

EFECTOS DE LA DEPREDACIÓN POR ADULTOS Y POR LARVAS DE *TEMNOCHILA COERULEA* Y SOBRE LA REPRODUCCIÓN DEL ESCOLÍTIDO DE LOS PINOS *IPS SEXDENTATUS*

Juan A. Pajares Alonso¹, Isabel Hidalgo Tomé¹, Valentín Pando Fernández¹, Julio J. Díez Casero¹ y Gema Pérez Escolar²

¹Departamento de Producción Vegetal y Silvopascicultura. ETSIIAA. Universidad de Valladolid. Avda de Madrid 57. 34004-PALENCIA (España). Correo electrónico: jpajares@pvs.uva.es

²Centro de Sanidad Forestal de Calabazanos. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Castilla y León. Polígono de Villamuriel s/n. 34190-VILLAMURIEL DE CERRATO (Palencia, España). Correo electrónico: sanidad.forestal@jcy.es

Resumen

Se estudió en laboratorio el impacto de sus dos principales enemigos, el trogosítido *Temnochila coerulea* y del clérido *Thanasimus formicarius* en sobre la colonización del material hospedante y sobre la producción de la progenie. Como los adultos de ambas especies depredan sobre los escolítidos adultos y sus larvas sobre las larvas presa, se trató de comparar el impacto de cada una de estas clases de depredación por separado. También se evaluó el efecto de cada depredador por separado o actuando conjuntamente. Los depredadores y los escolítidos se introdujeron en bolsas de algodón junto con trozas de pino frescas y se dejaron interaccionar. Se registró la emergencia de la nueva generación y al final se descortezaron las trozas para determinar los parámetros e colonización. La depredación de los adultos de ambas especies redujo significativamente la colonización de los machos y de las hembras del escolítido. La interacción de ambas especies resultó aditiva. El sex ratio, la longitud de las galerías maternas por hembra o por sistema no fueron afectados por la depredación. La progenie disminuyó debido a los depredadores, si bien no se encontraron diferencias entre la acción de las larvas solas y la acción total de los depredadores. La progenie.dm² de floema fue similar en ambas densidades, pero se redujo a más de la mitad por *T. coerulea* y a una cuarta parte por *T. formicarius*. La progenie por hembra colonizadora resultó densonegativa y descendió por acción de ambos depredadores. Similarmente, la progenie por macho bajó a la mitad por *T. coerulea* y menos reducida por *T. formicarius*. Tanto la tasa per cápita de éxito reproductivo como la tasa neta de reposición resultaron densodependientes y fueron afectadas negativamente por ambos depredadores, mucho más por *T. coerulea*. La depredación múltiple entre ambos depredadores mostró evidencias de interacción negativa entre ambos en tres de los cuatro casos estudiados.

Palabras clave: *Scolytidae*, *Cleridae*, *Trogositidae*, *Enemigos naturales*, *Depredación endofítica y exofítica*

INTRODUCCIÓN

El barrenillo de los pinos *Ips sexdentatus* Boern. (Col. Scolytidae) constituye la plaga de perforadores de coníferas más severa en gran parte de la Península Ibérica. Su dinámica poblacional está gobernada por brotes eruptivos generados al superarse el umbral de ataque epidémico cuando existe abundancia de material hospedante, frecuentemente debido a incendios, aprovechamientos forestales inadecuados u otras alteraciones ambientales (estrés hídrico, vendavales). Tradicionalmente se ha considerado que la dinámica poblacional de los escolítidos semiagresivos estaba principalmente regulada por retroalimentaciones densodependientes actuando a través de la competición larvaria por el alimento, a la vez que se consideraba que el efecto ejercido por los enemigos naturales de los escolítidos era poco relevante. Estudios más recientes, sin embargo, han revelado en la actualidad que los enemigos naturales pueden desempeñar un papel clave en la regulación de las poblaciones de escolítidos (SCHROEDER, 1997; TURCHIN et al., 1999; WESLIEN & SCHROEDER, 1999; REEVE & TURCHIN, 2002; AUKEMA et al., 2004). La fauna de enemigos naturales de *I. sexdentatus* es relativamente conocida en algunas listas de especies (KENIS et al., 2004 y referencias incluidas), pero el efecto causado por ellos sobre las poblaciones de sus presas apenas ha comenzado a ser estudiado (véase PÉREZ et al., 2008).

En el presente trabajo se pretendió evaluar el impacto de dos enemigos naturales, el clérido *Thanasimus formicarius* y el trogosítido *Temnochila coerulea* en la dinámica poblacional de *Ips sexdentatus*. Estas especies son especialistas de habitat y sus adultos depredan sobre los escolítidos adultos, mientras que sus larvas se alimentan subcorticalmente de las larvas del barrenillo. Para ello se trató de:

1. Comparar los efectos relativos de la depredación causada por cada una de las especies (*T. formicarius* y *T. coerulea*), tanto exofítica (por adultos) como endofítica (por larvas) para dos densidades de *I. sexdentatus* bajo condiciones controladas
2. Comparar el efecto de la depredación causada conjuntamente por ambas especies (*T.*

formicarius y *T. coerulea*) con el de cada especie individual, para conocer si existen efectos emergentes positivos o negativos en la interacción entre ambos depredadores.

MATERIAL Y MÉTODOS

Material hospedante: se obtuvieron trozas de pino negral o resinero (*Pinus pinaster*) de árboles apeados a fines de invierno, de 60 cm de longitud y 20 y 25 cm. de diámetro (27 dm² de floema) que se sellaron con parafina de sus extremos y se conservaron a 4°C hasta su uso.

Presas: se utilizaron adultos de *I. sexdentatus* emergentes en laboratorio, obtenidos diariamente de trozas colonizadas en campo, que, tras ser sexados mediante escucha de la estridulación y observando las diferencias en el 4° diente del declive elitral (GIL Y PAJARES, 1986), fueron conservados a 6°C durante un periodo inferior a 5 días.

Depredadores: se usaron adultos de *T. formicarius* y *T. coerulea*, capturados en trampas cebadas con feromona de *I. sexdentatus* (SEDQ, SL). En el sexado de *T. formicarius* se usaron las diferencias en la estructura del 5° esternito abdominal (SCHROEDER, 1999) y el de *T. coerulea* se basó en la presencia un cepillo de cerdas amarillentas detrás de los palpos maxilares (ÁLVAREZ, 2006). Los depredadores se conservaron a 6°C y fueron alimentados para evitar su desvigoramiento.

Arena experimental: cada troza a colonizar se introdujo en una bolsa rectangular (100x40 cm) de fuerte tela de algodón, con un bote de emergencia en un extremo y cerrado el otro con una cuerda una vez introducida por él la troza. Las bolsas se mantuvieron en condiciones de laboratorio.

Tratamientos: se ensayaron dos densidades de colonización de *I. sexdentatus*, baja (0,8 adultos.dm⁻²; 20 adultos.troza⁻¹) y alta (2 adultos.dm⁻²; 50 adultos.troza⁻¹), con una razón sexual de (1:4). Tanto *T. formicarius* como *T. coerulea* se estudiaron en una única densidad, 0,24 adultos.dm⁻² (6 individuos.troza⁻¹) con una razón sexual de (1:1).

Para cada una de ambas densidades de presas, se estudió el efecto de de ambos depredadores actuando solos y conjuntamente. Además, en

cada caso, se estudiaron independientemente los efectos de la depredación total (por adultos y por larvas) de la depredación sólo larvaria. El experimento consistió pues en una combinación factorial de 2 densidades de presa (alta y baja) x 4 “especies” depredadoras (*T. coerulea*, *T. formicarius*, ambas y ninguna o control)x2 clases de depredación (larvaria y total), es decir un total de 16 tratamientos, cada uno replicado 3 veces (total 48 trozas).

Procedimiento experimental: para el efecto de la depredación total, presas y depredadores se introdujeron simultáneamente durante dos días en la bolsa junto con la troza a colonizar, mientras que para el efecto de la depredación larvaria sola, los depredadores se introdujeron tres días más tarde, una vez que los escolítidos, ya habían penetrado dentro de la troza. Presas y enemigos interaccionaron en las bolsas 35 a 40 días, luego las bolsas se vaciaron y se contaron los escolítidos muertos (comidos y que no habían colonizado), y los depredadores vivos y muertos. Las trozas volvieron a introducirse en las bolsas, y se dejaron evolucionar hasta la emergencia de la progenie, contabilizándose los *Ips* (adultos) y los depredadores (larvas y adultos) emergentes cada 3 ó 4 días. Completada la emergencia, las trozas fueron retiradas y se contó el contenido de las bolsas (emergentes que no llegaron a los botes). Las trozas fueron cuidadosamente descortezadas, registrándose la superficie del floema de la troza, el nº de escolítidos o de depredadores vivos o muertos en el interior de las trozas, el nº de sistemas o harenes y el nº y longitud de las galerías maternas en cada sistema.

Análisis estadístico: las variables relativas a la colonización (nº de hembras, de machos y total de colonizadores, sex-ratio, longitud media de la galería materna por cada hembra y asociadas a cada sistema), y las variables relativas a la producción de progenie (progenie por dm² de floema, por cada hembra colonizadora, cada sistema (harén), por cada cm. de galería materna, tasa per cápita de éxito reproductivo y tasa neta de reposición) cumplieron la condición de normalidad (Shapiro-Wilk, $p > 0.05$) y fueron sometidas sin transformar a un ANOVA mediante un modelo mixto lineal. Las medias se compararon con contrastes individuales ($\alpha = 0.05$) (SAS 9.1).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efectos de la depredación sobre la colonización del material hospedante Número de colonizadores

Los depredadores redujeron el número de padres colonizadores comparados con los controles sin depredadores. Así, aunque sólo en la densidad alta la diferencia fue significativa el número de machos colonizadores (Figura 1A) se vio reducido en promedio en una cuarta parte por *T. coerulea* y en una quinta por *T. formicarius*. También el número de hembras que penetraron (Figura 1B) se vio reducido. Si promediamos ambas densidades, *T. coerulea* redujo significativamente en un 27,8% la colonización maternal mientras que, *T. formicarius* la redujo significativamente en un 15,3%. No existieron diferencias significativas entre ambas especies. En cuanto a la interacción entre ambos depredadores, pareció ser neutra, ya que su efecto conjunto sobre el número de padres colonizadores no fue muy diferente a la suma de los efectos individuales, si bien en la densidad baja el efecto sobre el número de hembras indicó una posible interacción negativa ($34.1\% + 13.1\% > 28.9\%$ de reducción con respecto a controles).

No hubo diferencias significativas en el sex ratio de los parentales colonizadores entre ambas densidades y tampoco hubo un efecto de los depredadores. En promedio, el número medio de hembras colonizadoras por cada macho, inicialmente 4 en las bolsas, varió entre 2,91 con *T. coerulea* y 3,67 con ambas especies actuando conjuntamente (3,1 en controles).

Longitud de las galerías de oviposición.

Puede verse que la densidad inicial de colonización no influyó en la longitud media de las galerías por hembra en los controles, aunque sí hubo un efecto densodependiente en el tratamiento con *T. formicarius* (Figura 1C). Ninguna de ambas especies depredadoras aisladamente causó una modificación de la longitud media encontrada en los controles. Si consideramos todas las especies conjuntamente, la longitud media de las galerías maternas en la densidad baja fue de 28,5 cm, mientras que en la alta fue de 22,5 cm. Si agrupamos los resultados de ambas densidades, ni *T. coerulea* ni *T. formicarius* afectaron a la longitud media de las galerías

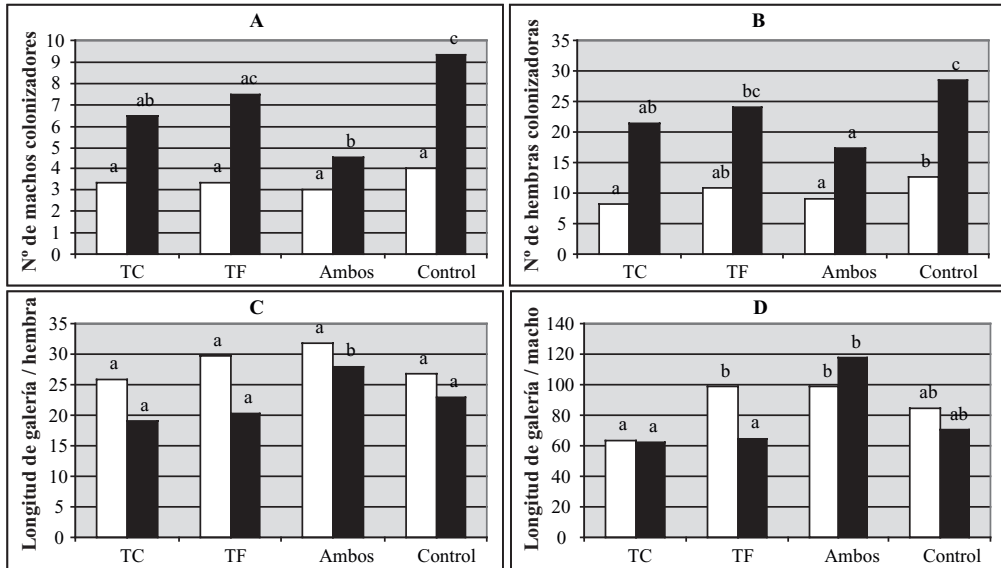


Figura 1. Efecto de los depredadores sobre el número de colonizadores machos (A), y hembras (B), la longitud de la galerías maternas por cada hembra (C) o por cada sistema (D) de *Ips sexdentatus*, en densidad de colonización baja (en blanco) o alta (en negro). En cada densidad, las medias de los tratamientos seguidos de letras distintas son significativamente diferentes. * indica diferencias significativas entre ambas densidades en un mismo tratamiento depredador ($\alpha=0,05$)

as maternas, mientras que ambos depredadores conjuntamente provocaron un aumento significativo del 20,9% con respecto a los controles.

Tampoco hubo diferencias significativas en la longitud total de galerías maternas por cada harén entre ambas densidades de colonización, únicamente se observó un efecto densodependiente en el caso de la depredación de *T. formicarius* (Figura 1D). Agrupando todos los tratamientos, la longitud media de galerías maternas por sistema fue de 86,5 cm. para la densidad de colonización baja y de 78,7 cm. para la densidad alta. Podemos ver que la longitud media de galerías por sistema en los tratamientos con depredadores no difirió significativamente de los controles, en ninguna de las dos densidades. Sin embargo, sí hubo diferencias entre los depredadores entre sí. En promedio, *T. coerulea* causó una longitud de galerías por harén significativamente menor que *T. formicarius* (63,3 cm. vs 81,4 cm.).

Estos resultados concuerdan con los obtenidos recientemente por ÁLVAREZ (2006) utilizando el mismo bioensayo, quien encontró reducciones en la instalación de los parentales entre el 13% y el

40% causado por estas especies, mientras que su depredación no afectó a la razón sexual ni a la longitud de las galerías practicadas por cada hembra. En Norteamérica, diversos estudios de laboratorio acerca de la depredación de *Thanasimus dubius* sobre *Ips pini* obtuvieron reducciones en el establecimiento de machos y de hembras del 28% y del 45% (AUKEMA & RAFFA, 2002), del 45% y del 40% (AUKEMA et al., 2004), del 20% y del 15% (AUKEMA & RAFFA, 2004a) y del 77% en machos (AUKEMA & RAFFA, 2004b). Tampoco ni el sex ratio ni la longitud de galerías maternas por hembra o por harén se vieron aquí alterados por la depredación.

Efectos de la depredación sobre la producción de la progenie.

Progenie por sustrato

Hubo diferencias significativas entre las dos densidades de colonización, aunque no en controles, y entre las especies depredadoras. No hubo diferencias sin embargo entre el efecto de los depredadores completo y el efecto de su depredación larvaria sólo, excepto en *T. coerulea* en densidad baja de *Ips*, por lo que en la figura 2A aparecen agrupados. En ausencia de

depredación, los barrenillos generaron 8,3 y 10,1 descendientes por unidad de floema en las densidades baja y alta respectivamente. *T. coerulea* causó una reducción significativa de esta progenie del 46,9% en densidad baja, mientras que en *T. formicarius* lo hizo en el 20,9%; en la densidad alta ambas especies redujeron significativamente la progenie.dm² (62,8% y 21,6%), si bien *T. coerulea* tuvo un efecto superior.

Examinando la interacción de ambas especies, la reducción de la progenie.dm² causada por el tratamiento conjunto de *T. coerulea* y *T. formicarius* fue inferior a la suma de ambas especies en tres de los cuatro casos analizados, indicando una interacción negativa entre ambas especies. Sin embargo, la interacción entre las larvas a baja densidad mostró un efecto neutro o ligeramente positivo.

Progenie por hembra colonizadora

La depredación influyó en esta variable, que también mostró un efecto densodependiente. No hubo por otro lado diferencias entre el efecto causado por las larvas solas o por adultos más larvas de los depredadores (excepto para *T. coerulea* en densidad baja). Si promediamos ambas clases de depredación (Figura 2B), cada hembra

de *I. sexdentatus* produjo 9,6 y 15,9 hijos entre ambas densidades cuando no actuaron los enemigos. En la densidad baja *T. coerulea* generó una reducción significativa de la progenie/♀ (29,0%), mientras que *T. formicarius* no lo hizo (12,9%), y en la densidad alta, también *T. coerulea* fue el único depredador que provocó una influencia significativa en la progenie/♀, reduciéndola en un 55,4% respecto a los controles.

Como en la variable anterior, el efecto conjunto de ambas especies fue muy inferior al de ambas individualmente sumadas, incluso no superó a *T. coerulea* sola, en la mayoría de las interacciones estudiadas, evidenciando un efecto emergente negativo entre ambos enemigos. No obstante, nuevamente volvió a aparecer una interacción positiva entre las larvas a baja densidad.

Progenie por cm. de galería materna

También la progenie/cm. de galería de puesta resultó afectada por los depredadores, mientras que la densidad de colonización únicamente causó diferencias entre los tratamientos con *T. coerulea*. Tampoco hubo diferencias entre el impacto de la depredación sólo larvaria y la total. En promedio (Figura 2C), la productividad

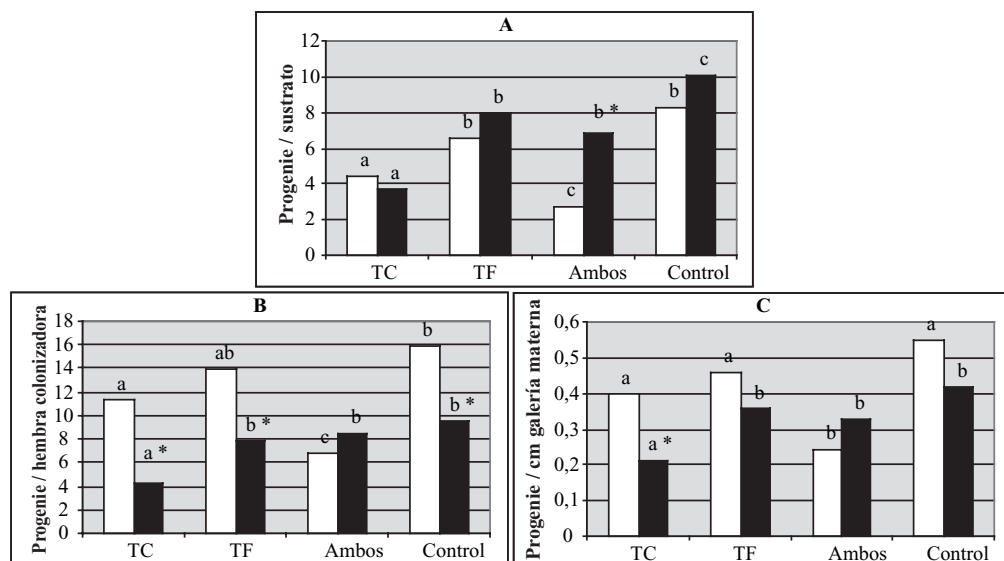


Figura 2. Efecto de los depredadores sobre la progenie/dm² de floema (A), la progenie por hembra colonizadora (B) y la progenie por cm. de galería materna (C) de *Ips sexdentatus*, en densidad de colonización baja (en blanco) o alta (en negro). En cada densidad, las medias de los tratamientos seguidos de letras distintas son significativamente diferentes. * indica diferencias significativas entre ambas densidades en un mismo tratamiento depredador ($\alpha=0,050$)

de las hembras libres de depredación osciló entre 0,5 y 0,4 individuos por cada cm. de galería de puesta. En la densidad baja de *Ips*, no hubo efecto significativo ni de *T. coerulea* ni de *T. formicarius* sobre esta variable, pero sí de ambos conjuntamente; en la densidad alta, sí hubo influencia de *T. coerulea* (50% de reducción) pero no de *T. formicarius* en la progenie.cm⁻¹ de galería materna con respecto a controles. La depredación de ambos enemigos actuando simultáneamente sobre las mismas presas volvió a sugerir la dominancia de efectos negativos, ya que el impacto conjunto fue claramente inferior a la de las especies individualmente sumadas, particularmente a alta densidad de presas. No obstante, la interacción larvaria a baja densidad continuó siendo positiva.

Progenie por sistema de galerías

Los depredadores causaron impacto sobre la progenie por harén y también hubo diferencias significativas entre ambas densidades de presas. No existieron diferencias significativas entre ambas clases de depredación, si bien hubo interacciones con la especie y con la densidad, por lo que los resultados no pueden agruparse. Cada sistema de galería asociado a los machos generó 53 descendientes en densidad baja y sólo 30 en alta, en ausencia de depredación. En densidades bajas, las larvas y la depredación completa de *T. coerulea* redujeron la progenie/harén significativamente (27% y 61,8%), mientras que en *T. formicarius* el impacto no fue significativo. Similarmente, en la densidad alta el efecto de las larvas y completo de los depredadores únicamente fue significativo en *T. coerulea* (59% y

54,8% de reducción). En ambas densidades la acción de *T. coerulea* mostró diferencias entre ambas clases de depredación. Como en las demás variables anteriores, en tres de las cuatro interacciones entre ambas especies apareció un efecto emergente negativo

Tasa per cápita de éxito reproductivo

El número de descendientes por cada hembra que llegó a la troza (añadida) o tasa per cápita de éxito reproductivo (TPCER) resultó influida por la densidad del escoltido y por las especies depredadoras. Nuevamente, no se encontraron diferencias entre los efectos causados por ambas clases de depredación, excepto en *T. coerulea* a baja densidad, donde la diferencia fue muy alta (hubo interacción con la densidad). Sin depredadores, cada hembra arribante a la troza en densidad baja produjo entre 14,4 y 12,1 hijos (Figura 3A), mientras que las que llegaron en densidad alta vieron reducido su éxito per cápita a la mitad (Figura 3B). Hubo diferencias entre los impactos causados por cada especie de enemigo. Tanto la depredación larvaria como la completa de *T. coerulea* redujeron significativamente la TPCER en densidad baja (27,1% y 69,4%) y en densidad alta (61,7% y 68,8%), mientras que el impacto de *T. formicarius* sólo resultó significativo en su depredación completa en densidad alta (42,9%). Ambos depredadores parecieron interaccionar negativamente en todos los casos, excepto entre las larvas a baja densidad de presas donde su acción conjunta fue ligeramente positiva o neutra.

Tasa neta de reposición

El número de descendientes que sustituyó a cada padre que llegó a la troza, o tasa neta de

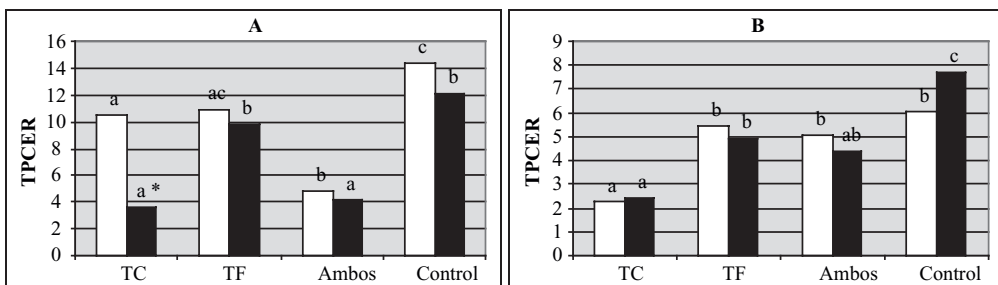


Figura 3. Efecto de los depredación larvaria (en blanco) y total (en negro) sobre la tasa per cápita de éxito reproductivo de *Ips sexdentatus* colonizando a baja (A) y a alta (B) densidad. En cada clase de depredación, las medias de los tratamientos seguidos de letras distintas son significativamente diferentes. * indica diferencias significativas entre la depredación larvaria y la total en un mismo tratamiento depredador ($\alpha=0,050$)

reposición (TNR) se comportó idénticamente a la TPCER como era esperable, ya que ambas variables son muy similares. Los padres sin presión depredadora fueron reemplazados por entre 11,5 y 9,7 hijos a baja densidad, pero sólo por la mitad a densidad alta. La acción depredadora de *T. coerulea* llegó a reducir hasta casi un 70% el reemplazo de la población, menos de 2 descendientes por padre, mientras que la regulación por *T. formicarius* sólo fue significativa en densidad alta (43,5%). Actuando simultáneamente ambos enemigos obtuvieron un impacto menor que la suma de sus efectos individuales, con la excepción repetida en las otras variables

La producción de la progenie también se vio fuertemente impactada en los ensayos realizados por ÁLVAREZ (2006), con reducciones de hasta el 69,3% en la progenie por sustrato, del 66% en progenie por hembra y por harén y de casi el 70% en el éxito reproductivo de cada hembra o padre. Similarmente, *T. dubius* redujo la productividad por hospedante de *I. pini* entre un 30% y un 65%, la progenie por hembra colonizadora entre el 30% y el 49%, por macho el 35%, y el éxito reproductivo per cápita entre el 35% y el 41% (AUKEMA & RAFFA 2002; AUKEMA & RAFFA, 2004a; AUKEMA et al., 2004).

En conclusión este estudio demuestra que ambos depredadores redujeron similar y significativamente el número de padres que establecieron galerías en el hospedante, aunque la longitud de las galerías de puesta practicadas no fue afectada por la depredación. La interacción entre los adultos de ambas especies depredando sobre las mismas presas pareció ser neutra o aditiva. La progenie por hembra colonizadora y por harén, el éxito reproductivo de cada hembra y la tasa neta de reposición fueron afectadas negativamente por la densidad y la depredación no alteró esta relación. No hubo diferencias entre la depredación larvaria y la completa en ninguna de las variables de progenie, lo que sugiere que la depredación endofítica practicada por las larvas podría tener el papel más relevante. *T. coerulea* tuvo un impacto significativo sobre todas las variables de progenie, reduciéndolas en un 50% o más. *T. formicarius* tuvo un efecto significativamente menor (25%). La depredación múltiple por ambas especies mostró evidencias de un efecto emergente negativo en tres de los

cuatro casos estudiados en todas las variables de progenie. La competición, o incluso la depredación mutua, entre las larvas en un ambiente críptico podrían explicar tal efecto. Sin embargo la interacción neutra levemente positiva encontrada entre las larvas obliga a confirmar este resultado en posteriores estudios.

Agradecimientos

Agradecemos el apoyo del Centro de Sanidad Forestal de Calabazanos y del Servicio Territorial de Medio Ambiente de Palencia, y especialmente a Valentín Ramos, Ana Martín, Gonzalo Álvarez e Iñaki Etxebeste. Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Educación y Ciencia a través del proyecto "Control integrado de escolítidos de los pinos" (AGL 2004-07507-C04-04).

BIBLIOGRAFÍA

- ÁLVAREZ, D.; 2006. *Impacto de los coleópteros depredadores Thanasimus formicarius L. y Temnochila coerulea Ol. Sobre el escoltído de los pinos Ips sexdentatus*. Trabajo Fin de Carrera. Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias. U. de Valladolid. Palencia.
- AUKEMA, B.H. & RAFFA, K.F.; 2002. Relative effects of exophytic predation, endophytic predation and intraspecific competition on a subcortical herbivore: consequences to the reproduction of *Ips pini* and *Thanasimus dubius*. *Oecologia* 133: 483-491.
- AUKEMA, B.H.; CLAYTON, M.K & RAFFA, K.F.; 2004. Density-dependent effects of multiple predators sharing a common prey in an endophytic habitat. *Oecologia* 139: 418-426.
- AUKEMA, B.H. & RAFFA, K.F.; 2004a. Does aggregation benefit bark beetles by diluting predation? Links between a group-colonisation strategy and the absence of emergent multiple predator effects. *Ecol. Entomol.* 29: 129-138.
- AUKEMA, B.H. & RAFFA, K.F.; 2004b. Gender and sequence-dependent predation within group colonizers of defended plants: a cons-

- traint on cheating among bark beetles? *Oecologia* 138: 253-258.
- GIL, L. & PAJARES, J.A.; 1986. *Los escolítidos de las coníferas en la Península ibérica*. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. M^o de Agricultura. Madrid.
- KENIS, M.B.; WERMELINGER, B. & GRÉGOIRE, J.C.; 2004. Research on Parasitoids and predators of Scolytidae - A Review. In: F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J.,C. Grégoire & H. F. Evans (eds.), *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*: 237-290. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- REEVE, J.D. & TURCHIN P.; 2002 Evidence for predator-prey cycles in a bark beetle. In: A. A. Berryman (ed.), *Population cycles: evidence for trophic interactions*: 92-108 Oxford University Press. New York. NY.
- TURCHIN, P.; TAYLOR, A.D. & REEVE, J.D.; 1999. Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: An experimental test. *Science* 285: 1068-1071.
- WESLIEN, J. & SCHROEDER L.M.; 1999. Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecol. Manage.* 115: 267-275.