

Höhere Temperaturen ermöglichen Buchdrucker-Brutanlagen auch im Herbst

MARTIN SCHEBECK¹, SVEN HOFMANN^{1,2,+}, MARKUS KAUTZ^{2,+}

¹ BOKU University, Department für Ökosystemmanagement, Klima und Biodiversität, Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz, Peter-Jordan-Straße 82/I, 1190 Wien, Österreich

² Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA), Abteilung Waldschutz, Wonnhaldestraße 4, 79100 Freiburg im Breisgau, Deutschland

✉ Martin Schebeck: martin.schebeck@boku.ac.at

+ gleichwertiger Beitrag zur Publikation

Forstschutz Aktuell 71 (2025): 4 – 8

KURZFASSUNG

Der Buchdrucker, *Ips typographus*, prägt als adulter Käfer eine Ruhephase (reproduktive Diapause) aus, um das Mortalitätsrisiko während kalter Bedingungen im Winter zu senken. Die Diapause erhöht nicht nur die Überlebenswahrscheinlichkeit während des Winters, sondern beeinflusst auch die Schwärmaktivität und die Brutanlage, zwei wichtige Faktoren, die das Schadpotential des Buchdruckers bestimmen. Die (fakultative) Diapause wird von Umweltsignalen ausgelöst, die den kommenden Winter ankündigen. Der primäre diapauseauslösende Faktor ist die ab Mitte August kürzer werdende Tageslichtlänge (Photoperiode), welche jedoch von warmen Temperaturen modifiziert werden kann. Hier werden die Ergebnisse von Labor- und Freilanduntersuchungen präsentiert, in denen der Einfluss von warmen Temperaturen während des Spätsommers und Herbstes auf die Auslösung der Diapause untersucht wurde. Unsere Erkenntnisse zeigen, dass wärmere Spätsommer- und Herbsttemperaturen zu einer Verschiebung des Diapausebeginns führen, d.h., zu Schwärmaktivität, Besiedlung und Brutanlagen bis in den Herbst hinein. Dies hat nicht nur Auswirkungen auf die Länge der Schwärm- und Fortpflanzungsperiode und damit die jährliche Generationenentwicklung des Buchdruckers, sondern bringt auch neue Herausforderungen für das Management mit sich. So müssen Kontrollen von besiedelten Bäumen und geeignetem Brutholz oder die Überwachung der Schwärmaktivität mittels Pheromonfallen bis in den Herbst fortgesetzt werden, sodass eine effektive Regulation von Buchdrucker-Populationen erfolgen kann.

SCHLÜSSELWORTE

Diapause, Überwinterung, Borkenkäfer, Phänologie, Saisonalität, Management

ABSTRACT

Higher temperatures facilitate brood establishment by the spruce bark beetle *Ips typographus* in fall

The spruce bark beetle *Ips typographus* expresses a reproductive diapause in the adult stage, to avoid cold-related winter mortality. In addition to higher survival chances during overwintering, diapause affects flight activity and brood establishment, two important factors explaining the beetle's potential to damage forests. The (facultative) diapause is induced by environmental signals that portend the upcoming winter. The primary diapause-inducing factor is short daylength (photoperiod; starting from mid-August), which can be modified by warm temperatures. Here, we present the results of laboratory and field experiments where we studied the effects of high temperatures on diapause induction in late summer and fall. Our findings show that warm conditions during late summer and fall lead to a delayed start of diapause, facilitating flight, host colonization and brood establishment until fall. This affects the length of the favorable season for flight and reproduction as well as the number of *I. typographus* generations per year, which ultimately poses challenges for forest management. Thus, both the control of colonized trees and suitable breeding material as well as the monitoring of beetle flight activity (using pheromone traps) have to be continued until fall, in order to facilitate an effective management of *I. typographus* populations.

KEYWORDS

Diapause, overwintering, bark beetle, phenology, seasonality, management

Die Diapause des Buchdruckers

Der Lebenszyklus des Buchdruckers, *Ips typographus*, wird von einer Vielzahl von biotischen und abiotischen Umweltfaktoren beeinflusst. Unter den abiotischen Parametern ist die Umgebungstemperatur am wichtigsten, da sie maßgeblich die Geschwindigkeit der Individualentwicklung vom Ei bis zum adulten Käfer, die Fortpflanzung und das Überleben steuert (Annala 1969, Wermelinger und Seifert 1998, Wermelinger und Seifert 1999, Schopf und Kritsch 2010, Hofmann et al. 2024). Darüber hinaus wird der Lebenszyklus des Buchdruckers von einer speziellen Ruhephase, der sogenannten Diapause, reguliert. Diese dient dazu, das zeitlich-räumliche Auftreten zu steuern und die Überlebenswahrscheinlichkeit während ungünstiger Phasen zu erhöhen (Schopf 1985, Schopf 1989, Doležal und Sehnal 2007, Schebeck et al. 2017, Schebeck et al. 2022, Hofmann et al. 2025a). Viele Insekten der nördlichen Hemisphäre prägen eine Diapause als Anpassung gegenüber widrigen Winterbedingungen aus. Diese Diapause ist durch einen Stopp (bzw. eine starke Herabsetzung) der Entwicklung und Fortpflanzung, eine Verringerung der Stoffwechselrate, geringere Aktivität (z.B. Schwärmen), gefüllte Energiespeicher und erhöhte Widerstandskraft gegenüber widrigen Umweltfaktoren (z.B. kalte Temperaturen) charakterisiert (Košťál 2006, Schebeck et al. 2024). Somit wirkt sich die Diapause nicht nur auf das Überleben von Insekten aus, sondern spielt auch eine zentrale Rolle für das Fortpflanzungspotential, die Dauer des Lebenszyklus und die Anzahl an jährlichen Generationen (Voltinismus) – Parameter, die entscheidend das Schadpotential von Forstinsekten, wie des Buchdruckers, beeinflussen (Schebeck et al. 2024).

Tageslichtlänge und Temperatur bestimmen den Diapausebeginn

Adulte Buchdrucker stellen während der reproduktiven Diapause ihre Entwicklung, Fortpflanzung und Schwärmaktivität ein, sind widerstandsfähiger gegenüber kalten Temperaturen und suchen geeignete Überwinterungsorte auf (Annala 1969, Schopf 1985, Schopf 1989, Doležal und Sehnal 2007, Dworschak et al. 2014, Schebeck et al. 2017, Schebeck et al. 2022, Hofmann et al. 2025a). In Mitteleuropa tritt vorwiegend eine fakultative Diapause auf, die von externen Umweltfaktoren gesteuert wird (Doležal und Sehnal 2007, Schebeck et al. 2022, Hofmann et al. 2025a). Der Buchdrucker nutzt Umweltsignale, die Anzeichen für den bevorstehenden Winter sind, um sich rechtzeitig auf diese ungünstige Jahreszeit vorzubereiten. Das primäre Signal, das die fakultative Diapause auslöst, ist die Tageslichtlänge (Photoperiode): Werden gewisse Tageslichtlängen (in Mitteleuropa unterhalb von ca. 14,5 Stunden, d.h., ungefähr Mitte August) unterschritten, wird die Diapause ausgelöst, und der Buchdrucker tritt in die Ruhephase als Vorbereitung auf den bevorstehenden Winter ein (Doležal und Sehnal 2007).

Erste Laborversuche von Doležal und Sehnal (2007) zeigten, dass konstante Temperaturen von mindestens 23 °C die Auslösung der fakultativen Diapause bei kurzen Tageslichtlän-

gen verhindern. Diese Ergebnisse ließen vermuten, dass durch klimawandelbedingte höhere Temperaturen im Spätsommer und Herbst, wenn der diapauseauslösende Tageslichtlängen-Schwellenwert schon unterschritten wurde, günstige Bedingungen für den Buchdrucker entstehen könnten, die ein längeres Zeitfenster für Schwärmen, Fortpflanzung und Entwicklung ermöglichen. Dies würde eine Zunahme der jährlichen Generationen erlauben. Somit würde der Klimawandel einen weiteren Teil des Lebenszyklus des Buchdruckers beeinflussen und (zusammen mit einer schnelleren Entwicklung oder einer erhöhten Anfälligkeit von Fichten) zu einem höheren Schadpotential beitragen.

Höhere Spätsommer- und Herbsttemperaturen verschieben den Diapausebeginn

Im Rahmen mehrjähriger Forschungsprojekte wurde der Einfluss von hohen Temperaturen während des Spätsommers und Herbstes auf den Eintritt in die Diapause unter Labor- und Freilandbedingungen untersucht. Im Labor wurden Buchdrucker in Stämmen unter kontrollierten Photoperioden und Temperaturen in Klimaschränken gezüchtet. Tageslichtlängen, die im Freiland zwischen August und Oktober auftreten, wurden mit konstanten und fluktuierenden Temperaturen der wärmsten August-, September- und Oktoberbedingungen des langjährigen Durchschnitts kombiniert. Die Ausprägung der Diapause wurde anhand der Fortpflanzungsfähigkeit der Käfer bestimmt. Hierfür wurden weibliche Käfer unter dem Mikroskop seziert und der Reifegrad der Ovarien beurteilt (Abbildung 1): Befinden sich reife, ablagebereite Eier in den Ovarien, ist das Insekt geschlechtsreif und somit keine Diapause ausgeprägt (Schebeck et al. 2022).

Die Ergebnisse des Laborexperiments zeigten, dass sowohl bei konstanten als auch fluktuierenden warmen Temperaturen (Maximaltemperaturen > 22 °C) selbst bei kurzen Tageslichtlängen (< 11 Stunden) teilweise keine Diapause ausgeprägt wird. Das bedeutet, dass der diapauseauslösende Effekt der Photoperiode unter warmen Bedingungen in Teilen der untersuchten Käfer nicht wirksam ist. Diese Ergebnisse bestätigen frühere Beobachtungen (Doležal und Sehnal 2007) und zeigen die Bedeutung von zukünftig wärmer werdenden Bedingungen im Spätsommer und Herbst für das Entwicklungs-, Schwärm- und Fortpflanzungspotential des Buchdruckers.

In einem Freilandexperiment wurden die Schwärmaktivität, das Besiedlungs- und das Fortpflanzungspotential (Brutanlage) des Buchdruckers entlang eines Seehöhengradienten erhoben und mit der Tageslichtlänge und der Lufttemperatur in Beziehung gesetzt (Hofmann et al. 2025a). Die Schwärmaktivität wurde anhand von Pheromonfallen, das Besiedlungs- und Fortpflanzungspotential anhand von Befall und Anlage von Brutsystemen in Fichtenstämmen ermittelt.

Es zeigte sich, dass sowohl die Schwärmaktivität als auch die Besiedlung von Stämmen und die Brutanlage im Spätsommer und Herbst von warmen Temperaturen abhängen (Hofmann et al. 2025a). Bei Tageslichtlängen zwischen 15 und 13 Stunden (d.h. im August) sinken Schwärm- und Brutaktivität,

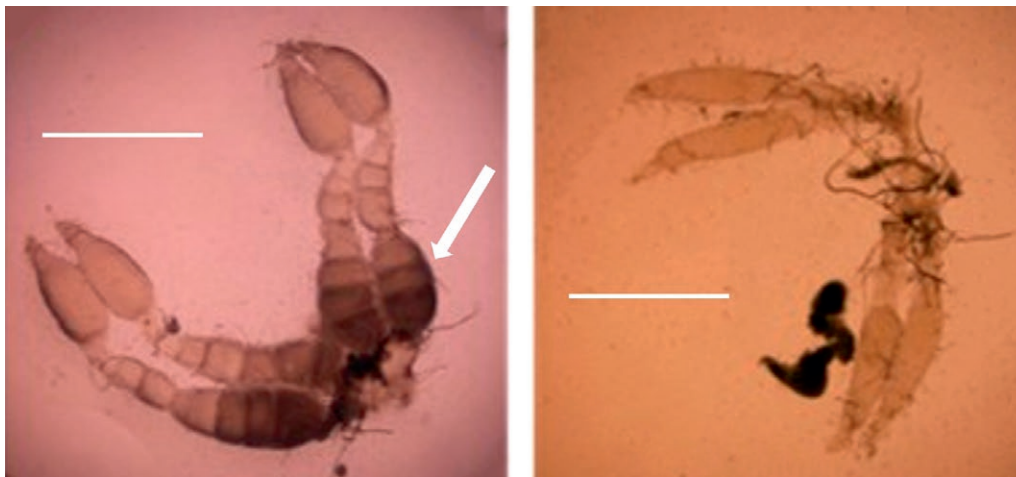


ABBILDUNG 1: Gonaden von weiblichen Buchdruckern. Links: Gonaden mit reifen, ablagebereiten Eiern (weißer Pfeil; keine Diapause ausgeprägt). Rechts: Gonaden ohne reife Eier (Diapause ausgeprägt). Maßstab: 1 mm.

FIGURE 1: Gonads of female *Ips typographus*. Left: Gonads with mature eggs (white arrow; non-diapausing). Right: Gonads without mature eggs (diapausing). Scale: 1 mm.

fallen bei weiter sinkenden Tageslichtlängen aber nicht weiter ab (Abbildung 2). Folglich ist eine Schwärm- und Fortpflanzungsaktivität bis Oktober (trotz kurzer Tageslichtlängen) in Teilen von Populationen möglich, wenn Maximaltemperaturen von mindestens 22–25 °C erreicht werden. Dabei sind höhere Temperaturen für die Aktivität nötig, je weiter das Jahr fortgeschritten ist (Kautz et al. 2024, Hofmann et al. 2025a). Darüber hinaus hatten Käfer bei Tageslichtlängen unter 13 Stunden weniger Nachkommen, verglichen mit Käfern im Sommer (Hofmann et al. 2025a).

Die Diapause wird durch kalte Temperaturen im Hochwinter wieder beendet (Doležal und Sehna 2007, Schebeck et al. 2022). Danach bleibt der Buchdrucker noch in einer winterlichen Ruhephase (Quieszenz), die aber sofort beendet werden kann, sobald wiederum günstige Bedingungen für das Schwärmen auftreten. In einem Laborexperiment fanden Hofmann et al. (2025b) heraus, dass der Start der Schwärm- und Fortpflanzungsaktivität im Frühling rein von der Temperatur, nicht jedoch von der Tageslichtlänge abhängt. Durchschnittlich war die Hälfte der Käfer bei circa 220 Gradtagen (Summe der täglichen Maximaltemperaturen über 8,3 °C) geschlechtsreif und ausgeflogen. Unter höheren Maximaltemperaturen reichten bereits weniger Gradtage aus, wohingegen bei Maximaltemperaturen unter 20 °C kein signifikanter Ausflug zu beobachten war. Der temperaturbedingt zunehmend frühere Start trägt somit ebenso zu einer Verlängerung der gesamten Käfersaison bei.

Resümee

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass die Ruhephase des Buchdruckers im Winter einer komplexen Interaktion zwischen verschiedenen Umweltfaktoren unterliegt. Sowohl der Beginn der Diapause als auch deren Beendigung sind stark von der Temperatur beeinflusst (obwohl ersterer primär von der Tageslichtlänge reguliert wird). Somit wirken klimawandelbe-

dingte Umweltveränderungen nicht nur während der Vegetationszeit (schnellere Entwicklung, höhere Nachkommenschaft, gesteigerte jährliche Generationenanzahl), sondern auch hinsichtlich der Anpassungen an kalte Winterbedingungen. Durch die temperaturbedingte Verzögerung des Diapausebeginns unter warmen Spätsommer- und Herbstbedingungen sowie den temperaturregulierten Start der Schwärmphasen im Frühling kann sich die Aktivitäts- und Fortpflanzungsperiode für den Buchdrucker verlängern. Somit kann sich auch die potentielle Anzahl der jährlichen Generationen erhöhen. Durch das hohe Fortpflanzungspotential trägt die längere Aktivität zu einem gesteigerten Populationswachstum bei. Wichtig ist jedoch, dass sich die Buchdrucker vor dem Winter bis in das adulte Jungkäfer-Stadium entwickeln, um tiefe Temperaturen überleben zu können (Schopf und Kritsch 2010). Somit ist davon auszugehen, dass der Buchdrucker in weiten Teilen Europas von klimawandelbedingten Temperaturanstiegen weiter profitieren wird, sofern die Optimaltemperaturen für die Entwicklung bzw. die oberen Letaltemperaturen nicht überschritten werden (Wermelinger und Seifert 1998, Hofmann et al. 2024). In Kombination mit einer Zunahme von Extremwetterereignissen, die eine Schwächung von Fichten hervorrufen, wird der Druck auf heimische Wälder durch Borkenkäferstörungen weiter zunehmen.

Relevanz der Ergebnisse für die forstliche Praxis

Unsere Erkenntnisse tragen nicht nur wesentlich dazu bei, die Biologie und Ökologie eines weit verbreiteten Insekts in europäischen Wäldern besser zu verstehen, sondern sind auch relevant, um Forstschutzmaßnahmen zu verbessern und somit zu einer nachhaltigen und effizienten Waldbewirtschaftung beizutragen. Im Speziellen helfen die Ergebnisse dabei, zeitkritische Managementmaßnahmen zu steuern sowie Modelle zur Abschätzung von Käferphänologie und Befallsrisiko anpassen zu können.

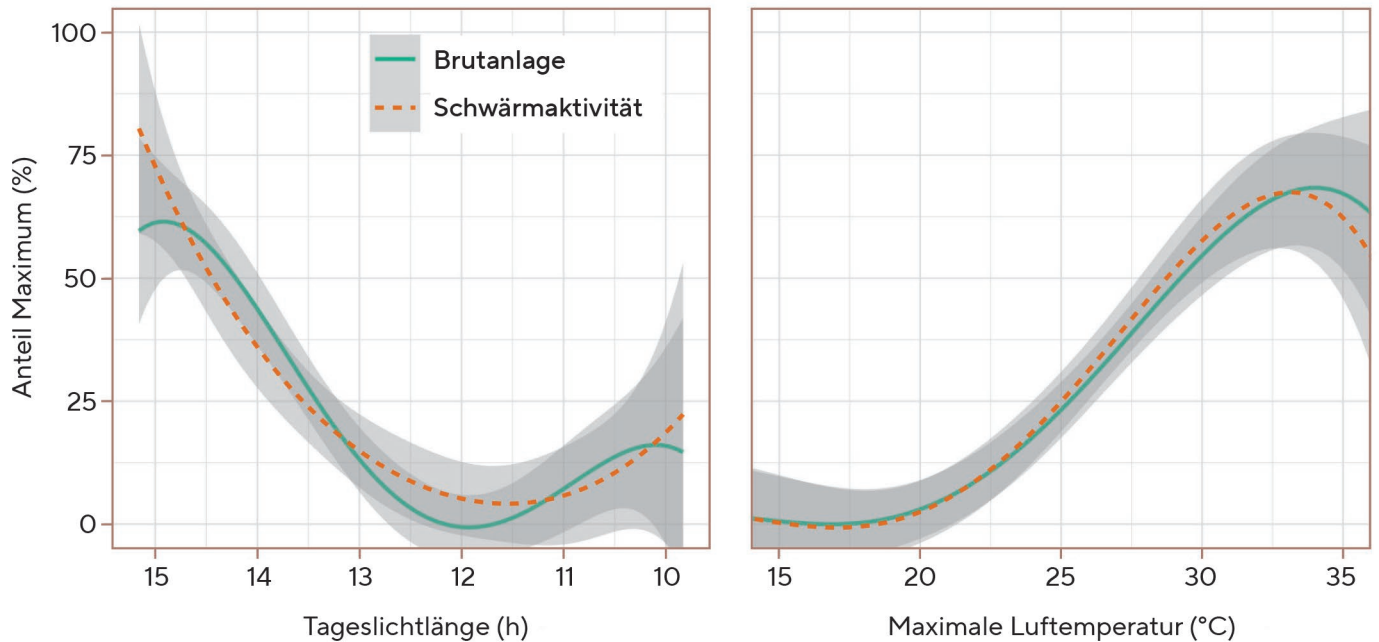


ABBILDUNG 2: Effekt der Tageslichtlänge (in Stunden, zwischen August und Oktober, links) und der maximalen Lufttemperatur (in °C, rechts) auf die Schwärmaktivität (Pheromonfallenfänge) und die Brutanlage (Anzahl Nachkommenschaft) des Buchdruckers; alle Werte beziehen sich auf das Maximum, welches während der gesamten Saison am entsprechenden Standort gemessen wurde (adaptiert nach Hofmann et al. 2025a).

FIGURE 2: Effect of daylength (in hours; from August to October, left) and maximum air temperatures (in °C, right) on flight activity (pheromone trap catches) and brood establishment (offspring numbers) of *Ips typographus*; shown are relative values in relation to the maximum observed value of the entire season at respective locations (modified after Hofmann et al. 2025a).

Ein zentraler Aspekt im Management des Buchdruckers ist die rechtzeitige Entfernung oder Zerstörung von geeignetem Brutmaterial bzw. von bereits besiedelten Bäumen, bevor die fertig entwickelten Käfer den Brutbaum verlassen, um eine neue Generation anzulegen. Durch die potentielle Ausdehnung des günstigen Zeitfensters für Schwärmaktivität und Fortpflanzung ist es essentiell, dass die Kontrolle von befallstauglichen Bäumen bis in den Herbst erfolgt und auch bereits zeitiger im Frühling durchgeführt wird, sodass rechtzeitig Maßnahmen eingeleitet werden können. Des Weiteren ist die Überwachung des Käferfluges mittels Pheromonfallen während einer längeren Periode notwendig. Einen guten Überblick über sämtliche Buchdrucker-relevante Managementmaßnahmen im Winterhalbjahr bietet u.a. Kautz et al. (2024).

Darüber hinaus können die neu gewonnenen Erkenntnisse dazu verwendet werden, Phänologiemodelle für den Buchdrucker anzupassen, um somit Prognosen zum Beginn und Ende der Brutanlagen, der Entwicklung und der jährlichen Generationenanzahl zu verfeinern. So repräsentiert das Modell PHENIPS-Clim, welches eine Weiterentwicklung von PHENIPS (Baier et al. 2007) darstellt, die in Hofmann et al. (2025a) ermittelte Funktion zum Diapausebeginn. Damit ist es erstmals in der Lage, auch späte Brutanlagen abzubilden (Jentschke 2025, Kautz et al. 2025). Phänologiemodelle können nicht zuletzt ein wichtiger Bestandteil von dynamischen Risikoabschätzsystemen sein und somit der Forstpraxis Echtzeitinfor-

mationen bereitstellen, um die Entscheidungsfindung, Logistik und Ressourcenpriorisierung im Borkenkäfermanagement zu unterstützen (Kautz et al. 2025).

Danksagung

Unsere Forschung wurde durch das österreichische Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Regionen und Wasserwirtschaft (Waldfonds-Projekt „IpsEMAN“, Projektnummer: 101687) und das deutsche Landesministerium für Ernährung, Ländlichen Raum und Verbraucherschutz Baden-Württemberg finanziell unterstützt. Wir danken Bernhard Budin für die Durchführung von Experimenten und die Bereitstellung von Bildern von Gonaden.

Literaturverzeichnis

- Annala, E., 1969: Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Annales Zoologici Fennici*, 6(2), 161-208.
- Baier, P., Pennerstorfer, J., Schopf, A., 2007: PHENIPS—A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *Forest Ecology and Management*, 249(3), 171-186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.020>
- Doležal, P., Sehnal, F., 2007: Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology*, 131(3), 165-173. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01123.x>
- Dworschak, K., Meyer, D., Gruppe, A., Schopf, R., 2014: Choice or constraint: plasticity in overwintering sites of the European spruce bark beetle. *Forest Ecology and Management*, 328, 20-25. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.012>
- Hofmann, S., Schebeck, M., Kautz, M., 2024: Diurnal temperature fluctuations improve predictions of developmental rates in the spruce bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Pest Science*, 97, 1839-1852. <https://doi.org/10.1007/s10340-024-01758-1>
- Hofmann, S., Kautz, M., Schebeck, M., 2025a: High plasticity in diapause responses benefits bark beetles in a changing climate. *Ecological Entomology*, 50(1), 62-73. <https://doi.org/10.1111/een.13378>
- Hofmann, S., Schebeck, M., Kautz, M., 2025b: Increasing spring temperatures advance post-diapause swarming and prolong the reproductive period in the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology*, 149(5), 725-736. <https://doi.org/10.1111/jen.13404>
- Jentschke, J., 2025: barrks: Calculate bark beetle phenology using different models. R-package version 1.1.1. <https://cran.r-project.org/web/packages/barrks/index.html>
- Kautz, M., Hofmann, S., Wonsack, D., 2024: Überwinterung des Buchdruckers: Biologie und Managementempfehlungen. FVA Waldschutz-Info 02/2024, 8 S. https://www.fva-bw.de/fileadmin/publikationen/wsinfo/2024/wsinfo_2024_02.pdf
- Kautz, M., Jentschke, J., Hofmann, S., 2025: PHENIPS-Clim und IpsRisk: Neue Modelle zur Borkenkäfer-Risikoabschätzung. FVA Waldschutz-Info 02/2025, 9 S. https://www.fva-bw.de/fileadmin/publikationen/wsinfo/2025/wsinfo_2025_02.pdf
- Košťál, V., 2006: Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52(2), 113-127. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.09.008>
- Schebeck, M., Dobart, N., Ragland, G.J., Schopf, A., Stauffer, C., 2022: Facultative and obligate diapause phenotypes in populations of the European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Pest Science*, 95, 889-899. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01416-w>
- Schebeck, M., Hansen, E.M., Schopf, A., Ragland, G.J., Stauffer, C., Bentz, B.J., 2017: Diapause and overwintering of two spruce bark beetle species. *Physiological Entomology*, 42(3), 200-210. <https://doi.org/10.1111/phen.12200>
- Schebeck, M., Lehmann, P., Laparie, M., Bentz, B.J., Ragland, G.J., Battisti, A., Hahn, D.A., 2024: Seasonality of forest insects: why diapause matters. *Trends in Ecology & Evolution*, 39(8), 757-770. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.04.010>
- Schopf, A., 1985: Zum Einfluß der Photoperiode auf die Entwicklung und Kälteresistenz des Buchdruckers, *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 58, 73-75. <https://doi.org/10.1007/BF01903228>
- Schopf, A., 1989: Die Wirkung der Photoperiode auf die Induktion der Imaginaldiapause von *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 107, 275-288. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1989.tb00257.x>
- Schopf, A., Kritsch, P., 2010: Kältehärtung und Überwinterung des Buchdruckers. *Forstschutz Aktuell*, 50, 11-16.
- Wermelinger, B., Seifert, M., 1998: Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 122, 185-191. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01482.x>
- Wermelinger, B., Seifert, M., 1999: Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecological Entomology*, 24(1), 103-110. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00175.x>