreppet (BUTOVITSCH 1939, 1941, 1943). Avsikten med föreliggande undersökning har bl. a. varit att söka utröna, om ett närmare ekologiskt samband finnes mellan dessa barkborrar och de påträffade blånadssvamparna.

På rikligt förekommande undersökningsmaterial från olika delar av landet kunde de resultat, som MATHIESEN (1950, 1951) och RENNERFELT (1950) tidigare erhållit, bekräftas och i detta avseende fördjupas.

De båda barkborrarna ha en olika och för varje art karakteristisk blåsvampflora. Typiska blånadssvampar i larvgångarna hos *M. minor* äro *Trichosporium tingens* Lagerb. & Melin och *Ophiostoma canum* (Münch) H. & P. Sydow. Även *I. acuminatus* är alltid åtföljd av två blånadssvampar: av en *Trichosporium*-art, som är mycket lik *T. tingens* men ej är identisk med densamma, och en *Ophiostoma*-art, *O. clavatum* Mathiesen. Alla dessa svampar synas vara bundna till dessa skalbaggar och förekomma ej fritt. Utom de för skalbaggar typiska blånadssvamparna påträffas i larvgångarna i regel även en del andra vanliga, överallt förekommande blånadssvampar, såsom *Ophiostoma coeruleum*, *O. piceae* m. fl.

I de båda skalbaggar typiska larvgångar påträffas dessutom alltid jästsvampar, vidare svampar med hyalina, fruktsyrestrar producerande mycel. En av dessa svampar, isolerad ur en gren angripen av *I. acuminatus*, har identifierats som en *Dipodascus*-art. Den beskrives som *Dipodascus aggregatus* nov. spec. De i larvgångarna växande olika svamparna påverka varandra ömsesidigt. Allt efter omständigheterna är än den ena, än den andra arten dominerande.

Så länge som gångsystemen äro befolkade med larverna eller skalbaggar, utveckla sig i desamma nästan uteslutande de sporodochieliknande konidieställ-

ningarna av *Trichosporium*-arterna, medan de övriga blånadsarterna knappast utbilda sporstadier. Man får alltså anse de båda *Trichosporium*-arterna som de båda skalbaggarnas mest typiska och viktiga blånadssvampar. Redan i mycket unga gångsystem av de båda skalbaggarna kunna *Trichosporium*-arterna påvisas. De bilda i larv- och modergångarna ibland små vitglänsande anhopningar, vilka bestå av konidiebärare med stora runda sporer, rika på fett, äggvita och kolhydrat. Även klotformigt uppsvållda mycel, som innehålla upplagsnäring, påträffas. Medan *Trichosporium*-mycelet snabbt breder ut sig i veden och förorsakar en intensiv blånad, uppträda konidiesamlingarna i gångsystemen av *M. minor* och *I. acuminatus* sparsamt, så länge som gångarna endast förekomma i barken. Först när larverna ha trängt in i splintveden, utveckla sig konidiebärarna av *Trichosporium* arterna till mäktiga, kuddliknande beläggningar, vilka helt bekläda larvgångarnas väggar. Dessa väggar bli därvid till ungefär 0,5 mm djup olivbrunt färgade av mörka oljehaltiga utsöndringar från svamparna. I det missfärgade området synas trakeidernas cellväggar vara uppmjukade.

Även i modergångarna hos *I. acuminatus*, vilka vid angrepp på klenare grenar gå långt in i splintveden, kunna konidiesamlingarna av den tillsammans med skarptandade barkborren förekommande *Trichosporium*-arten utveckla sig yppigt, medan *Trichosporium tingens* i de mera ytligt liggande modergångarna av *M. minor* blott bildar sparsamt med sporer.

På barkstycken med gångsystem, vilka förvaras i fuktig kammare, sedan skalbaggar och larver plockats bort, uppträder en artrik svampflora i en bestämd tidsföljd. *Trichosporium*-arterna fruktificera nu rikligt på barkstyckena såväl inne i som utanför insektgångarna. Samtidigt uppträder den övriga blåsvampflora, som snart blir den förhärskande. Till slut bli blånadssvamparna övervuxna av olika mögelsvampar, såsom *Penicillium*-arter m. fl. Nematoder och kvalster utrota även blånadssvamparna, i synnerhet *Trichosporium*-arterna, så fullständigt, att de knappast längre gå att påvisa. Även i gamla övergivna larvgångar kunna *Trichosporium*-arterna blott med svårighet påvisas.

De båda *Trichosporium*-arterna, mindre mörkborrens resp. skarptandade barkborrens svampar, äro varandra i såväl fysiologiskt som morfologiskt hänseende utomordentligt lika. Båda äro snabbväxande och utbilda på maltagar villigt sina i början vita, sedan rostbruna till svartbruna, en mörk vätska utsöndrande konidie-ställningar. Översidan av båda svampkulturerna är gråbrun, sedan brun, undersidan grönsvart till nästan svart. I tall växa svamparna företrädesvis i hartskanalerna och mörkstrålarna, vilka därigenom framträda som fina svarta linjer i den missfärgade veden. Detta sätt för missfärgningens uppträdande är karakteristiskt för *Trichosporium*-arterna. Granved missfärgas blott svagt av de båda svamparna.

De båda *Trichosporium*-arterna skilja sig från flertalet andra blånadssvampar genom ett par anmärkningsvärda egenskaper: den mest i ögonen fallande är förekomsten av en mörk utsöndring, som kan bekläda svamphyferna med en av fina korn bestående skida. Båda svamparna leva, liksom alla blånadssvampar, företrädesvis av innehållet i vedparenkymcellerna, men synas därvid mera livnära sig av protoplasmabeståndsdelar än av upplagsnäring. Även den påfallande mängden av reservnäring i konidiesporer och unga hyfer skiljer dessa *Trichosporium*-arter från andra svampar. Båda svamparna äro tämligen syrekrävande och växa först, sedan tallveden förlorat en del av sin ursprungliga fuktighet.

Under arbetets gång framkommo vissa olikheter mellan de båda *Trichosporium*-

svamparna, framför allt betr. konidiesporernas storlek och närings sätt, samt vissa egendomligheter i fråga om mycelbildningen. Med anledning härav särskildes den *I. acuminatus* tillhöriga blånadssvampen från *Trichosporium tingens*, vilken åtföljer *M. minor*. Den skarptandade barkborrens *Trichosporium* har beskrivits som *Trichosporium tingens* var. *macrosporum* nov. var.

I tarmkanalen hos de båda barkborrelarverna kunna förutom bark- och vedpartiklar regelbundet påvisas såväl konidier som mycelfragment av de båda *Trichosporium*-arterna. Särskilt rikligt kunna mycelbitar fastställas hos de larver, som redan ha trängt in i veden. Även de unga skalbaggar synas, så länge som de utöva sitt näringsgnag i puppkamrarna, livnära sig på svampmycel. Från deras fotspår kunna även, förutom andra svampar, nästan alltid *Trichosporium*-svamparna odlas fram. Att en överföring av svamparna med de utflygande insekterna verkligen äger rum har även kunnat påvisas i fråga om *M. minor*. De unga skalbaggar av denna art bege sig, sedan de på kläckningsplatserna intagit föda, till skottaxlar på friska tallar, där de borra sig in för fortsatt näringsgnag. Redan 7 dagar efter angreppet kunde *T. tingens* mikroskopiskt påvisas i ett redan avsevärt urholkat tallskott. På vad sätt skalbaggen överför svampen till sitt nya näringsställe har inte kunnat utredas. Ofta kunna svampens karakteristiska konidiesporer påvisas på skalbaggens starkt håriga maxiller. Det förefaller emellertid tveksamt, om endast en så yttlig förekomst av sporer är tillräcklig för att garantera svampens så regelbundna transport med skalbaggen.

Efter de föreliggande undersökningarna kan det inte betvivlas, att det hos båda skalbaggar föreligger en verklig närings symbios med en *Trichosporium*-svamp, och att denna tjänstgör som en ambrosiasvamp för skalbaggen. Betydelsen av ambrosiaodlingen är uppenbar; närvaron av det näringsrika svampmycelet möjliggör för larverna att tränga in i den näringsfattiga veden, varvid de samtidigt övergå till att livnära sig av svamp i stället för av savbarken. Även för honorna, speciellt i fråga om *I. acuminatus*, som gräver sina gångar långt in i de smala grenarnas splintved, torde svampen vara av betydelse för mognadsgnaget och därmed för utvecklingen av äggstockarna. Svampsymbiosen sätter de förhållandevis stora skalbaggar i stånd att angripa och utveckla sig i även kläna grenar, vilkas tunna bark varken innehåller tillräckligt med näring eller plats för larvutvecklingen. Svampen möjliggör för insekten att utnyttja veden som näringskälla på så sätt, att mycelet på långa sträckor genomväxer veden, och därvid omvandlar äggvitan i savbarken och vedparenkymet till svampäggvita. Men samtidigt sker en transport av näring till gångsystemen, där larverna komma inom räckhåll för de näringsrika sporer.

Sannolikt bidrar insekten genom sitt levandssätt till svampens utveckling. De talrika lufthålen över modergångarna torde medverka till att veden redan kort efter angreppet förlorar en del av sin vattenhalt, varigenom för svampen gynnsamma utvecklingsmöjligheter skapas. Å andra sidan torde vanan hos *I. acuminatus* att delvis täppa till modergångarna med bormjöl medverka till att en alltför snabb uttrorkning av veden vid angrepp på kläna grenar inte äger rum. Därigenom bibehålls i gångarna en viss luftfuktighet, som gynnar tillkomsten av svampens kuddliknande konidiemassor.

WICHMANNS antagande, att *M. minor* (och även *I. acuminatus*) leva i närings symbios med svamparna, har bekräftats genom föreliggande undersökning.

Morfologiskt och fysiologiskt inta *Trichosporium*-svamparna en mellanställning mellan de vanliga blånadssvamparna och ambrosiasvamparna hos de i ved levande

ipiderna. Det är anmärkningsvärt, då många i barken levande ipider äro kända såsom överförare av vissa blånadssvampar. Två barkborrar, som inta en mellanställning mellan i barken resp. i veden ynglande arter, leva alltså i symbios med svampar, vilka i sin tur inta en mellanställning mellan blånadssvamparna hos i barken levande skalbaggar och ambrosiasvamparna hos i veden levande skalbaggar.

Då blånaden, som regelbundet följer med angreppen av dessa båda skalbaggar, har *Trichosporium*-blånadens egenskaper, kan man anta, att dessa svampar spela huvudrollen vid missfärgningen av tallvirket. De övriga närvarande blånadssvamparna, i synnerhet den snabbväxande och starkt missfärgande *O. clavatum*, medverka emellertid också, och kunna ibland ytterligare förstärka blånaden.

Lockade av svampfloran infinner sig i larvgångarna vanligen en artrik nematod- och kvalsterfauna. Bland de ur insektgångarna insamlade kvalstren har dr. M. SELLNICK, som beredvilligt övertagit bearbetningen av denna djurgrupp, nybeskrivit en art och dessutom påträffat två för Sverige nya arter. Bland de senare befann sig tarsonemiden *Pediculopsis wichmanni* Vitzl. vars gravida honor åto av *Trichosporium*-konidierna.