

# Borkenkäferbekämpfung mit Hilfe von Pheromonen

Autor(en): **Maksymov, J.K.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal  
= Journal forestier suisse**

Band (Jahr): **131 (1980)**

Heft 9

PDF erstellt am: **13.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-766564>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Borkenkäferbekämpfung mit Hilfe von Pheromonen

Von J. K. Maksymov

Oxf. 413.1 : 145.7 x 19.92 : 151.5

(Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf ZH)

Dieses Jahr ist in der Schweiz erstmals ein synthetischer Borkenkäfer-Lockstoff<sup>1</sup> auf dem Markt, mit dessen Hilfe die Bekämpfung des Buchdruckers, *Ips typographus* (L.), wesentlich wirksamer gestaltet werden kann, als es bisher der Fall war. Die folgenden Ausführungen haben zum Ziel, das Forstpersonal über die Insektenlockstoffe allgemein und diejenigen der Borkenkäfer und des Buchdruckers speziell zu orientieren.

## 1. Pheromone und ihre Funktion

Der Begriff «Pheromone» wird vom griechischen *pherein* = tragen, bringen und *hormon* = reizen, stimulieren, abgeleitet. Er geht auf das Jahr 1959 zurück [21, 22]. Darunter versteht man flüchtige chemische Verbindungen, die von einem Lebewesen nach aussen ausgeschieden werden und in einem anderen Individuum der gleichen Art eine Reaktion, zum Beispiel ein bestimmtes Verhalten, auslösen. Extrem kleine Mengen in der Grössenordnung von  $10^{-8}$  mg werden bereits wahrgenommen [36].

Pheromone können verschiedene Aufgaben erfüllen: Die Geschlechtspartner zusammenführen (Sexualpheromone), den Weg zur Wirtspflanze und zum Geschlechtspartner weisen (Aggregationspheromone), zur Nahrungsquelle führen (Spurenpheromone) oder auf drohende Gefahr aufmerksam machen (Alarmpheromone). Diese vier unterschiedlichen Pheromongruppen gehören zu den häufigsten bei den Insekten.

Die bekanntesten sind die Sexualpheromone (Sexuallockstoffe), die bereits bei Insekten verschiedener Ordnungen nachgewiesen wurden. So zum Beispiel bei Schaben (*Blattariae*), Käfern (*Coleoptera*), Zweiflüglern (*Diptera*), Wanzen (*Heteroptera*), Pflanzensaugern (*Homoptera*), Hautflüglern

<sup>1</sup> «Pheroprax», Fabrikat der Celamerck, Ingelheim, BRD. Vertrieb in der Schweiz durch die Siegfried AG, Zofingen.

(*Hymenoptera*) und Schmetterlingen (*Lepidoptera*) [1, 10, 11, 38, 40, 41]. Diejenigen der Schmetterlinge sind bisher am eingehendsten untersucht.

Spuren- und Alarmpheromone begegnen wir besonders bei sozial lebenden Hautflüglern, wie Ameisen und Termiten [10, 23]. Alarmpheromone sind ferner auch von Blattläusen bekannt [13, 35].

## 2. Aggregationspheromone der Borkenkäfer

Die Aggregationspheromone oder Populationslockstoffe sind für uns darum von besonderem Interesse, weil wir sie bei Borkenkäfern antreffen. Im Vergleich zu Sexualpheromonen zeigen sie unter anderem Unterschiede im Geschlecht, das sie produziert, im speziellen Organ, in dem sie entstehen, sowie darin, dass sie für beide Geschlechter attraktiv sind.

Die Sexualpheromone werden in der Regel nur von Weibchen gebildet. Sie entstehen in speziellen Drüsen im Abdomen. Sie locken nur Männchen an, und ihre einzige Aufgabe besteht darin, die Geschlechter zusammenzuführen.

Die Aggregationspheromone werden in der Regel von demjenigen Geschlecht produziert, das den Einbohrgang in die Rinde herstellt. Bei monogamen Arten, wie *Scolytus*, *Dendroctonus*, *Trypodendron* (= *Xyloterus*) ist es das Weibchen, bei polygamen Arten, wie *Ips*, *Pityogenes*, *Pityokteines*, das Männchen. Die Lockstoffe entstehen im Enddarm und gelangen mit den Exkrementen nach aussen. Sie sind für beide Geschlechter attraktiv. Sie werden in speziellen Rezeptorenzellen an Sinneshaaren der Fühlerkeule wahrgenommen [31, 2]. Ihre primäre Aufgabe besteht in der Anlockung der Käfer zur Wirtspflanze. Sekundär findet dann die Begegnung der Geschlechter statt [46].

Die bisherigen Kenntnisse über Populationslockstoffe der Borkenkäfer verdanken wir der Pionierarbeit zweier voneinander unabhängiger Forschergruppen in den USA. Einer an der Universität und am «Stanford Research Institute» in Kalifornien und der anderen am «Boyce Thompson Institute for Plant Research» im Staate New York. Das letztgenannte Institut unterhielt mitten im Wald Laboratorien in Kalifornien, Texas und Idaho [27]. Beide Teams widmeten sich der Erforschung von Pheromonen einiger wirtschaftlich bedeutender Borkenkäferarten aus den Gattungen *Ips* und *Dendroctonus* an *Pinus ponderosa*, *taeda*, *palustris*, *echinata* und *monticola*.

Bevor mit chemischen Analysen begonnen werden konnte, waren umfangreiche Freilanduntersuchungen notwendig, um das erforderliche Ausgangsmaterial in der Phase der maximalen Attraktion sicherzustellen. Als Ausgangsmaterial diente entweder das Bohrmehl (Forschergruppe Kalifornien) oder der Enddarm der Käfer (Forschergruppe Boyce Thompson). Die

eigentliche Analysearbeit erfolgte am Gaschromatographen und anschließend am Massen-, Infrarot-, UV- und Kernresonanzspektroskop. Die durch Analyse gewonnenen Verbindungen wurden im Biotest geprüft und nach erfolgter Synthese erneut einzeln und in Kombination im Freiland getestet [33].

### 3. Erste Synthesen von Borkenkäfer-Pheromonen

Der erste Erfolg wurde 1966 durch die Isolierung, Identifizierung und Synthese des Populationslockstoffes von *Ips paraconfusus* Lanier an *Pinus ponderosa* erzielt. Es handelt sich um ein Dreikomponenten-Pheromon, bestehend aus den Terpenalkoholen Ipsenol (2-Methyl-6-methylen-7-octen-4-ol), cis-Verbenol (cis-2-Pinen-4-ol) und Ipsdienol (2-Methyl-6-methylen-2,7-octadien-4-ol). Das Ausgangsmaterial bestand aus 4,5 kg Bohrmehl, produziert in 15 bis 18 Tagen von schätzungsweise 30 000 Männchen [37].

Ein weiterer Meilenstein in der Erforschung der Aggregationspheromone war die Abklärung der Lockstoffsysteme bei einigen *Dendroctonus*-Arten. Eine Schlüsselstellung nimmt dabei die Identifizierung und Synthese von Frontalin (1,5-Dimethyl-6,8-dioxabicyclo[3.2.1]octan) ein. Dieses bicyklische Ketal ist die wichtigste Komponente bei der Aggregation mehrerer Arten, darunter bei den wirtschaftlich bedeutsamen *D. frontalis* Zimm. und *D. brevicomis* Le Conte [24].

### 4. Mechanismus der selektiven Attraktion

Die spezifische Wirkung der Populationslockstoffe hängt nicht nur von den abgegebenen chemischen Signalstoffen ab, sondern ebenso sehr von ihrer Auswertung durch den Empfänger. Die gleichen Pheromonkomponenten können zusammen mit pflanzeigenen Lockstoffen, die für die Attraktion ebenfalls von Bedeutung sind, von verschiedenen Borkenkäferarten unterschiedlich kombiniert werden. Dazu kommt noch die Fähigkeit, die optischen Eigenschaften (Links- beziehungsweise Rechtsdrehung) der Pheromone wahrzunehmen und darauf selektiv zu reagieren [49, 14, 29].

Bei *Dendroctonus frontalis* stellt man sich den Mechanismus der Attraktion wie folgt vor: Vereinzelt Weibchen finden den Brutbaum infolge Emanation pflanzeigener Lockstoffe. Sie produzieren ihrerseits das Frontalin, wodurch eine Massenbesiedlung durch Männchen und Weibchen eingeleitet wird. Bei der Bohrtätigkeit der Käfer werden Harzkanäle angeschnitten, so dass Terpene, darunter das  $\alpha$ -Pinen, entweichen können. Dieses verstärkt die Lockwirkung von Frontalin. Durch die Kombination Frontalin/ $\alpha$ -Pinen werden etwa dreimal mehr Männchen angelockt als Weibchen.

Die Männchen geben in der Folge das Verbenon (2-Pinen-4-on) ab, das auf ihre Geschlechtsgenossen abstossend wirkt. Dadurch wird das Geschlechtsverhältnis ausgeglichen. Bei Fortdauer des Massenfluges scheiden dann die Männchen das endo-Brevicomine (endo-7-Aethyl-5-methyl-6,8-dioxabicyclo [3.2.1]octan) aus. Es ist ein bicyklisches Ketal wie das Frontalin, das jedoch auf beide Geschlechter abstossend wirkt. Auf diese Weise wird eine Überbesetzung des Brutbaumes verhindert [46].

Während das endo-Brevicomine eine Ansammlung von *D. frontalis* verhindert, bildet das verwandte exo-Brevicomine zusammen mit Frontalin das Aggregationspheromon von *D. brevicomis*. Die Lockwirkung wird durch das Terpen Myrcen verstärkt [8].

Beispiele, dass Pheromonkomponenten einer Art auf eine andere Art abstossend wirken, sind bei Borkenkäfern nicht selten. So beim anfangs erwähnten *Ips paraconfusus* und bei *Ips pini*. Sie brüten in den Kaskaden an *Pinus ponderosa*. Obwohl beide die gleichen Stammpartien bevorzugen, werden sie selten nebeneinander angetroffen. Der Grund liegt darin, dass das Ipsenol, ein Bestandteil des Lockstoffes von *I. paraconfusus*, auf *I. pini* abstossend wirkt. Den gleichen Effekt hat das von *I. pini* abgegebene Linalool (3,7-Dimethyl-1,6-octadien-3-ol) auf *I. paraconfusus*. So sichert die gleichzeitige Wirkung artspezifischer Populationslockstoffe und interspezifischer Ablenkstoffe der zuerst angekommenen Art die ausschliessliche Benützung des Brutmaterials [9].

### 5. Forschung über Borkenkäfer-Pheromone in Europa

Die Erkenntnisse der Pheromonforschung an amerikanischen Borkenkäferarten wirkten sich positiv auf Untersuchungen über Populationslockstoffe europäischer Borkenkäfer aus. Als weiterer Vorteil kann der Umstand gewertet werden, dass die Forschungsgruppe, die diese Arbeiten in Europa in Angriff nahm, unter der Ägide des ehemaligen Leiters des bereits genannten Forschungsteams am Boyce Thompson Institut steht.<sup>2</sup> An den bisherigen Resultaten ist ferner auch eine Gruppe norwegischer Forscher massgebend beteiligt.<sup>3</sup> Bisher sind Aggregationspheromone von 10 Arten bekanntgeworden. Es handelt sich sowohl um Ein- wie um Mehrkomponenten-Lockstoffe. Interessant ist die Feststellung, dass sie vorwiegend aus den gleichen Verbindungen bestehen wie in den USA. Tabelle 1 vermittelt eine Übersicht.

Die Aggregationspheromone der beiden, auch auf dem nordamerikanischen Kontinent weitverbreiteten Arten, *Trypodendron (Xyloterus) lineatum*

<sup>2</sup> Prof. Dr. J. P. Vité, Universität Freiburg i. Br., BRD.

<sup>3</sup> Leitung Dr. A. Bakke, Forstl. Versuchsanstalt, Ås, Norwegen.

Tabelle 1. Aggregationspheromone europäischer Borkenkäfer

Holzart	Borkenkäfer	Populationslockstoff	Lit.
Fichte	<i>Ips typographus</i>	cis-Verbenol Methylbutenol (2-Methyl-3-buten-2-ol) Ipsdienol	[6]
	<i>Ips duplicatus</i>	Ipsdienol	[3]
	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Chalcogran (2-Aethyl-1,6-dioxaspiro [4.4]nonan)	[15]
Weisstanne	<i>Pityokteines curvidens</i>	Ipsenol	[18]
	<i>Pityokteines vorontzovi</i>	Ipsenol Ipsdienol	[17]
Föhre	<i>Ips sexdentatus</i>	Ipsdienol	[44]
	<i>Ips acuminatus</i>	Ipsenol Ipsdienol cis-Verbenol	[5]
Lärche	<i>Ips cembrae</i>	Ipsenol Ipsdienol Methylbutenol (3-Methyl-3-buten-1-ol)	[39]
Nadelholz	<i>Trypodendron (Xyloterus) lineatum</i>	Lineatin (3,3,7-Trimethyl-2,9- dioxatricyclo[3.3.1.0 <sup>4,7</sup> ] nonan)	[26, 12]
Ulme	<i>Scolytus multistriatus</i>	Multilur (4-Methyl-3-heptanol) (2,4-Dimethyl-5-äthyl- 6,8-dioxabicyclo[3.2.1] octan = Multistriatin) $\alpha$ -Cubeben	[32, 47]

und *Scolytus multistriatus*, wurden von dortigen Forschergruppen identifiziert und synthetisiert. Die Synthese des trizyklischen Ketals Lineatin (Populationslockstoff des linierten Nutzholzborkenkäfers) war besonders schwierig [43]. Von einer neuen Synthese-Methode, die kürzlich entwickelt wurde, erhofft man sich grössere Lockstoffmengen für Freilandversuche. Von den beiden optischen Isomeren ist nur das (+)-Lineatin wirksam [12].

Ipsdienol und Methylbutenol sind sowohl bei *Ips typographus* wie bei *Ips cembrae* Bestandteil der Lockstoffkombination. Bei Methylbutenol handelt es sich jedoch um unterschiedliche Isomere.

Das Dreikomponenten-Pheromon von *Ips acuminatus* ist identisch mit demjenigen von *Ips paraconfusus* in den USA. Auch die wirksamen optischen Isomere beider Arten scheinen übereinzustimmen [5].

Bei *Pityogenes chalcographus* konnte experimentell nachgewiesen werden, dass die Bildung des Aggregationspheromons hormonal gesteuert wird [16].

## 6. Der Populationslockstoff von *Ips typographus*

Bereits 1972 wurde die Präsenz von trans- und cis-Verbenol sowie von Ipsdienol im Enddarm von *Ips typographus* gaschromatographisch nachgewiesen [45]. 1975 folgte die Bestätigung der Lockwirkung dieser Substanzen im Freilandversuch [4]. Ein Jahr später gelang die Identifizierung der entscheidenden Komponente, des Methylbutenols. Dieses zeigte zusammen mit cis-Verbenol und Ipsdienol in exakten Freilandexperimenten maximale Attraktion für fliegende Weibchen und Männchen [6]. Die drei Komponenten bilden zusammen das Aggregationspheromon des Buchdruckers.

Die beiden Terpenalkohole cis-Verbenol und Ipsdienol entstehen in *typographus*-Männchen durch Oxydation von Harzterpenen. Für *Ips paraconfusus* konnte der Beweis erbracht werden, dass cis- und trans-Verbenol Oxydationsprodukte des  $\alpha$ -Pinens sind [34]. Neuerdings wurde für die gleiche Art mittels radioaktiver Markierung nachgewiesen, dass Ipsdienol und Ipsenol durch Oxydation aus dem Harzterpen Myrcen gebildet werden [19]. Vom cis-Verbenol weiss man ferner, dass bei *Ips typographus* nur das linksdrehende optische Isomer lockwirksam ist [25].

## 7. *Ips*-*typographus*-Bekämpfung mit Hilfe des Populationslockstoffes

Seit der Identifizierung und Synthese des Buchdrucker-Lockstoffes wurde seine praktische Erprobung äusserst gründlich an die Hand genommen. Alle Freilandversuche ergaben ein gemeinsames Resultat: Sie zeigten, dass mit Hilfe des synthetischen Lockstoffes, im Vergleich zur bisherigen Fangbaum-

methode, ein Vielfaches an Käfern angelockt und unschädlich gemacht werden kann. Die industrielle Herstellung des Pheromons und Formulierung durch Tränkung eines im Plastikbeutel eingeschlossenen saugfähigen Stoffes brachte in die *typographus*-Bekämpfung eine völlig neue Dimension.

Grundsätzlich stehen zwei Bekämpfungsverfahren zur Verfügung:

1. mit Fangbäumen, 2. mit Rohrfallen.

*Ad 1.* Als Fangbaum eignen sich bereits Stammstücke von etwa 3 m Länge und 15 cm Durchmesser. Sie sind nach Möglichkeit im Halbschatten auf kurze Querhölzer zu legen. Der Lockstoffbeutel wird mit einem Reissnagel in der Mitte des Stammes an der Schattenseite befestigt. Seine Wirkung hält 6 bis 8 Wochen an.

Der mit Lockstoff versehene Fangbaum kann entweder so belassen oder mit Insektizid besprüht werden. Bleibt er ohne chemische Behandlung, dann muss er genauso kontrolliert, entrindet und die Rinde samt Brut verbrannt werden wie bei der bisherigen Methode.

Wird der Fangbaum mit einem geeigneten Insektizid<sup>4</sup> behandelt, so entfällt die Entrindung. Die Käfer werden, im Gegensatz zu gleichen Fangbäumen ohne Lockstoff, ebenso stark angelockt, wie wenn kein Insektizidbelag vorhanden wäre. Beim Versuch, in die Rinde einzudringen, nehmen sie das Gift auf und gehen ein.

*Ad 2.* Rohrfallen sind Kunststoffrohre von 135 × 16 cm beziehungsweise 100 × 33 cm Grösse<sup>5</sup>, die senkrecht aufgestellt werden (Abbildung 1). Sie weisen zahlreiche kreisrunde Öffnungen auf, deren Durchmesser so bemessen ist, dass der Buchdrucker noch eindringen, der räuberische Ameisenbunkäfer jedoch nicht mehr durchschlüpfen kann. Den oberen Abschluss der Rohre bildet ein Deckel, den unteren ein Auffanggefäss oder ein weiterer Deckel, je nach Fabrikat. Der Lockstoffbeutel wird in der Falle an einem langen Faden befestigt. Die angelockten Käfer landen an der Falle, dringen durch die Öffnungen ein und fallen in das Auffanggefäss, aus dem sie nicht mehr entweichen können.

Vor- und Nachteile der einzelnen Verfahren: Der unbehandelte Fangbaum schont räuberische Insekten, wie zum Beispiel Ameisenbunkäfer, die vom Pheromon ebenfalls angelockt werden [48, 7]. Er muss aber kontrolliert sowie entrindet, und auch die Rinde muss verbrannt werden.

Der chemisch behandelte Fangbaum ist wartungsfrei. Mit frischem Insektizidbelag und Lockstoffbeutel versehen, kann er zur Bekämpfung der

<sup>4</sup> Präparate auf Chlorpyrifos- oder Endosulfan-Basis, wie (in alphabetischer Reihenfolge): Arbezol-Rundholz, Basiment 460, Endosulfanol, Melophen, Pentocid, Thiodan, Xerondo.

<sup>5</sup> Fabrikate der Firma Borregaard, Sarpsborg, Norwegen, beziehungsweise der Firma Theysohn, Langenhagen, BRD.

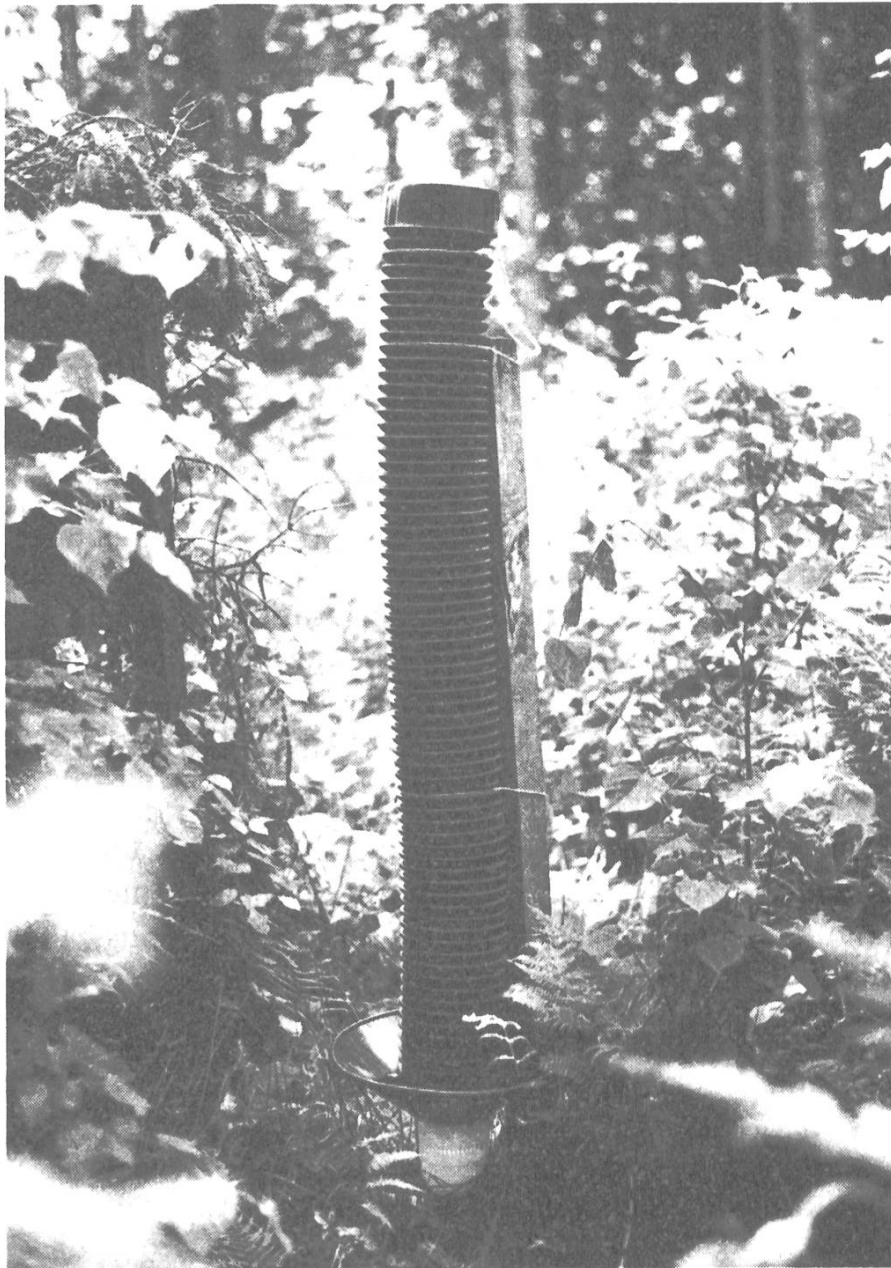


zweiten Käfergeneration weiterverwendet werden. Räuberische Insekten werden jedoch mitbetroffen.

Die Rohrfalle vernichtet Buchdrucker ohne Insektizid unter gleichzeitiger Schonung der Ameisenbuntkäfer [42]. Sie kann aber nicht in geschlossenem Bestand verwendet werden, da sonst Fichten im Umkreis von 8 m befallsgefährdet sind.

Um eine Vorstellung über die Zahl angelockter Käfer zu vermitteln, seien folgende Beispiele mitgeteilt:

An je drei mit Insektiziden und Lockstoffbeuteln versehenen Fangbäumen an zwei Standorten wurden nach 12 Flugtagen in 3 m langen Tuch-



*Abbildung 1.* Norwegische Rohrfalle in einer Lichtung.

unterlagen folgende Käferzahlen ermittelt: 18 729 sowie 16 280, je Stamm maximal 8965. Die gleiche Anzahl unbehandelter Fangbäume ohne Pheromon vermochte keinen einzigen Buchdrucker anzulocken.

In einer Rohrfalle fingen sich 300 bis 600 *typographus* pro Flugtag, was einer Gesamtzahl von etwa 10 000 für die Flugzeit der ersten Generation entspricht. Es wurde aber auch die Höchstzahl von 7800 Käfern pro Falle und Tag registriert [30].

Diesen Ergebnissen aus Deutschland können die ersten, bescheideneren Versuchszahlen aus dem Inland hinzugefügt werden:

In 4 m langen Tüchern unter drei Fangbäumen mit Insektizid und Lockstoff, die sich an drei Standorten befanden, registrierte man während der Flugzeit der ersten Generation folgende Anzahl Buchdrucker: 1616, 360 und 1663. Von drei begifteten Kontrollstämmen ohne Lockstoff wies nur einer 12 Käfer auf [20].

Eine ganz andere Dimension nahm die *typographus*-Bekämpfung in Norwegen und Schweden 1979 ein. Im Vorjahr fielen der im Gang befindlichen Massenvermehrung 5 Millionen Rottannen (Norwegen) beziehungsweise 1 Million Bäume (Schweden) zum Opfer. Um dieser Situation Herr zu werden, setzte man in Norwegen 600 000 und in Schweden 350 000 mit Pheromon geköderte Rohrfallen ein. In Norwegen wurden mit diesem Verfahren nahezu 3 Milliarden Buchdrucker gefangen, wobei die Höchstzahl pro Falle 100 000 Käfer betrug [28].

## Résumé

### La lutte contre les bostryches à l'aide de phéromones

Après une introduction sur les phéromones en général, l'article traite des phéromones d'agrégation (attractifs de population) de bostryches.

Les recherches sur les attractifs de population de bostryches furent développées aux Etats-Unis, il y a vingt ans. On se concentra sur quelques espèces d'importance économique appartenant aux genres *Ips* et *Dendroctonus*. Par la suite, ce travail de pionnier influença favorablement des recherches semblables en Europe. Les premiers résultats furent publiés en 1974.

L'identification et la synthèse du phéromone de l'*Ips typographus* furent achevées en 1976. Cet attractif est composé de Methylbutenol, cis-Verbenol et Ipsdienol. Il est déjà fabriqué par l'industrie et on l'emploie avec succès dans la lutte contre ce ravageur. Le phéromone s'évapore d'un morceau de tissu imbibé, renfermé dans un sachet en matière synthétique. Ces sachets sont placés sur des arbres-pièges ou dans des pièges spéciaux, qui attirent les bostryches.

## Literatur

- [1] Adams, M. A., Nakanishi, K., Still, W. C., Arnold, E. V., Clardy, J. and Persoons, C. J. (1979): Sex pheromone of the American cocroach: absolute configuration of periplanone-B. *J. am. chem. Soc.* 101, 9, 2495—2498
- [2] Angst, M. E. and Lanier, G. N. (1979): Electroantennogram responses of two populations of *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae) to insect-produced and host tree compounds. *J. chem. Ecol.* 5, 1, 131—140
- [3] Bakke, A. (1975): Aggregation pheromone in the bark beetle *Ips duplicatus* (Sahlberg). *Norw. J. Ent.* 22, 67—69
- [4] Bakke, A. (1976): Spruce bark beetle, *Ips typographus*: Pheromone production and field response to synthetic pheromones. *Naturwiss.* 63, 2, 92
- [5] Bakke, A. (1978): Aggregation pheromone components of the bark beetle *Ips acuminatus*. *Oikos* 31, 2, 184—188
- [6] Bakke, A., Frøyen, P. and Skattebol, L. (1977): Field response to a new pheromonal compound isolated from *Ips typographus*. *Naturwiss.* 64, 98
- [7] Bakke, A. and Kvamme, T. (1978): Kairomone response by the predators *Thanasimus formicarius* and *Thanasimus rufipes* to the synthetic pheromone of *Ips typographus*. *Norw. J. Entomol.* 25, 1, 41—43
- [8] Bedard, W. D., Wood, D. L. and Tilden, P. E. (1979): Using behavior modifying chemicals to reduce western pine beetle-caused tree mortality and protect trees. In: Current topics in forest entomology. Selected papers XVth Internat. Congr. Entomol., Washington, D. C., Aug. 76, Waters, W. E., Ed., 159—163
- [9] Birch, M. C. and Wood, D. L. (1975): Mutual inhibition of the attractant pheromone response by two species of *Ips* (Coleoptera: Scolytidae). *J. chem. Ecol.* 1, 1, 101—113
- [10] Blum, M. S. (1977): Behavioral responses of Hymenoptera to Pheromones and Allomones. In: Chemical control of insect behavior. Shorey, H. H., McKelvey, J. J. Jr., Eds., John Wiley & Sons, New York, 149—167
- [11] Borden, J. H. (1977): Behavioral responses of Coleoptera to Pheromones, Allomones and Kairomones. In: Chemical control of insect behavior. Shorey, H. H., McKelvey, J. J. Jr., Eds., John Wiley & Sons, New York, 169—198
- [12] Borden, J. H., Oehlschlager, A. C., Slessor, K. N., Chong, L. and Pierce, H. D. Jr. (1980): Field tests of isomers of Lineatin, the aggregation pheromone of *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Ent.* 112, 1, 107—109
- [13] Calabrese, E. J. and Sørensen, A. J. (1978): Dispersal and recolonization by *Myzus persicae* following aphid Alarm Pheromone exposure. *Ann. entomol. Soc. America* 71, 2, 181—182
- [14] Dickens, J. C. (1979): Electrophysiological investigations of olfaction in bark beetles. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 52, 203—216
- [15] Francke, W., Heemann, V., Gerken, B., Renwick, J. A. A. and Vité, J. P. (1977): 2-Ethyl-1,6-dioxaspiro (4.4) nonane, principal aggregation pheromone of *Pityogenes chalcographus* (L.), *Naturwiss.* 64, 590—591
- [16] Gerken, B. (1978): Juvenilhormon-Analoga. Anwendung in der Pheromonforschung unter besonderer Berücksichtigung des Pheromons des Kupferstechers *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera: Scolytidae). Hochschulverlag Stuttgart, 1—175
- [17] Haring, C. M. (1978): Aggregation pheromones of the European fir engraver beetles *Pityokteines curvidens*, *P. spinidens* and *P. vorontzovi* and the role of juvenile hormone in pheromone biosynthesis. *Z. ang. Ent.* 85, 281—317

- [18] *Harring, C.M. and Mori, K. (1977): Pityokteines curvidens* Germ. (Coleoptera: Scolytidae): Aggregation in response to optically pure ipsenol. *Z. ang. Ent.* 82, 327—329
- [19] *Hendry, L.B., Piatek, B., Browne, L.E., Wood, D.L., Byers, J.A., Fish, R.H. and Hicks, R.A. (1980):* In vivo conversion of a labelled host plant chemical to pheromones of the bark beetle *Ips paraconfusus*. *Nature* 284, 5755, 485.
- [20] *Jäggi, P. (1979):* Versuche mit Pheroprax zur Kontrolle und Bekämpfung der Borkenkäferart *Ips typographus* (Buchdrucker) 1979. Int. Bericht der Siegfried AG Zofingen, 1—11.
- [21] *Karlson, P. and Butenandt, A. (1959):* Pheromones (Ectohormones) in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 4, 39—58.
- [22] *Karlson, P. and Lüscher, M. (1959):* «Pheromones»: a new term for a class of biologically active substances. *Nature* 183, 4653, 55—56
- [23] *Kennedy, J.S. (1977):* Olfactory responses to distant plants and other odor sources. In: *Chemical control of insect behavior*. Shorey, H.H., McKelvey, J.J. Jr., Eds., John Wiley & Sons, New York, 67—91
- [24] *Kinzer, G.W., Fentiman, A.F., Page, T.G., Foltz, R.L., Vité, J.P. and Pitman, G.B. (1969):* Bark beetle attractants: Identification, synthesis and field-bioassay of a new compound isolated from *Dendroctonus*. *Nature* 221, 477—478
- [25] *Krawielitzki, S., Klimetzek, D., Bakke, A., Vité, J.P. and Mori, K. (1977):* Field and laboratory response of *Ips typographus* to optically pure pheromonal components. *Z. ang. Ent.* 83, 3, 300—302
- [26] *MacConnell, J.G., Borden, J.H., Silverstein, R.M. and Stokkink, E. (1977):* Isolation and tentative identification of lineatin, a pheromone from the frass of *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae). *J. chem. Ecol.* 3, 549—561
- [27] *McNew, G.L. (1971):* The Boyce Thompson Institute program in forest entomology that led to the discovery of pheromones in bark beetles. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 24, 13, 251—262
- [28] *Mikkelsen, D. A. (1980):* Persönl. Mitt.
- [29] *Mustaparta, H., Angst, M.E. and Lanier, G.N. (1979):* Specialization of olfactory cells to insect- and hostproduced volatiles in the bark beetle *Ips pini* (Say). *J. chem. Ecol.* 5, 1, 109—123
- [30] *Niemeyer, H. (1979):* «Zur Situation der Bekämpfung der rindenbrütenden Fichtenborkenkäfer» von Prof. Dr. W. Schwenke in AFZ 24/1979. *Allg. Forstzeitschr.* 34, 28, 762—764.
- [31] *Payne, T.L. (1971):* Electrophysiological investigations on response to pheromones in bark beetles. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 24, 13, 275—282
- [32] *Pearce, G.T., Gore, W.E., Silverstein, R.M., Peacock, J.W., Cuthbert, R.A., Lanier, G.N. and Simeone, J.B. (1975):* Chemical attractants for the smaller European elm bark beetle *Scolytus multistriatus* (Coleoptera: Scolytidae). *J. chem. Ecol.* 1, 115—124
- [33] *Renwick, J.A.A. (1971):* Chemical aspects of bark beetle aggregation. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* 24, 13, 337—341
- [34] *Renwick, J.A.A., Hughes, P.R. and Krull, I.S. (1976):* Selective production of cis- and trans-Verbenol from (—)- and (+)- $\alpha$ -Pinene by a bark beetle. *Science* 191, 4223, 199—201
- [35] *Roitberg, B.D. and Myers, J.H. (1978):* Adaptation of alarm pheromone responses of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Can. J. Zool.* 56, 1, 103—108

- [36] *Seabrook, W. D.* (1977): Insect chemosensory responses to other insects. In: Chemical control of insect behavior. Shorey, H. H., McKelvey, J. J. Jr., Eds., John Wiley & Sons, New York, 15—43
- [37] *Silverstein, R. M., Rodin, J. O. and Wood, D. L.* (1966): Sex attractants in frass produced by male *Ips confusus* in *Ponderosa Pine*. *Science* 154, 3748, 509—510
- [38] *Smith, E. S. C.* (1977): Presence of a sex attractant pheromone in *Helopeltis clavifer* (Walker) (*Heteroptera: Miridae*). *J. aust. entomol. Soc.* 16, 2, 113—116
- [39] *Stoakley, J. T., Bakke, A., Renwick, J. A. A. and Vité, J. P.* (1978): The aggregation pheromone system of the larch bark beetle, *Ips cembrae* Heer. *Z. ang. Ent.* 86, 174—177.
- [40] *Tamaki, Y.* (1977): Complexity, diversity and specificity of behavior-modifying chemicals in *Lepidoptera* and *Diptera*. In: Chemical control of insect behavior. Shorey, H. H., McKelvey, J. J. Jr., Eds., John Wiley & Sons, New York, 253—285
- [41] *Tremblay, E. e Rotundo, G.* (1978): La specificità feromonica quale meccanismo di isolamento riproduttivo in alcune cocciniglie (*Homoptera, Coccoidea*). *Atti XI Congr. naz. ital. Entomol.*, 135—138
- [42] *Vité, J. P.* (1979): Die Wirkung von Borkenkäfer-Lockstoffen. *Holz-Zentralbl.* 105, 56, 809—810
- [43] *Vité, J. P.* (1979): Mit Lockstoff-Fallen gegen Nutzholzborkenkäfer. *Holz-Zentralbl.* 105, 105, 1507—1509
- [44] *Vité, J. P., Bakke, A. und Hughes, P. R.* (1974): Ein Populationslockstoff des zwölfzähligen Kiefernborkeäfers *Ips sexdentatus*. *Naturwiss.* 61, 365—366
- [45] *Vité, J. P., Bakke, A. and Renwick, J. A. A.* (1972): Pheromones in *Ips* (*Coleoptera: Scolytidae*): Occurrence and production. *Can. Ent.* 104, 12, 1967—1975
- [46] *Vité, J. P. and Francke, W.* (1976): The Aggregation Pheromones of bark beetles: progress and problems. *Naturwiss.* 63, 550—555
- [47] *Vité, J. P., Lühl, R. und Gerken, B.* (1976): Ulmensplintkäfer: Anlockversuche mit synthetischen Pheromonen im Oberrheintal. *Z. Pfl'krkh. Pfl'schutz* 83, 166—171
- [48] *Vité, J. P. and Williamson, D. L.* (1970): *Thanasimus dubius*: Prey perception. *J. Insect Physiol.* 16, 233—239
- [49] *Wood, D. L., Browne, L. E., Ewing, B., Lindahl, K., Bedard, W. D., Tilden, P. E., Mori, K., Pitman, G. B. and Hughes, P. R.* (1976): Western Pine beetle: Specificity among enantiomers of male and female components of an attractant pheromone. *Science* 192, 4242, 896—898