

UNIVERSITÄT FÜR BODENKULTUR WIEN
(UNIVERSITY OF NATURAL RESOURCES AND LIFE SCIENCES, VIENNA)

MASTERARBEIT

Untersuchungen zur Überwinterung der
Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia abietis* L. auf einer
Befallsfläche im Waldviertel

Peter Zelinka, BSc.

angestrebter akademischer Grad
Diplomingenieur (Dipl.-Ing. / DI)

Betreuerin: Priv.-Doz. Dr. phil. Christa Schafellner

Department für Wald- und Bodenwissenschaften,
Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz

Wien 2017

Studienkennzahl: H 066 425

Studienrichtung: Masterstudium Forstwissenschaften

Danksagung

Mit der Fertigstellung meiner Masterarbeit und somit dem baldigen Abschluss meines Studiums, neigt sich ein für mich sehr wichtiger, schöner und vor allem auch interessanter Abschnitt meines Lebens dem Ende zu.

Nur dank vieler helfender Hände konnte die vorliegende Arbeit bewältigt werden. Aus diesem Grund gilt allen voran ein besonderer Dank meiner Betreuerin Priv-Doz. Dr. phil. Christa Schafellner, die mir mit Rat und Tat zur Seite stand, mir die nötige Orientierung gab und immer ein offenes Ohr für mich hatte. Des Weiteren möchte ich mich bei der gesamten Belegschaft des Instituts für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz unter der Leitung von Univ. Prof. Dr. phil. Axel Schopf für die Hilfsbereitschaft und das freundliche Arbeitsklima bedanken. Bei Petr Zabransky und Gabriele Motlik bedanke ich mich für die Unterstützung bei den Messungen im Labor, und bei Roland Paumann, Edna Guber und Anna Antonitsch für die tatkräftige Unterstützung bei den Außenaufnahmen. Bei meiner Schwester Birgit, meiner Mutter Sabine, Esther Pfaff und Patricia Schrittwieser bedanke ich mich für das Korrekturlesen meiner Arbeit und die wertvollen Tipps, die sie mir immer gegeben haben.

Danken möchte ich auch meinen Studienkollegen und Freunden Lukas Prasser, Hans-Peter Jauk, Matthias Prügler, Matthias Pichler, Benedikt Hilber, Patricia Schrittwieser, Roland Paumann und vielen anderen für den Zusammenhalt und die vielen lustigen Stunden während der gesamten Studienzeit. Ohne euch wäre diese Zeit nur halb so schön gewesen.

Nicht zuletzt möchte ich meiner Familie meinen Dank aussprechen, vor allem meiner Mutter Sabine und meiner Oma Lotte, die mich in Notzeiten finanziell unterstützt haben.

Erklärung

Ich erkläre eidesstattlich, dass ich die Arbeit selbstständig angefertigt habe. Es wurden keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Formulierungen und Gedanken sind als solche kenntlich gemacht. Diese schriftliche Arbeit wurde noch an keiner Stelle vorgelegt.

Datum

Unterschrift

Abstract

In 2013, an outbreak of the spruce web-spinning sawfly *Cephalcia abietis* was reported from a spruce forest south of Zwettl. Since then the population dynamics is being monitored by the Institute of Forest Entomology. This thesis deals with overwintering adaptations and physiology of nymphs and explores the temperature requirements for wasp emergence. Additionally, population density and nymph development were recorded from late autumn to early spring. The mean number of nymphs in the soil decreased from 318 to 265, indicating significant overwintering mortality. In late 2015, 90% of the insects in the soil were pronymphs and expected to emerge the following spring. The rest (10%) overwintered as eonymphs which overlay at least one more year. Pronymphs from the field were stored under outdoor conditions in microplates covered with soil. The insects supercooling abilities and respiration activities were determined in monthly intervals. Supercooling temperatures were very low (-20°C) and did not change from November to March. Respiration rates ranged from 0.8 to 1.9 $\mu\text{l O}_2/24\text{h/mg}$ body mass and were higher in winter than in early spring. All nymphs lost weight during winter (pronymphs ~8%, eonymphs up to 25%). The fat content of eonymphs was significantly higher (5.5% of body mass) than that of the pronymphs (2.7%). Nymph weights were used for differentiation of the sexes. Nymphs with 60-80 mg were males, nymphs 130-150 mg were females. Head capsule width was determined to be sexually dimorphic in nymphs. Male head capsule sizes ranged from 2.1-2.3mm, female head capsules from 2.6-2.8mm. Temperature effects on sawfly emergence were determined with nymphs in climate chambers at 20/15 $^{\circ}\text{C}$ (day/night), at constant 15 $^{\circ}\text{C}$ or under outdoor conditions. Only 20 out of 119 individuals turned into adult wasps, indicating unfavourable storing conditions. Wasps under outdoor conditions needed 600 degree days, insects in climate chambers needed almost 1,000 degree days to emerge.

Keywords: *Cephalcia abietis*, spruce web spinning sawfly, eonymph, pronymph, diapause, overwintering, supercooling, respiration

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung: Die Große Fichtenkotsackgespinstblattwespe (<i>Cephalcia abietis</i> L.)....	1
1.1	Verbreitung und Auftreten von Massenvermehrungen	1
1.2	Biologie und Morphologie	1
1.3	Massenwechsel von <i>Cephalcia abietis</i>	7
1.4	Diapauseverhalten	8
1.5	Natürliche Gegenspieler	11
1.6	Forstliche Bedeutung von <i>Cephalcia abietis</i>	12
1.7	Bekämpfung	12
2	Fragestellung und Ziele.....	13
3	Material und Methoden	14
3.1	Untersuchungsgebiet	14
3.2	Versuchsaufbau	16
3.3	Dichteerhebung und Entwicklungszustand der Nymphen	18
3.4	Frostresistenz.....	21
3.5	Respirationsmessung	23
3.6	Bestimmung des Lipidgehalts	26
3.7	Messung der Kopfkapselbreite	29
3.8	Schlüpfkontrolle im Frühjahr	30
3.9	Boden pH-Werte.....	31
3.10	Statistische Auswertungen der Daten	31
4	Ergebnisse	33
4.1	Dichteerhebung	33
4.2	Standortparameter	39
4.2.1	Luft- und Bodentemperaturen	39

4.2.2	Brusthöhendurchmesser der Probebäume	42
4.2.3	Boden pH-Werte	43
4.3	Nymphen	45
4.3.1	Geschlechtsbestimmung.....	45
4.3.2	Schlüpzeitpunkt und Temperatursummen	49
4.3.3	Parasitierung.....	50
4.4	Physiologische Untersuchungen an Nymphen	52
4.4.1	Frostresistenz	52
4.4.2	Atmungsaktivität	55
4.4.3	Veränderung des Körpergewichts	60
4.4.4	Lipid- und Wassergehalte	63
5	Diskussion.....	69
6	Zusammenfassung.....	80
7	Literaturverzeichnis	82
8	Anhang	86
8.1	Abbildungsverzeichnis	86
8.2	Tabellenverzeichnis.....	92

1 Einleitung: Die Große Fichtenkotsackgespinstblattwespe (*Cephalcia abietis* L.)

1.1 Verbreitung und Auftreten von Massenvermehrungen

Das Verbreitungsgebiet von *Cephalcia abietis* L. erstreckt sich von Mitteleuropa bis Nordeuropa und Sibirien, aber auch in Nordchina wurden Befallsgebiete beobachtet. Gradationen in Europa treten meist in Mittelgebirgslagen zwischen 600–1000 m Seehöhe auf (Schwenke 1982).

Zwischen 1950 und 1970 kam es im Erzgebirge, Adlergebirge und im Vorland des Riesengebirges zu Massenvermehrungen (Kalandra 1961, 1963; Kudela 1957, 1958; Martinek 1980, alle zitiert in Eichhorn 1990). Von 1953 bis 1976 traten Gradationen in Niederösterreich in der Gegend von Ybbs (Donaubauer 1961, zitiert in Eichhorn 1990) und ab 1966 nördlich der Donau im Waldviertel auf (Jahn 1976). Bei Memmingen in Schwaben wurde in den 1960er Jahren ebenfalls ein starker Befall beobachtet (Schwenke 1982, zitiert in Eichhorn & Pausch 1986). Ende der 1970er Jahre kam es zu Massenvermehrungen in den ostbayerischen und angrenzenden Mittelgebirgen (Frankenwald, Fichtelgebirge, Oberpfälzer Wald und Bayerischer Wald) (Eichhorn & Pausch 1986). In den 1980er Jahren machte *C. abietis* in den Hoch- und Kammlagen des Thüringer Gebirges und Teilen des Frankenwaldes auf sich aufmerksam (Eichhorn 1990). 2013 wurde eine Gradation im Gemeindegebiet Sallingberg (Niederösterreich), 15 km südlich von Zwettl, beobachtet und in den Folgejahren 2014-2016 untersucht. Im 4 km entfernten Revier Heubach war es schon 1966 in einem ca. 10 ha großen Bestand zu einem Befall gekommen, der allerdings im Folgejahr wieder zusammengebrochen war. Zwischen 1967 und 2013 gab es im Forstbetrieb Stift Zwettl keine Beobachtungen eines Befalls durch *C. abietis* (Steyrer et al. 2015).

1.2 Biologie und Morphologie

C. abietis ist monophag an Fichte und bevorzugt Fichtenbestände in einem Alter von 60-120 Jahren. Die Larven fressen hauptsächlich an älteren Nadeln, bei Futtermangel werden aber auch Maitriebnadeln angenommen (Eichhorn 1988).

Die Größe der adulten Wespen liegt zwischen 11-14 mm. Der Kopf ist breit mit langen Fühlern, die Brust ist schlank, der Hinterleib ist breit, flach und ohne Wespentaille (Schwerdtfeger 1981) (Abb. 1). Die Säge von *C. abietis* mit 7-8 Zähnen ist ein weiteres Erkennungsmerkmal (Heqvist 1956).

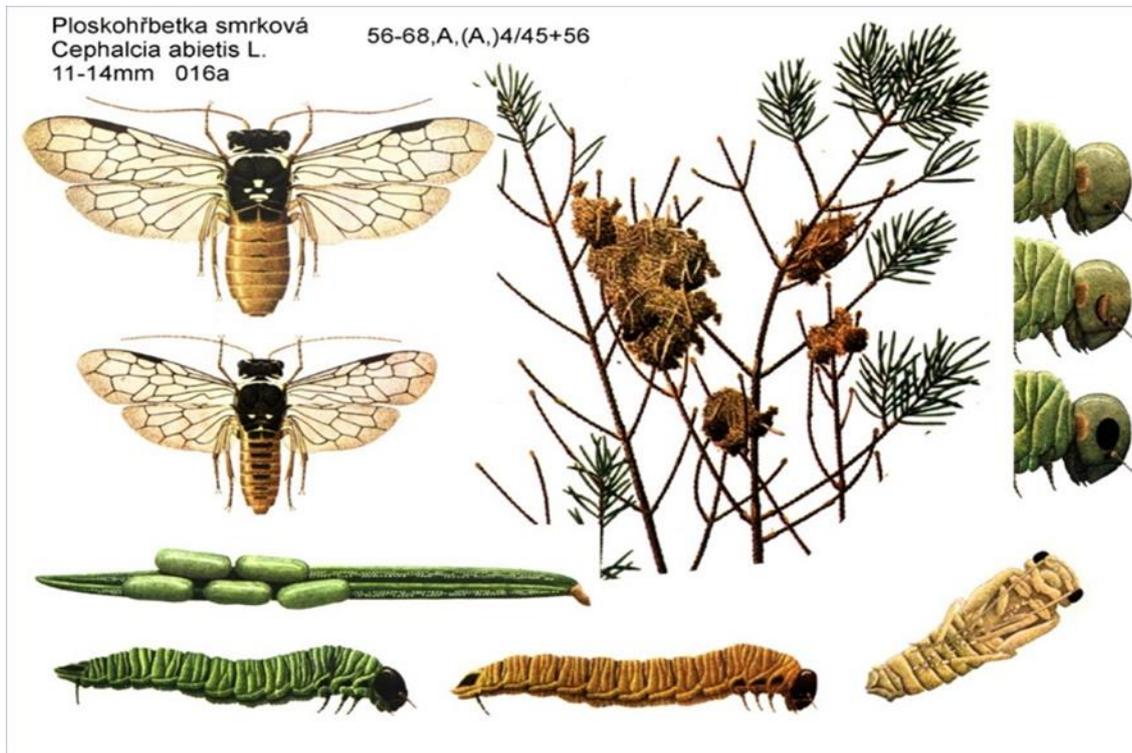


Abbildung 1: Die Entwicklungsstadien der Fichtengespinstblattwespe: Im linken oberen Bereich ein adultes Weibchen und darunter ein adultes Männchen, daneben ein Ast mit den Gespinsten. Im unteren Bereich der Abbildung sieht man das letzte fressende Stadium der Afterraupen in den beiden Farbvarianten (schmutzig-grün und goldgelb), oberhalb einzelne Eier an einer Nadel und daneben eine gelbe Puppe. Am rechten Rand der Grafik sieht man die Entwicklung des Komplexauges von der Eonymph (oben) zur Pronymph (unten) (Quelle: www.pohoda.joste.cz).

Zwischen männlichen und weiblichen Wespen liegt Protandrie vor, was sich in einem 1-2 Wochen früheren Schlüpfen und Schwärmen der männlichen Imagines widerspiegelt (Schwenke 1982). In einer Untersuchung von Baier et al. (1994) wurde in Freilandversuchen die Protandrie bei den Wespen bestätigt. Die Männchen schlüpften 5 Tage vor den Weibchen. In Laborversuchen beendeten die männlichen Tiere ihre Entwicklung zwischen 0-5 Tage vor den Weibchen (Baier et al. 1997).

Weibliche und männliche Wespen unterscheiden sich nach Größe und Gewicht. Auch bei den Larven bzw. Nymphen sind die weiblichen Individuen signifikant schwerer und auch größer als die männlichen (Baier et al. 1989) (Abb. 2 und 3).

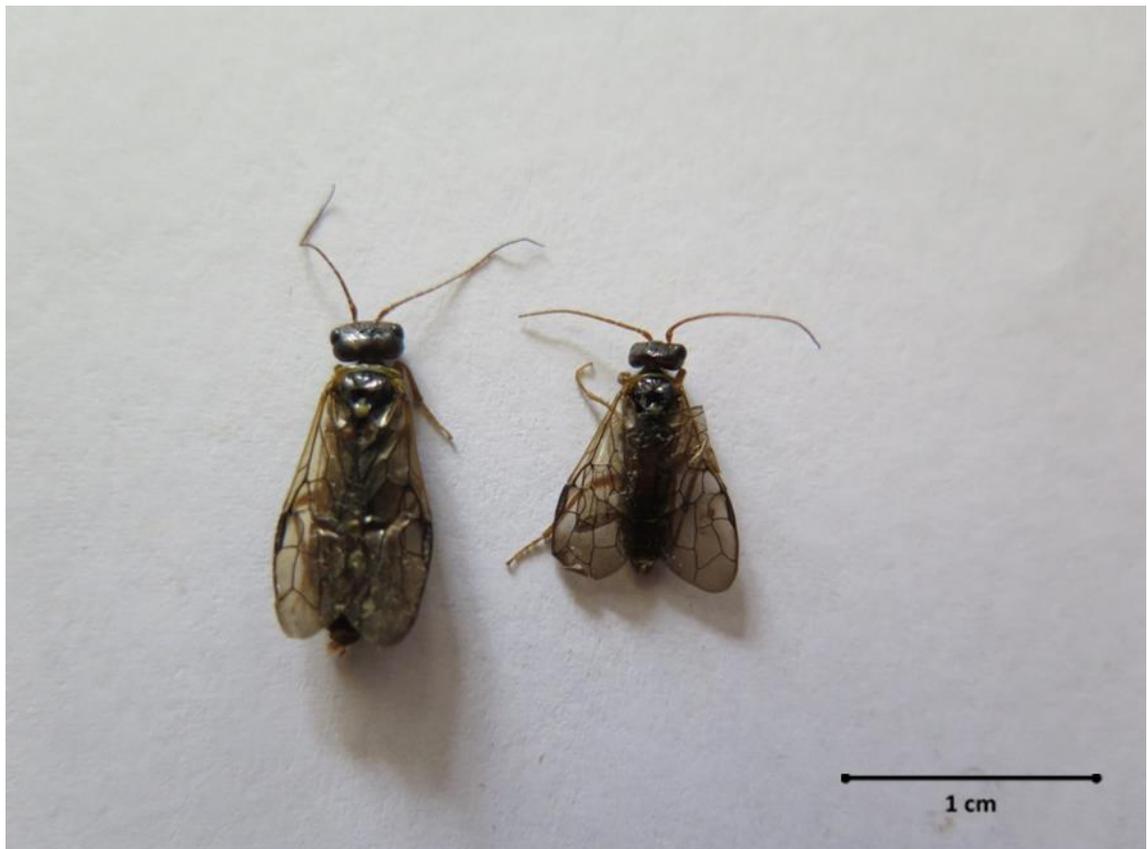


Abbildung 2: Größenunterschied zwischen einer weiblichen Wespe (links) und einer männlichen Wespe (rechts) von *C. abietis*.

Welches Geschlecht die Wespen haben, lässt sich im späten Pronymphenstadium anhand der Gonaden feststellen. Durch Sektion ist eine eindeutige Feststellung des Geschlechts der Nymphen möglich (Eichhorn & Bogenschütz 2000). Auch über die Individualgewichte sowie anhand der Kopfkapselbreiten ist eine Geschlechtsbestimmung möglich. Gruppe (1995) beobachtete, dass 80 % der gelben Nymphen Männchen waren, bei den grünen Präpuppen war das Geschlechterverhältnis dagegen ausgeglichen. Weibliche Nymphen haben eine Kopfkapselbreite von 2,5-2,7 mm, männliche 2,0-2,2 mm (Heqvist 1956).



Abbildung 3: Größenunterschied zwischen einer grünen weiblichen und einer gelben männlichen Eonymphe von *C. abietis*.

Die Schwärmzeit der Wespen findet je nach Höhenlage von April bis Juni statt (Schwenke 1982). Die Partnersuche ist eine Reaktionskette, bei welcher zwischen Fern- und Nahorientierung unterschieden werden kann. Über größere Distanzen erfolgt die Anlockung der Männchen durch leicht flüchtige Sexualpheromone, welche von noch nicht kopulierten Weibchen abgegeben werden. Im Nahbereich orientieren sich die Männchen durch optische Signale und schwer flüchtige Pheromone (Gruppe & Nißlein 1996). Die Weibchen kopulieren nach dem Schlupf noch am Boden oder im Unterwuchs mit mehreren Männchen (Heqvist 1956).

Während Sonneneinstrahlung die Schwärmaktivität fördert, findet bei kalter, windiger und regnerischer Witterung kein Schwärmflug statt. Die weiblichen Wespen fliegen aufgrund des schweren, mit Eiern gefüllten, Hinterleibs nicht, sondern klettern nach der Paarung in Bodennähe an den Baumstämmen in die Kronen. Ein Gleitflug von Baum zu

Baum an Hanglagen ist aber durchaus möglich (Schwenke 1982; Andrea Battisti, Universität Padua, pers. Mitteilung).

Die weiblichen Imagines leben 3-4 Wochen, das ist deutlich länger als die Lebensdauer der männlichen Individuen, welche nur 10-15 Tage leben (Schwenke 1982). Laut Henqvist (1956) ist es genau umgekehrt. Das Weibchen legt 1–12 Eier pro Nadel auf der sonnenexponierten Seite, 1-2 m unterhalb der Kronenspitze. Es werden ca. 100 Eier an Altnadeln abgelegt, wobei die Zahlen laut Schwenke (1982) hier weit auseinandergehen. Nach der Eientwicklung, welche 18-30 Tage dauert, kriechen die Larven zur nächsten Zweiggabel und spinnen eine Wohnröhre. Zu diesen Afterraupen kommen weitere hinzu, sie bilden ein Gespinst, das sich im Laufe der Zeit mit Nadelresten und Kotpartikeln füllt. Die Larven fressen ca. 6-8 Wochen an den Altnadeln. Man geht von 4 fressenden Larvenstadien aus, bei Weibchen könnten es auch 5 sein. Die Larven sind anfangs schmutzig-graugrün, wobei sich nach der letzten Larvalhäutung die Farbe zu grün und bei einem kleinen Prozentsatz zu goldgelb ändert. Das Verhältnis von grünen und gelben Tieren ist meist konstant (Schwenke 1982). In Skåne (Schweden) konnten durchschnittlich 4 % gelbe Nymphen beobachtet werden (Henqvist 1956). Laut Eichhorn (1990) schwankt der Anteil der gelben Nymphen bei den verschiedensten Beobachtungen zwischen 2 % und knapp 13 %. Interessant ist, dass bei den gelben Nymphen das Geschlechterverhältnis sehr deutlich zu Gunsten der Männchen ausfällt (Eichhorn 1990, Gruppe 1995).

Die Afterraupen verlieren nach dem letzten fressenden Larvenstadium ihr Spinnvermögen, lassen sich zu Boden fallen und bohren sich dort bis zu 25 cm tief in die Erde ein, wo sie eine kleine Erdhöhle fertigen, in der sie bis zu 3 Jahre als Eonymphe ruhen (Schwenke 1982) (Abb. 4).



Abbildung 4: Ruhelarve (Nymphe) von *C. abietis* in einem Erdhöhlchen.

1.3 Massenwechsel von *Cephalcia abietis*

Zahlreiche endogene und exogene Faktoren steuern den Massenwechsel von *C. abietis*. Zu den Faktoren, welche die Populationsdynamik beeinflussen, zählen z.B. Klima, Wirtspflanze, Räuber, Parasiten, Krankheiten aber auch endogene Faktoren wie Fruchtbarkeit, Nymphenmortalität usw. spielen eine wesentliche Rolle (Abb. 5).

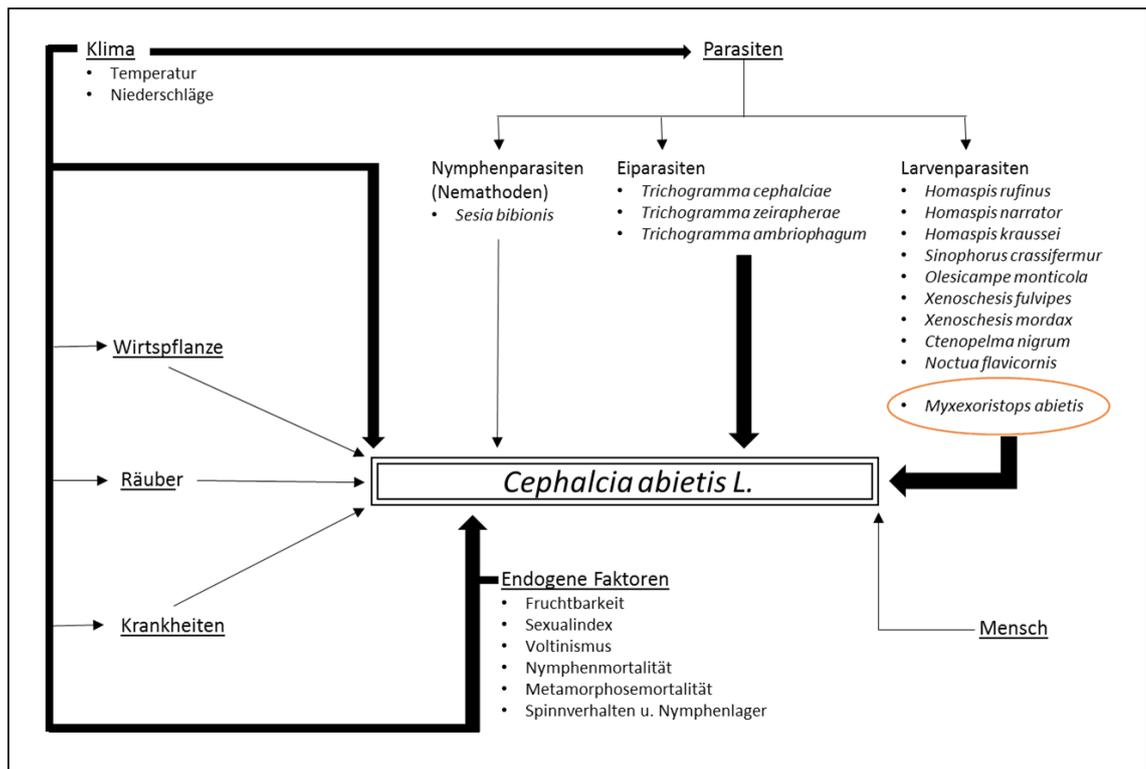


Abbildung 5: Schematische Darstellung der Faktoren, welche die Populationsdynamik von *C. abietis* beeinflussen. Je stärker die Pfeillinie, desto bedeutender der Faktor. Der orange markierte Larvenparasit (*M. abietis*) wurde in den Nymphen im Befallsgebiet Grafenschlag (2016) gefunden (verändert nach Eichhorn 1990).

Die potentielle Eizahl pro Weibchen liegt im Schnitt bei 110 Eiern. Bei günstiger Witterung legt ein Weibchen ihre Eier in 7 Tagen ab. Bei schlechter Witterung verzögert sich die Reifung der Eier und die Eiablageperiode nimmt einen längeren Zeitraum in Anspruch. Bei sehr ungünstigen Bedingungen kann die Eiablage ausbleiben. Das Wetter beeinflusst damit den Massenwechsel von *C. abietis* und deren Gegenspieler maßgeblich (Scheidter 1916).

Aus unbefruchteten *C. abietis* Eiern entwickeln sich Männchen, aus befruchteten Eiern weibliche Wespen (Arrhenotokie). Das Geschlechterverhältnis fällt zu Beginn der Schlüpfperiode zugunsten der Männchen aus (Protandrie), gleicht sich dann aber aus

(Eichhorn 1990). Der Generationszyklus bei *C. abietis* dauert 1-4 Jahre, wobei nach Beobachtungen von Martinek (1980, 1986) ein 2-jähriger Zyklus am häufigsten vorkommt. Bei sehr günstigen Witterungsbedingungen während der Larvenentwicklung nimmt der einjährige Zyklus zu, während bei kühler, regnerischer Witterung der 2-3-jährige Zyklus dominiert. Die Länge der Nymphen-Diapause wird also durch die Temperatur während einer gewissen Wachstumsperiode gesteuert. Eine Gradation wird durch mehrere Jahre mit trockenen und warmen Witterungsbedingungen während des Schwärmens und der Eiablage, und einer geringen Dichte von Ei- und Larvenparasiten begünstigt (Eichhorn 1990). Die variable Generationsentwicklung wird als Risikostreuung gedeutet. Sind in einem Jahr mit schlechter Witterung Eiablage und Larvenfraß durch die Witterung gehemmt, sind immer nur Teilpopulationen betroffen. Eine Gradation kann bis zu 10 Jahre dauern (Eichhorn 1990). Nach Eichhorn und Bogenschütz (2000) spielt der Parasitoidenkomplex keine Schlüsselrolle im Massenwechsel von *C. abietis*, obwohl Parasitoide die Populationsdichte in allen Gradationsphasen reduzieren. Wie bedeutend Krankheitserreger und Räuber sind, wurde noch nicht ausreichend erforscht (Eichhorn & Bogenschütz 2000).

1.4 Diapauseverhalten

Die Diapause als Form einer Dormanz ist als physiologische Anpassung zu sehen, um ungünstige Phasen in der Entwicklung zu überstehen. Insekten sind dadurch in der Lage, den Fortbestand ihrer Art zu sichern. Welchen Einfluss exogene Faktoren auf das Diapauseverhalten der Fichtengespinstblattwespe haben, ist weitgehend unklar. Baier (1994) stellte fest, dass die Dauer des Überliegens vom Temperaturverlauf während einer gewissen Wachstumsperiode abhängig ist. Die Photoperiode scheint keinen Einfluss auf das Diapauseverhalten zu haben, die Fichtengespinstblattwespe hat damit im Gegensatz zu anderen Arten einen einfachen, ursprünglichen Mechanismus der Steuerung von Entwicklungs- und Diapausephasen (Martinek 1980, zitiert in Eichhorn & Pausch 1986).

Durch die Unterschiede in der Länge der Eonymphen-Diapause kann eine Generationsentwicklung 1-4 Jahre, in selten Fällen auch 5-6 Jahre und länger betragen (Eichhorn & Pausch 1986). Spätestens im Herbst, vor dem Schlüpfen, wird das Puppenauge ausgebildet, die eigentliche Verpuppung erfolgt im darauffolgenden

Frühjahr. Das Puppenstadium dauert etwa 10-18 Tage danach schlüpft die adulte Wespe. Je nach Witterung umfassen Eiablage, Embryonalentwicklung und Fraßzeit 2–3 Monate (Schwenke 1982).

Eichhorn (1986) teilt die Nymphen in Ruhe- und Entwicklungsstadien nach dem Entwicklungsfortschritt des Komplexauges ein (Abb. 6). Um mehr über den Verlauf der Entwicklung von der Pro- zur Eonymphe herauszufinden, wurden im Befallsgebiet Hohe Tanne des Staatlichen Forstwirtschaftsbetriebes (StFB) Ilmenau (Thüringen) zwischen 1986 und 1988 Probeentnahmen durchgeführt. Im Juni 1987 wurden kaum Pronymphen in einem fortgeschrittenen Stadium gefunden, da sich die Pronymphen bereits zur Puppe weiterentwickelt hatten. Der Anteil nahm aber ab Juli wieder zu und erreichte im September bzw. Oktober sein Maximum. Im August traten die ersten fertig entwickelten Pronymphenstadien auf (Baier 1990). Der November empfiehlt sich für Probegrabungen, da die Erdlarven die Entwicklung zur fertigen Pronymphe dann bereits abgeschlossen haben und eine Prognose für das nächste Schwärmjahr gemacht werden kann. Eine Grabung im darauffolgenden Frühjahr ermöglicht eine noch genauere Prognose, da dann die durch Wintermortalität ausgefallenen Tiere nicht mehr mitgezählt werden.

Die Umwandlung der Eonymphe zur Pronymphe scheint temperaturabhängig zu sein. Unterhalb einer Temperatur von 13°C im Boden entwickeln sich die Eonymphen nicht weiter, erst bei Überschreiten dieser Temperatur entwickeln sich die Tiere bis zum fortgeschrittenen Pronymphenstadium (Abb. 6). Bei Temperaturen von über 22°C verlangsamt sich die Entwicklung wieder (Baier 1994).

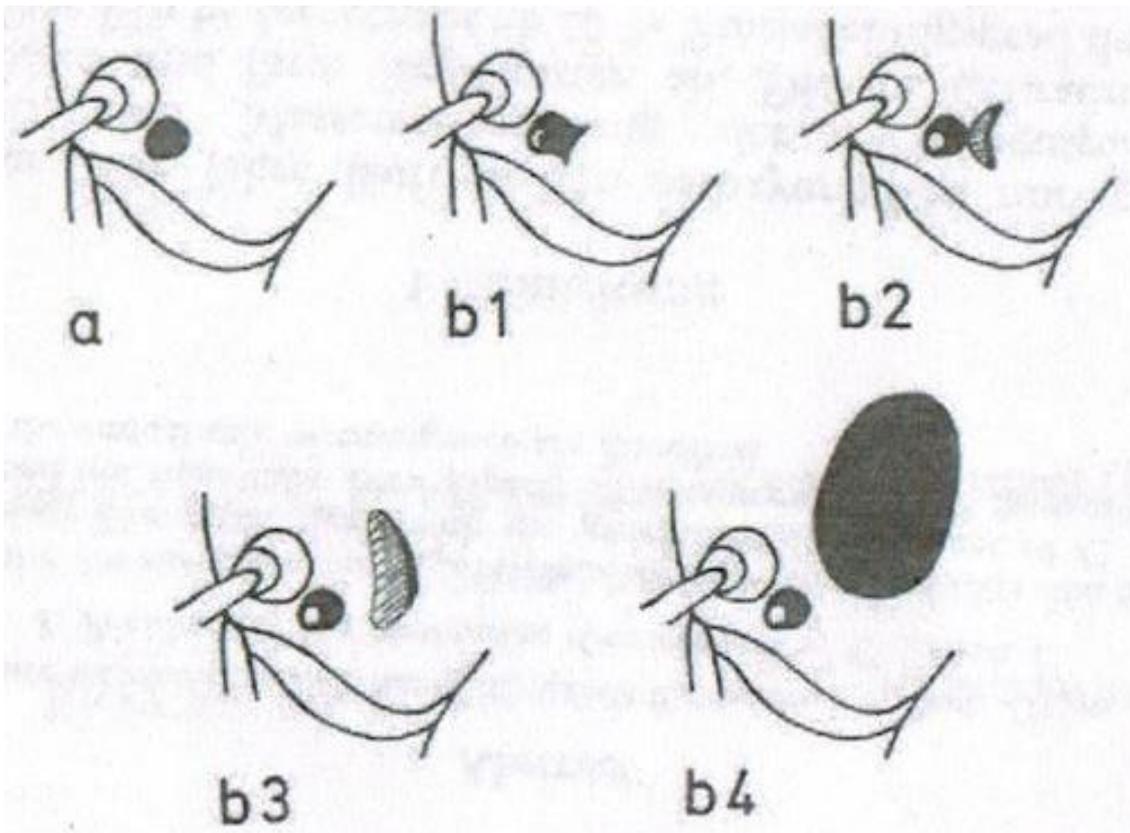


Abbildung 6: a= Eonymphe; b1-b4= Pronymphenstadien 1-4 (Quelle: Eichhorn & Pausch 1986)

Ausschlaggebend für die Dauer der Prädiapause (Eonymphe, Stadium „a“), von wenigen Wochen bis zu mehreren Jahren, ist die Temperatursumme. Der Entwicklungsnullpunkt liegt bei $+13^{\circ}\text{C}$. Die Prädiapause endet mit der Ausbildung des Komplexauges. Im Pronymphenstadium 4 (b4) wird die Weiterentwicklung unterbrochen und erst nach einem Kältereiz über eine Dauer von 3 Monaten von $+3^{\circ}\text{C}$ oder über mindestens 2 Monate von -1°C erfolgt die Verpuppung (Baier 1994). Die Nachdiapause beginnt also nach dem Winter bei steigenden Temperaturen und endet mit der Verpuppung, welche bei Temperaturen ab $+3^{\circ}\text{C}$ beginnt (Gruppe 1996).

Wie ein entsprechender Entwicklungsverlauf bei verschiedenen Bodentemperaturen aussehen kann, wird in Abb. 7 veranschaulicht. Beim Einbohren in den Boden ist die Bodentemperatur entscheidend, ob sich die Eonymphe weiterentwickelt oder nicht. Liegt die Bodentemperatur lange genug über 13°C , durchläuft die Eonymphe die Prädiapause, überwintert im Pronymphenstadium 4 (b4), verpuppt sich im Frühjahr nach dem entsprechenden Kältereiz und schlüpft nach einmaliger Überwinterung. Liegen die Bodentemperaturen unter 13°C , überwintert das Tier als Eonymphe. Im Folgejahr

entwickelt sich dann die Eonymphe nach Beendigung der Prädiapause zu einer Pronymphe (b4) und schlüpft nach dem zweiten Überwintern im darauffolgenden Frühjahr. Bei Temperaturen unter 13°C vor der zweiten Überwinterung liegt die Nymphe ein weiteres Mal über (Gruppe 1996).

1. Jahr	Fraß und Abbaumen T < 13 °C Eonymphe „a“	→	→	→	T > 13 °C Pronymphe „b4“
1. Winter	↓				↓
2. Jahr	T < 13 °C Eonymphe „a“	→	→	T > 13 °C Pronymphe „b4“	Puppe Imago
2. Winter	↓			↓	
3. Jahr	T < 13 °C Eonymphe „a“	→	T > 13 °C Pronymphe „b4“	Puppe Imago	
3. Winter	↓		↓		
4. Jahr	T < 13 °C Eonymphe „a“	T > 13 °C Pronymphe „b4“	Puppe Imago		
4. Winter	↓	↓			
5. Jahr	T < 13 °C Eonymphe „a“	Puppe Imago			

Abbildung 7: Schematischer Entwicklungsverlauf von *C. abietis* in Abhängigkeit von der Bodentemperatur (verändert nach Gruppe 1996).

1.5 Natürliche Gegenspieler

Als natürliche Gegenspieler von *C. abietis* werden Pilze, Nematoden, Schlupfwespen, Raupenfliegen, Ameisen, Spinnen, Vögel und Wildschweine genannt (Schwenke 1982).

Bei der Fichtengespinstblattwespe sind Ei-, Larven- und Nymphenparasiten bekannt. Parasiten, die Puppen und adulte Tiere befallen, konnten bislang nicht beobachtet werden. Als Larvenparasiten kommen in Europa hauptsächlich Schlupfwespen und Raupenfliegen vor. Diese Endoparasiten parasitieren junge Afterraupen und schließen ihre Entwicklung erst in der Eo- oder Pronymphe ab. Als Eiparasit tritt vor allem die Gattung *Trichogramma* auf (Eichhorn 1988). Von allen Stadien wird das Larvenstadium am meisten von Räubern verfolgt (Heqvist 1956). Während der Metamorphose scheint aus noch unbekanntem Ursachen die Sterblichkeit am höchsten zu sein (Eichhorn 1990). Schwarzwild (*Sus scrofa* L.), das im Oberboden nach Nymphen wühlt, reduziert die Belagsdichte um bis zu 40 % an der durchsuchten Fläche (Baier & Otto 2000). Die Mortalität durch Krankheiten, Prädatoren, Nematoden und Witterung ist bei einjähriger

Entwicklung geringer als bei einer zwei oder mehrjährigen Entwicklungsdauer (Eichhorn & Pausch 1986).

1.6 Forstliche Bedeutung von *Cephalcia abietis*

Durch einen starken Befall von *C. abietis* kommt es zum Lichtfraß an Beständen, wodurch Zuwachsverluste entstehen können. Problematisch wird ein Befall geschwächter Fichten durch Sekundärschädlinge wie Borkenkäfer. Hier kann es zum Totalausfall der betroffenen Bestände kommen (Schwenke 1982). Bei einem Nadelverlust der Krone von einem Drittel sinkt der Zuwachs von 5 % der Grundfläche auf 2 %. Bei einer Dichte von 147 Larven/m² werden ein bis zwei Drittel der Fichtennadeln vernichtet. Als kritische Zahl für einen 60-70 Jahre alten Fichtenbestand wären 180-200 vitale Larven/m² anzusehen (Heqvist 1956). Auf einer 1997 angelegten Versuchsfläche konnten Baier et al. (2000) zeigen, dass die Fraßschäden an vitaleren Bäumen aufgrund der Nahrungsqualität und -quantität intensiver waren als jene an Bäumen mit geringerer Vitalität. Unterschiedliche Provenienzen der Fichten haben offenbar keinen Einfluss auf den Massenwechsel von *C. abietis*, doch wird die Wahrscheinlichkeit für Gradationen in künstlichen Anbaugebieten der Fichte und in Gebieten mit starker Umweltbelastung (z.B. durch Luftschadstoffe) als höher eingestuft (Eichhorn 1990).

1.7 Bekämpfung

Als kritische Zahlen für den Einsatz von Pflanzenschutzmitteln gelten bei Beständen mit durchschnittlicher Vitalität 5 Gespinste/Ast oder 5 Gelege/0,5 m (im Durchschnitt 5,41 Eier pro Gelege) des Probezweiges (Baier & Otto 2000).

Als kritisch gelten 100 schlüpfbereite Pronymphen bzw. Puppen pro m² (Lemme & Petercord 2010) bzw. 200 schlüpfende Wespen pro m² (Jahn 1976). Auch Heqvist (1956) setzt mit 180–200 Larven/m² den Wert etwas höher an. Es muss aber bei diesen Zahlen zu keinen gravierenden Schäden kommen, da durch schlechte Witterung während der Schwärmzeit und Eiablage die Vermehrung der Tiere extrem stark gehemmt ist. Gegen Junglarven wurden in der Vergangenheit Häutungshemmer wie Dimilin 25 WP eingesetzt. Von Insektiziden ist aber grundsätzlich abzuraten, da bei falscher Anwendung

auch natürliche Gegenspieler dezimiert und eine Massenvermehrung begünstigt werden könnte (Pausch 1987).

2 Fragestellung und Ziele

Im Jahr 2013 wurde in Niederösterreich der Befall eines ca. 10 ha großen Fichtenbestandes des Stiftes Zwettl durch die große Fichtengespinstblattwespe gemeldet. Im Winter 2013/14 führte man bereits erste Probegrabungen durch. Seit 2014 wird diese Population überwacht und durch das Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz (IFFF) der Universität für Bodenkultur wissenschaftlich untersucht. Ziel dieser Arbeit war es, die Überwinterungsphase 2015-2016 von *Cephalcia abietis* L. Nymphen genauer zu beschreiben.

Folgende Fragestellungen sollten bearbeitet werden:

1. Wie verändert sich die Populationsdichte von November 2015 bis März 2016?
2. In welchem Entwicklungszustand befinden sich die überwinternden Nymphen?
3. Ist ein Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung der Ruhelarven vom Spätherbst zum Frühjahr erkennbar?
4. Gibt es einen Zusammenhang zwischen Gewicht und Geschlecht der Ruhelarven und welche Möglichkeiten ergeben sich daraus für eine Geschlechterbestimmung der Nymphen?
5. Wie ändert sich der physiologische Zustand (Frosthärte, Atmungsaktivität) und der Energiestatus (Fettreserven) der Nymphen während der Überwinterung?

3 Material und Methoden

3.1 Untersuchungsgebiet

Südlich von Grafenschlag (Niederösterreich), 15 km südlich von Zwettl, befindet sich das ca. 10 ha große Befallsgebiet im sogenannten Miniwald im Revier Heubach, welches zum Besitz des Stiftes Zwettl gehört (Abb. 8 und 9). Dieser Bestand liegt im Wuchsgebiet 9.2 Waldviertel. Es handelt sich um einen Fichtenreinbestand mit einem Alter von 86 Jahren, auf einer Seehöhe von 780 m auf einem ebenen Gelände. Als Bodentyp findet man auf diesem Standort Pseudogley auf Gföhlner Gneis, der mittlere pH-Wert des Bodens liegt bei 3,9 (Operat, Revierförster Duhan, Stift Zwettl, pers. Mitteilung). Die mittlere Jahrestemperatur im Jahr 2015 betrug 8,4°C, der mittlere Jahresniederschlag 509 mm. Im Jahr 2016 lag die mittlere Jahrestemperatur bei 7,8°C, der mittlere Jahresniederschlag bei 617 mm (Quelle: www.zamg.ac.at).

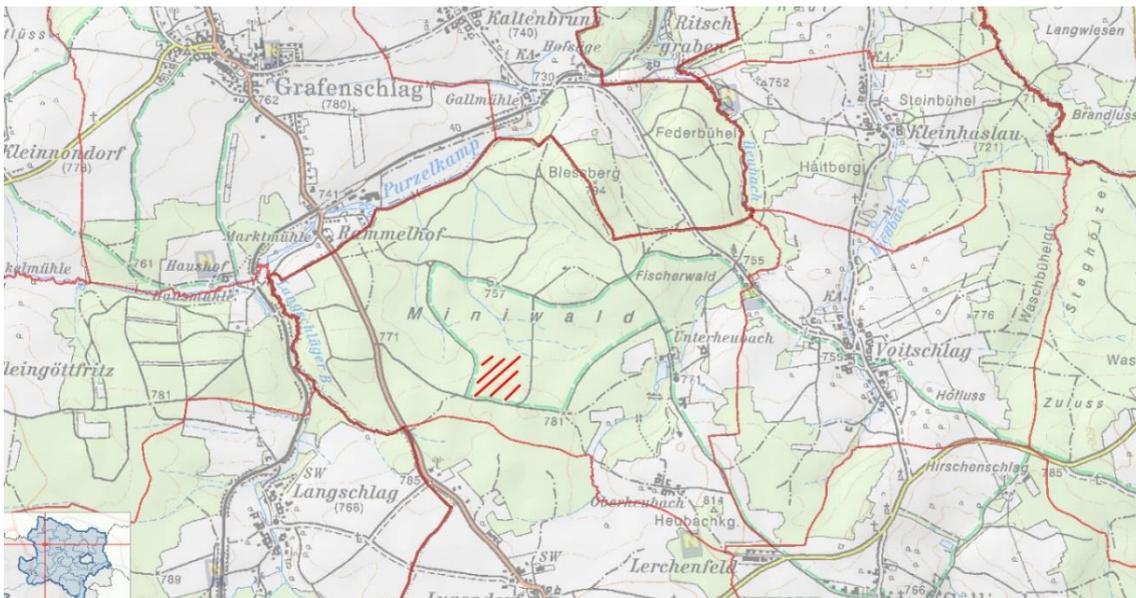


Abbildung 8: NÖ Atlas 4.0, Geografische Karte Grafenschlag Maßstab 1:20 000, die schraffierte rote Fläche markiert das Befallsgebiet (Quelle: <http://atlas.noel.gv.at/>).



Abbildung 9: NÖ Atlas 4.0, Orthofoto Grafenschlag Maßstab 1:20 000, die schraffierte rote Fläche markiert das Befallsgebiet (Quelle: <http://atlas.noe.gv.at/>).

3.2 Versuchsaufbau

Durch das Befallsgebiet wurden zwei Transekte in Nord-Süd und West-Ost Richtung gelegt. Entlang dieser Linien wurden 22 Probebäume ausgewählt und im Bereich der Kronenprojektion der Bäume Grabungen zur Entnahme der Nymphen durchgeführt (Abb. 10).

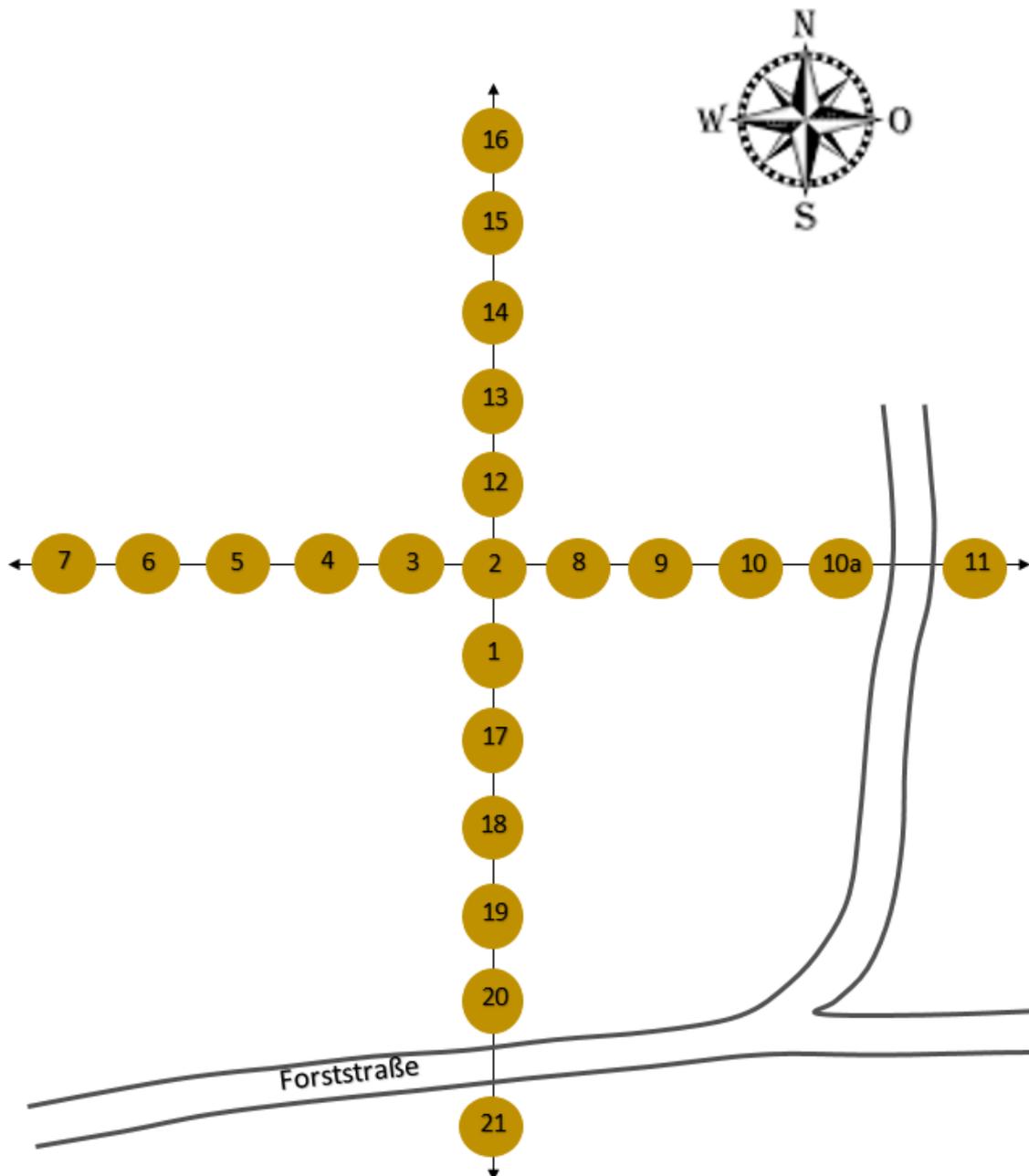


Abbildung 10: Anordnung der Probebäume innerhalb der 2 Transekte, welche von Norden nach Süden und von Westen nach Osten angelegt wurden.

Die erste Entnahme der im Boden ruhenden Nymphen erfolgte am 4. November 2015. Um die Dichteabnahme während der Überwinterung feststellen zu können, erfolgte am 2. März 2016 eine weitere Grabung. Dazu wurden spatentiefe Löcher im Ausmaß von 30x33 cm (0,1 m²) ausgehoben und das Erdmaterial in Jutesäcke gefüllt. Bei den Grabungen wurde ein Abstand zum Stamm von 1-3 m eingehalten.

Das Aussieben des Oberbodens erfolgte mit einem Doppelsieb mit einer Maschenweite von 5 mm (oben) bzw. 3 mm (unten) bereits vor Ort (Abb. 11). Die Säcke mit dem Bodenmaterial, das die Nymphen enthielt, wurden mit einer Schnur verschlossen und an das Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz (IFFF) nach Wien gebracht. Beim Transport legte man besonderes Augenmerk darauf, die Säcke nicht übereinander zu platzieren, um ein Quetschen der Nymphen möglichst zu vermeiden. Die durch das Graben entstandenen Löcher im Waldboden wurden mit Erdmaterial zugeschüttet.



Abbildung 11: Doppelsieb zum Durchsuchen des Erdmaterials auf Nymphen.

Der Brusthöhendurchmesser (BHD), der Probebäume wurde in einem Abstand von 1,30 m zum Boden gemessen (kluppiert). Zwei Datenlogger (Hobo, Pendant UA-001) wurden bei Baum Nr. 2 zur Temperaturoaufzeichnung platziert. Ein Datenlogger wurde im Boden ca. 25 cm tief vergraben, der zweite wurde in ca. einem Meter Höhe auf einer Stange mit Strahlungsschutz montiert (Abb. 12). Diese Logger zeichneten die Luft- und Bodentemperaturen im Versuchszeitraum November bis März auf, die Messungen erfolgten 4-mal pro Stunde. Bei jedem Versuchsbaum wurde außerdem eine Streu- und Bodenprobe zur Bestimmung der pH-Werte entnommen.



Abbildung 12: Platzierung der beiden Datenlogger bei Baum Nr. 2 im Befallsgebiet.

3.3 Dichteerhebung und Entwicklungszustand der Nymphen

Um die Belagsdichte der Nymphen im Mineralboden zu erheben, wurde das gesiebte Erdmaterial durchsucht und die gefundenen Nymphen, nach Baumnummern getrennt, mit etwas Erde in Frischhaltebeuteln aufbewahrt. Die Säcke kamen in Gitterkäfige, die geschützt vor direkter Sonneneinstrahlung, Regen und Nagern (Eichhörnchen, Mäusen etc.) im Institutsgarten aufgestellt wurden (Abb. 13).



Abbildung 13: Frischhaltebeutel zur Aufbewahrung der Nymphen in gesiebter Erde im Gitterkäfig.

Jede Nymphe wurde, unabhängig ob tot oder lebendig, gezählt. Die Anzahl der gezählten Tiere wurde mit 10 multipliziert, um die Dichte der Nymphen pro Quadratmeter zu berechnen. Dies wurde für jeden der 22 Versuchsbäume gemacht. Anschließend wurde aus diesen Einzeldaten pro Baum die mittlere Befallsdichte für die gesamte Fläche errechnet.

Zur Bestimmung des Nymphengewichts wurden die Nymphen mit lauwarmem Wasser aus einer Spritzflasche gespült, um anhaftendes Erdmaterial zu entfernen, und anschließend auf Küchenpapier zum Trocknen gelegt. Die trockenen, lebenden Nymphen wurden einzeln auf einer Mikrowaage (Mettler Toledo MT5) gewogen. Die Bestimmung des Gewichts erfolgte auf 0,01 mg genau.

Der Entwicklungszustand der Nymphen wurde unter dem Binokular (Heerbrugg Wild M8, 40x Vergrößerung) anhand der Entwicklung des Puppenauges bestimmt (Abb. 14). Nymphen, die lediglich die Punktaugen der Larven besaßen, wurden als Eonymphen klassifiziert, Nymphen, bei denen das Adultauge durch die Kopfkapsel sichtbar war, wurden den Pronymphen zugeordnet (vgl. Abb. 6). Vitalität und Farbe (grün, gelb) der Nymphen wurden dokumentiert und die Tiere auf äußerlich erkennbare Parasitierung überprüft. Tote oder parasitierte Tiere wurden ausgesondert und nicht für weitere Messungen verwendet.

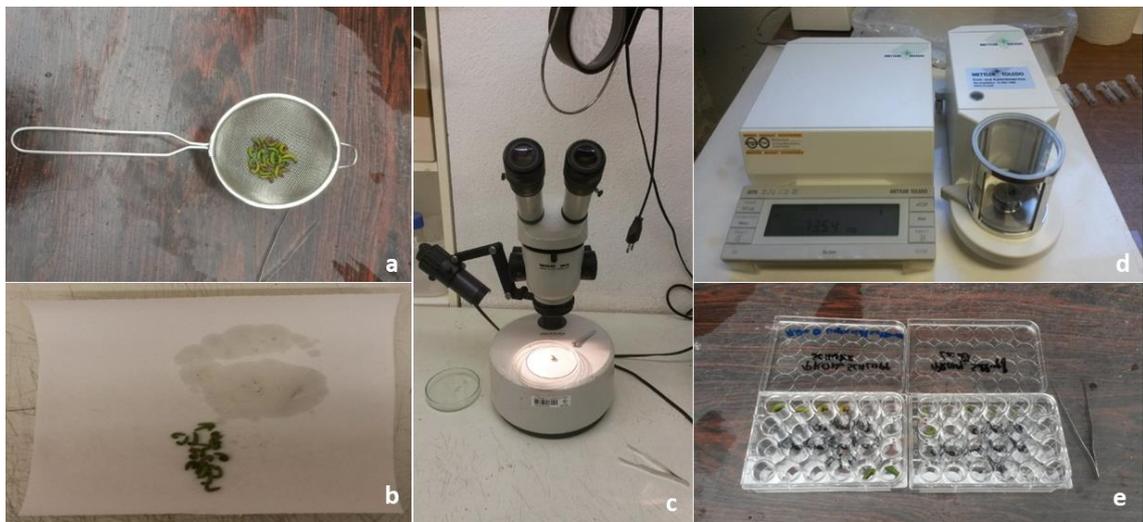


Abbildung 14 a-e: Prozedere der Gewichtsbestimmung der Nymphen. a: Spülen der Nymphen mit Wasser in einem Küchensieb. b: Trocknen der Nymphen auf Küchenpapier. c: Bestimmung des Entwicklungszustandes der Nymphen unter dem Binokular. d: Gewichtsbestimmung der Nymphen mittels Mikrowaage. e: Aufbewahrung der Nymphen einzeln in Kunststoff-Mikrotiterplatten.

Bei der Aufbewahrung in den Frischhaltebeuteln verpilzten im Laufe der Zeit sehr viele Nymphen. Um einen direkten Kontakt zwischen den Nymphen zu vermeiden (Gefahr der Pilzübertragung), wurden die Tiere einzeln in 24-Loch Kunststoff-Mikrotiterplatten (Costar, 24 Well) umgebettet. Hier erfolgte eine Aufteilung der Tiere nach Gewichtsklassen und Entwicklungszustand. Die Mikrotiterplatten wurden in Kunststoffboxen (20 x 20 x 14,5 cm, Deckel mit Gazeinsatz) gestellt, welche dann mit Erde aufgefüllt wurden, um möglichst bodenähnliche Temperatur- und Feuchtebedingungen zu simulieren (Abb. 15). Die Behälter wurden regengeschützt, unter Freilandbedingungen im Institutsgarten von November bis Juni aufgestellt. Die Tiere in den Platten wurden monatlich auf Vitalität, Verpilzung und sonstige Auffälligkeiten kontrolliert.

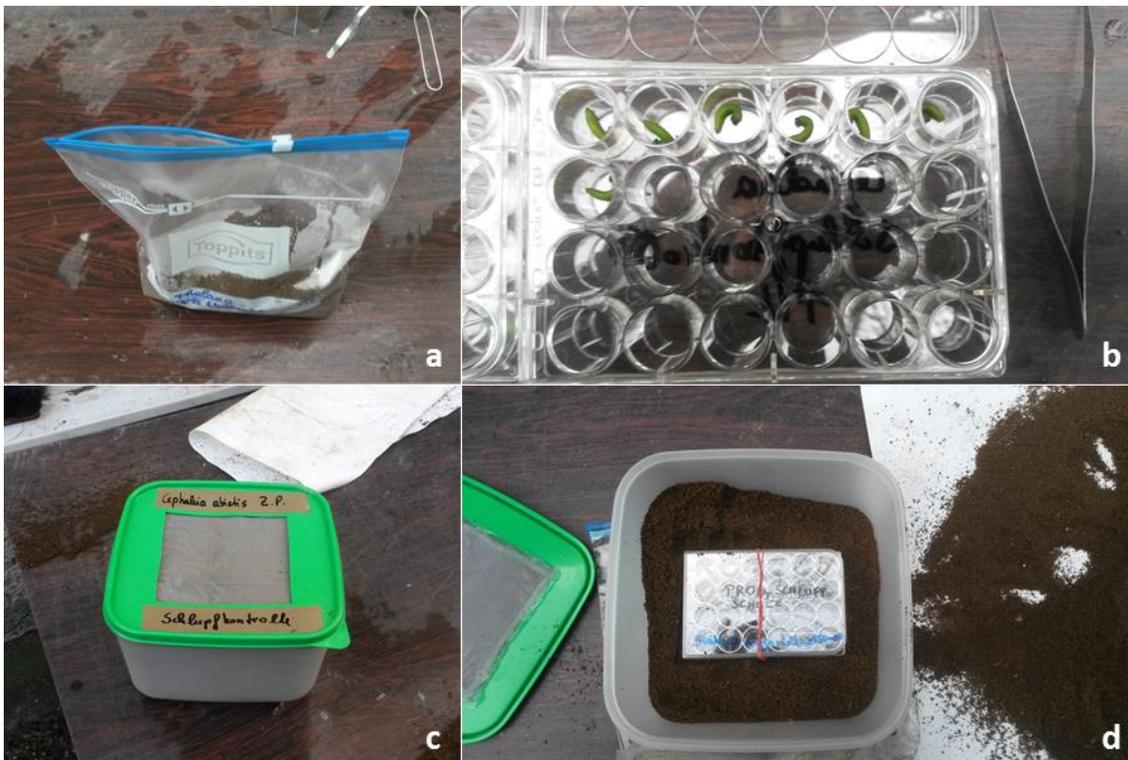


Abbildung 15 a-d: Die Lagerungsarten der Nymphen während des Versuchszeitraumes. a: Aufbewahrung der Nymphen mit Erdmaterial in einem offenen Frischhaltebeutel. b: Nymphen in den Vertiefungen der Kunststoff-Mikrotiterplatten. c: Kunststoffbox mit Deckel und Gazeinsatz. d: Lagerung der Mikrotiterplatten in einer mit Erde befüllten Kunststoffbox.

3.4 Frostresistenz

Zur Bestimmung der Frosthärte der im Boden ruhenden Larven wurde der Unterkühlungspunkt (Supercooling-Point, SCP) gemessen. Der SCP ist jene Temperatur, bei der die Eisbildung im Körper beginnt. Dabei wird Kristallisationswärme freigesetzt (exotherme Reaktion), welche an einem Anstieg der Körpertemperatur leicht erkennbar ist. Ist alles Körperwasser gefroren, sinkt die Temperatur des Tieres wieder ab bis sie die Umgebungstemperatur erreicht hat (Abb. 16).

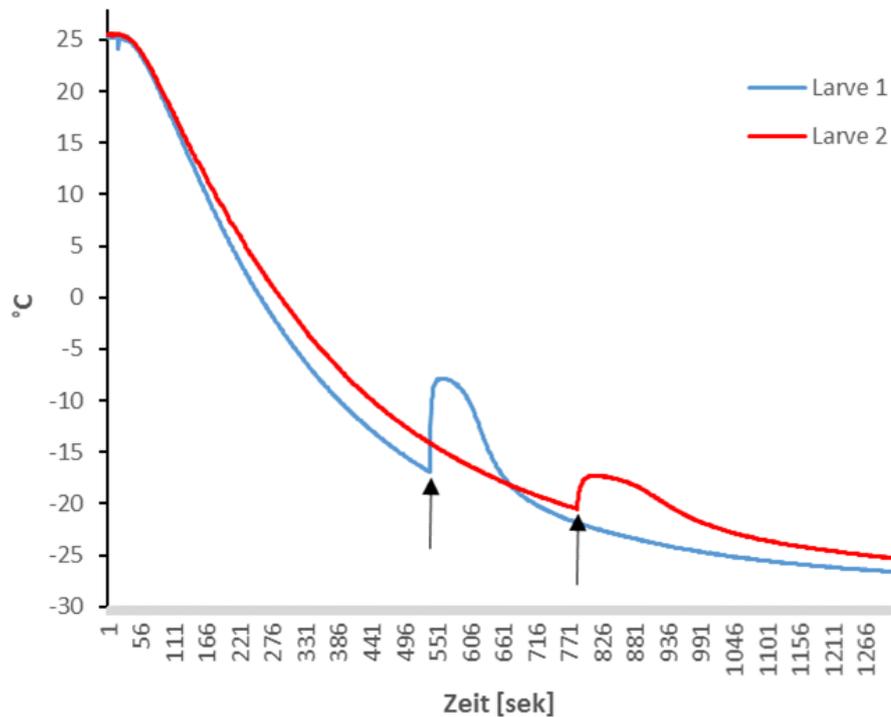


Abbildung 16: Temperaturanstieg beim Freiwerden von Kristallisationswärme durch das Frieren des Körperwassers beim Abkühlen der Tiere. Die schwarzen Pfeile markieren den Supercooling-Point zweier Larven.

Die SCP-Messungen erfolgten monatlich von November 2015 bis März 2016 an 10 leichten Pronymphen (60-80 mg) und 10 schweren Pronymphen (130-150 mg). Da sich die meisten Tiere schon im November im Pronymphenstadium befanden und die Zahl der geworbenen Eonymphen gering war, wurde die SCP-Messung bei Eonymphen nur im Dezember 2015 durchgeführt. Eine Einteilung der Eonymphen in die Gewichtsklassen 60-80 mg, 90-110 mg und 130-150 mg wie bei den Pronymphen war nicht möglich und so wurden lediglich 10 Eonymphen mit weniger als 100 mg und 10 Eonymphen mit mehr als 100 mg gemessen.

Für die SCP-Messung wurden die Nymphen einzeln in Eppendorf-Hütchen (2 ml) gelegt. In diese wurden die Thermoelemente (Riacon), welche über ein Messsystem (Omega OMB-DAQ-56) mit dem Computer verbunden waren, zur Larve geschoben. Es wurde darauf geachtet, die Tiere nicht zu quetschen. Zur Temperaturisolierung wurden die Eppendorf-Röhrchen mit den Nymphen in größere Röhrchen (15 ml) gesteckt. Danach kam die Messeinheit mit den Nymphen in eine handelsübliche Gefriertruhe (Liebherr GT1402), welche auf -30°C gekühlt war. Die Temperatur der Larve wurde einmal pro Sekunde gemessen und die Daten am PC aufgezeichnet (pDaqView 1.9). Mit dieser Apparatur war es möglich 10 Tiere gleichzeitig zu messen (Abb. 17 a-d).

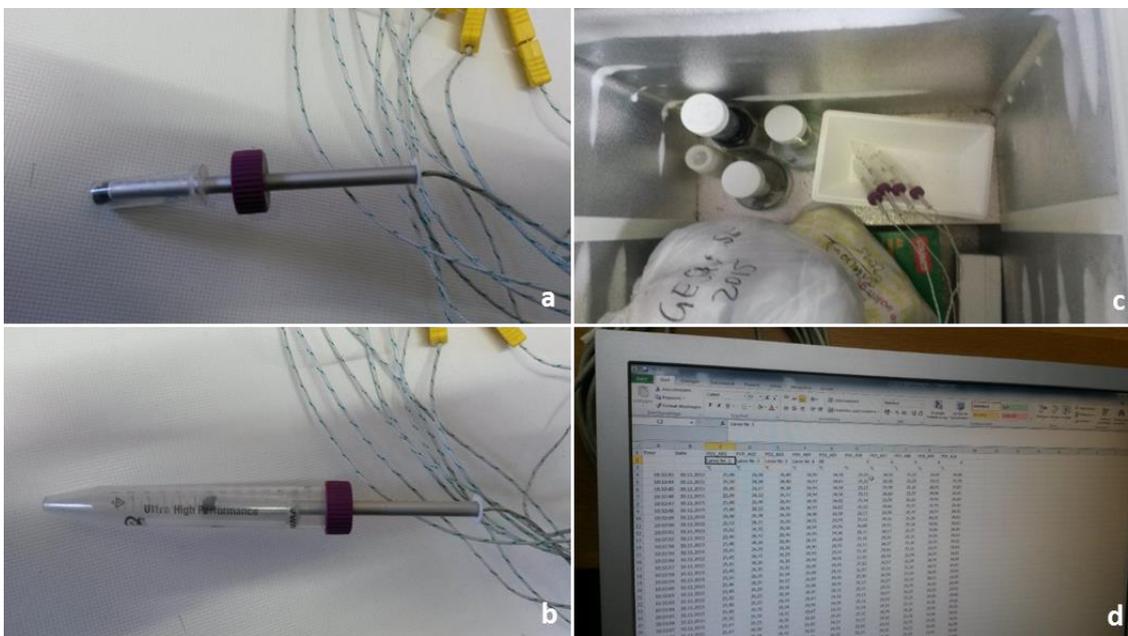


Abbildung 17a-d: Procedere der SCP-Messung der Nymphen. a: Thermoelement mit Nymphe in Eppendorf-Röhrchen. b: Messeinheit mit Isolierröhrchen. c: Gefriertruhe zur SCP-Messung. d: Aufzeichnung der Temperatur während der SCP-Messung.

Der SCP wurde in Abständen von 3-4 Wochen von Ende November 2015 bis Anfang März 2016 an je 10 männlichen (leicht) und 10 weiblichen (schwer) Pronymphen gemessen. Ergänzend wurden SCP-Messungen zu je 10 leichten und 10 schweren Eonymphen Mitte Dezember 2015 durchgeführt. Eine Übersicht der Messabfolge ist in Tabelle 1 dargestellt. Insgesamt wurde der SCP von 100 Pronymphen und 20 Eonymphen bestimmt.

Tabelle 1: Zeittafel der SCP-Messungen an Pro- und Eonymphen.

Datum	Pronymphen		Eonymphen	
	Männchen (leicht)	Weibchen (schwer)	Männchen (leicht)	Weibchen (schwer)
30.11.2015	1-10	11-20	-	-
16.12.2015	21-30	31-40	1-10	11-20
14.01.2016	41-50	51-60	-	-
11.02.2016	61-70	71-80	-	-
07.03.2016	81-90	91-100	-	-

Die für die Messungen eingesetzten Tiere wurden durchnummeriert.

3.5 Respirationsmessung

Der Sauerstoffverbrauch (Atmungsaktivität) von Pro- und Eonymphen wurde mit einem automatisch registrierenden Mikrorespirometer (Eigenbau) gemessen, das nach dem volumetrischen Prinzip nach Scholander et al. (1952), modifiziert nach Pruscha (1984), funktioniert. Zu diesem Zweck wurden 36 als gesund eingestufte Tiere ausgewählt, jeweils 18 Pronymphen und 18 Eonymphen. Die Hälfte der Tiere entstammte der Gruppe „leicht“ (60-80 mg, Männchen), die andere Hälfte der Gruppe „schwer“ (130-150 mg, Weibchen). Es wurden monatlich von November bis März immer dieselben Tiere gemessen.

Bei der Atmungsaktivitätsmessung wird der Sauerstoffverbrauch der Tiere pro Zeiteinheit gemessen. Das Kohlendioxyd, welches bei der Atmung entsteht, wird an Kalilauge gebunden, welche sich, durch ein Gitter getrennt vom Tier, an der Unterseite eines Kunststoffröhrchens als ein mit 20 % KOH getränkter Wattebausch befindet. Durch das Entfernen des CO₂ entsteht ein Unterdruck im Röhrchen. Dieser wird durch eine Mikroliterspritze, welche Luft nachliefert, ausgeglichen. Durch die Atmung der Tiere entsteht im Respirationsgefäß ein Unterdruck, welcher eine Niveauänderung der Ölsäule

mit sich bringt. Dadurch reagiert eine Lichtschranke und der Stempel der Mikroliterspritze wird durch einen Elektromotor hinuntergedrückt (Abb. 18 und 19).



Abbildung 18: Nymphen im Respirationsgefäß während der Vorbereitung für die Respirationmessung.

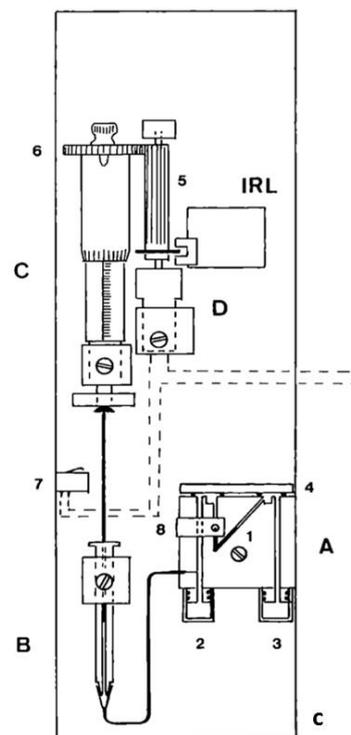
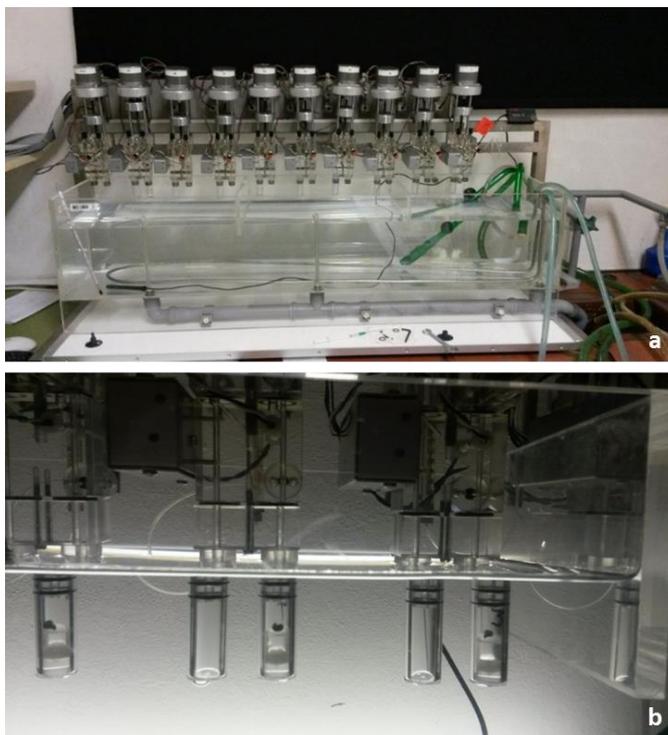


Abbildung 19 a-c: Respirationmessung der Nymphen. a: Respirometer mit den 10 Messstationen. b: Detailansicht der Nymphen während der Messung im Wasserbad. c: Schematische Darstellung des Respirometers nach Pruscha et al. (1984): A= Manometerblock, B= Mikroliterspritze, C= Mikrometerschraube, D= Motor mit Getriebe, IRL= Infrarot-Lichtschranke, 1= Manometer, 2= Respirationsgefäß, 3= Kompensationsgefäß, 4= Manometerverschluss, 5= Kunststoffritzel, 6= Zahnrad, 7= Endschalter.

Die Messungen erfolgten bei einer Wassertemperatur von 10-11,5°C (tiefere Temperaturen zu erzeugen war mit der vorhandenen Raumklimatisierung nicht möglich) und einer Raumtemperatur von 16-17°C nach einer Akklimatisation der Tiere im Wasserbad von 30 Minuten. Die Atmungsaktivität der Tiere wurde zwischen 4,5 und 16 Stunden aufgezeichnet. Von November 2015 bis März 2016 wurden je 9 leichte und 9 schwere Pronymphen und je 9 leichte und 9 schwere Eonymphen (insgesamt 36 Tiere) verwendet, an denen in 3 bis 4-wöchigen Abständen die Respirationsraten bestimmt wurden (Tabelle 2). Da einige der ursprünglich 36 Tiere ab dem Monat Februar optisch nicht mehr vital aussahen und auf Berührung kaum oder gar nicht mehr reagierten, wurden an zusätzlichen 18 Tieren Respirationsmessungen durchgeführt. Unmittelbar vor jeder Messung wurden die Nymphen mit der Mikrowaage gewogen, da auch der Gewichtsverlust der Tiere erfasst und das Körpergewicht für die Berechnungen des Sauerstoffverbrauchs herangezogen wurde. Für die Auswertung wurden Zeiträume mit gleichmäßigem Sauerstoffverbrauch der Nymphen zwischen 3 und 6 Stunden herangezogen und die vom Gerät aufgezeichneten counts mit einem Umrechnungsfaktor für die 100 µl Spritze multipliziert, um das Ergebnis in Mikroliter (Sauerstoff) anzugeben. Der Sauerstoffverbrauch wurde nun für eine Stunde berechnet und durch das Nymphengewicht (in mg) dividiert, um den Sauerstoffverbrauch der Tiere pro Milligramm Körpergewicht und Stunde zu erhalten. Einzelne tote Tiere wurden im Verlauf des Versuchs durch vitale Nymphen aus dem Freiland ersetzt.

Tabelle 2: Zeittafel der Respirationsmessung an Pro- und Eonymphen.

Datum	Pronymphen		Eonymphen	
	Männchen (leicht)	Weibchen (schwer)	Männchen (leicht)	Weibchen (schwer)
23-30.11.2015	1-9	10-18	19-27	28-36
14-17.12.2015	1-9	10-18	19-27	28-36
12-14.01.2016	1-9	10-18	19-27	28-36
08-11.02.2016	1-9	10-18	19-27	28-36 37-45
11-12.03.2016	1-9 50-54	10-18 46-49	19-27	28-36 37-45

Die für die Messungen eingesetzten Tiere wurden durchnummeriert.

3.6 Bestimmung des Lipidgehalts

Nach der Methode von Bohlander (1996) wurden die Fettreserven der Nymphen während der Wintermonate ermittelt. Jedes Monat wurden 20 Tiere in flüssigem Stickstoff schockgefroren, beziehungsweise Tiere, an denen der SCP gemessen wurde, tiefgefroren und anschließend in einem Lyophilisator (LH Leybold, LYOVAC GT2) gefriergetrocknet. Von den ausgewählten Tieren wurde vor und nach der Trocknung das Gewicht bestimmt (Mettler Toleo MT5), aus der Differenz zwischen Frischgewicht (FG) und Trockengewicht (TG) wurde der Wassergehalt berechnet. Der Wassergehalt in Prozent (%) wurde mit der Formel $\frac{FG-TG}{FG} * 100$ berechnet. Insgesamt wurde der Fettgehalt von November 2015 bis März 2016 an 120 Tieren bestimmt. Tabelle 3 gibt einen Überblick über die Messabfolge.

Tabelle 3: Zeittafel der Lipidmessung an Pro- und Eonymphen.

Datum	Pronymphen		Eonymphen	
	Männchen (leicht)	Weibchen (schwer)	Männchen (leicht)	Weibchen (schwer)
30.11.2015	1-10	11-20	-	-
16.12.2015	21-30	31-40	1-10	11-20
14.01.1016	41-50	51-60	-	-
11.02.2016	61-70	71-80	-	-
07.03.2016	81-90	91-100	-	-

Die für die Messungen eingesetzten Tiere wurden durchnummeriert.

Die gefriergetrockneten Nymphen wurden einzeln mit 1ml MeOH/H₂O (Methanol/Wasser, 1:1, v:v), in einem 10 ml Glas-Zentrifugenröhrchen homogenisiert (Janke & Kunkel Ultra-Turrax T25) und anschließend im Ultraschallbad (Transsonic TS 540) bei 30°C für je 5 min extrahiert. Danach wurden die Proben 3 min bei 4.000 Umdrehungen pro Minute zentrifugiert (Heraeus Sepatech Varifuge 3.0R). Das Abheben und Überführen des Überstandes in ein neues Zentrifugenröhrchen erfolgte mit einer Pasteurpipette. Der Rückstand wurde nach Zugabe von weiteren 1ml MeOH/H₂O für 5 min nochmals im Ultraschallbad extrahiert und danach zentrifugiert. Dieser Überstand wurde wieder abgehoben und mit dem vorigen vereinigt. Der Rückstand im Zentrifugenröhrchen wurde nun 3-mal mit Chloroform (CHCl₃) extrahiert und jedes Mal zentrifugiert. Die Überstände wurden mit anderen Überständen vereinigt, gut gemischt (IKA MS2 Minishaker) und abermals für 10 min zentrifugiert. Die obere, methanolisch-wässrige Phase wurde mit der Pasteurpipette abgehoben und verworfen. Darauffolgend wurden die Überstände nochmals mit 1ml CHCl₃ (Sigma) versetzt, zentrifugiert und die restliche methanolisch-wässrige Phase abgehoben und verworfen. Die Proben wurden über Nacht im Wasserbad bei 60°C unter einem Abzug getrocknet (CHCl₃ entfernt). Die getrockneten Proben wurden in 600 µl CHCl₃ gelöst und jeweils 3 200 µl Teilmengen in Eppendorf-Röhrchen bei -20°C in der Tiefkühltruhe bis zur Messung gelagert. Für die

photometrische Bestimmung des Lipidgehalts wurde das Lösungsmittel der Probe entfernt (Abblasen mit N₂), die getrocknete Probe mit 1 ml Hydroxylamin (Merck) versetzt und im Wasserbad auf 60°C erhitzt. Zwischendurch wurde das Röhrchen geschüttelt (Vortex) und danach 5 min bei Raumtemperatur abgekühlt. Die Proben wurden mit 2,5 ml Eisenperchlorat-Reagenz (Aldrich) versetzt und geschüttelt. Im Anschluss wurden die Proben in Einweghalbmikro-Kunststoffküvetten (Brand 2,5 ml makro) überführt und im Spektralphotometer (Thermo Scientific Genesis 10 vis) bei 530 nm gemessen.

Als Standard wurden 100 µl Ölsäure-Methylester (OME) Stammlösung (0,87 g/ml) mit CHCl₃ auf 10 ml aufgefüllt (0,87 % Lösung) und in 25 µl-Schritten von 25-400 µl in Glaszentrifugenröhrchen pipettiert und getrocknet. Diese wurden dann, wie die Proben, mit Hydroxylamin- und Eisenperchloratreagenz versetzt und im Spektralphotometer bei 520 nm gegen Blank (1 ml Hydroxylamin Reagenz + 2,5 ml Eisenperchlorat Reagenz) gemessen.

Die Ölsäure-Methylester-Standards wurden mit den entsprechenden Extinktionswerten in einer Grafik dargestellt, und durch die Punkte eine Gerade gelegt. Das Bestimmtheitsmaß R² für die Kalibrierkurve betrug 0,9949 (Abb. 20). Mit folgender Formel wurden die Lipidgehalte berechnet:

$$\text{OME}_{\mu\text{g}} = \frac{\text{Wert}_{\text{Ext}} - b}{\frac{a}{\frac{\text{TG}}{3}}}$$

Der Extinktionswert (EXT) wurde durch die Messung der Proben ermittelt, die Konstanten a und b entstammen der Eichkurve (Abb. 20). Um Messungen wiederholen zu können, wurden die Proben gedrittelt. Für die Berechnungen wurde das Trockengewicht ebenfalls gedrittelt. Zur Berechnung des Fettgehaltes pro mg Frischgewicht der Nymphen wurde das Verhältnis Frisch- zu Trockengewicht (FG/TG) miteinbezogen, woraus sich folgende Formel ergab:

$$\text{OME}_{\mu\text{g}/\text{mg}} = \frac{\text{OME}_{\mu\text{g}}}{\frac{\text{FG}}{\text{TG}}}$$

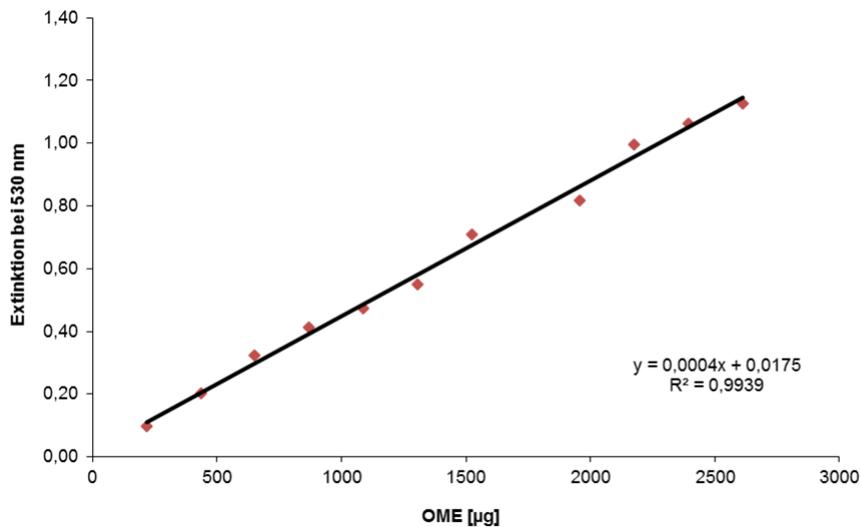


Abbildung 20: Eichkurve der OME-Standard-Reihe zur Berechnung der Lipidgehalte von *C. abietis* Nymphen.

3.7 Messung der Kopfkapselbreite

Um festzustellen, ob zwischen Kopfkapselbreite, Gewicht und Geschlecht ein Zusammenhang besteht, wurden bei Pronymphen unterschiedlicher Gewichtsklassen Kopfkapselmessungen durchgeführt. Die drei untersuchten Gewichtsklassen umfassten Tiere mit einem Frischgewicht von 60-80 mg (Gewichtsklasse leicht), 90-110 mg (Gewichtsklasse mittel) und 130-150 mg (Gewichtsklasse schwer). Es wurden Tiere im April und Juni vermessen (Tab. 4). Die Nymphen wurden auf ein Objektmikrometer gelegt und die Kopfkapselbreite unter einem Binokular (Wild M8) bei 25-facher Vergrößerung gemessen (Abb. 21).

Tabelle 4: Zeittafel der Kopfkapselmessungen und Anzahl der Pronymphen von *C. abietis* in den verschiedenen Gewichtsklassen.

Datum	Pronymphen		
	60-80 mg (leicht)	90-110 mg (mittel)	130-150 mg (schwer)
13.04.2016	9	-	9
16.06.2016	23	15	24



Abbildung 21: Messung der Kopfkapselbreite mit Hilfe eines Objektmikrometers unter dem Binokular.

3.8 Schlüpfkontrolle im Frühjahr

Die Schlüpfkontrolle der Pronymphen erfolgte anhand von Tieren aus den 3 Gewichtsklassen leicht (60-80 mg), mittel (90-110 mg) und schwer (130-150 mg). Ausgewählte Nymphen wurden am 08. März 2016 gewogen, in Mikrotiterplatten gegeben und in Schachteln verpackt, um die Larven vor direktem Licht zu schützen. Die Tiere wurden unter verschiedenen Bedingungen gehalten: (1) 16L:8D (Photoperiode: 16 Stunden Licht, 8 Stunden Dunkel) bei 20°C Tag und 15°C Nacht im Klimaschrank; (2) 16L:8D bei konstant 15°C Tag im Klimaschrank und (3) unter Freilandbedingungen im Institutsgarten des IFFF (Tab. 5). Am 24. März 2016 wurde in eine Vertiefung der Platte 3 mm Wasser gefüllt, um ein Vertrocknen der Larven zu verhindern. Die Larven wurden wöchentlich von Ende April 2016 bis Mitte Juni 2016 auf Parasitierung, Mortalität und Entwicklungszustand untersucht. Bei den fertig entwickelten Wespen wurde das Geschlecht unter dem Binokular (Wild M8) bestimmt.

Tabelle 5: Anzahl der Pronymphen für die Schlüpfkontrolle unter verschiedenen Lagerungsbedingungen.

Gewichtsklasse	Temperatur		
	20°C/15°C Klimaschrank 16L:8D (Linder FKv 544)	15°C Klimaschrank 16L:8D (Liebherr LL5000)	Freiland
Leicht (60-80 mg)	12	12	12
Mittel (90-110 mg)	12	10	10
Schwer (130-150 mg)	12	12	9

3.9 Boden pH-Werte

Der pH-Wert wurde mit einem pH-Meter (Sentron) mit einer Gelelektrode bestimmt. Es wurden jeweils 5 g der frischen Bodenproben eingewogen und mit je 25 ml H₂O oder CaCl₂ (gesättigte Calciumchloridlösung) versetzt, gerührt und über Nacht stehen gelassen. Der pH-Wert wurde am darauffolgenden Tag im Überstand gemessen.

3.10 Statistische Auswertungen der Daten

Die Zusammenstellung und Auswertung der Daten erfolgte mittels Excel 2013. Berechnet wurden Mittelwerte und Standardfehler. Für die statistischen Auswertungen wurde das Programm IBM SPSS Statistics 21 für Windows herangezogen. Es wurden Vergleiche der Mittelwerte durchgeführt. Beim Vergleich zweier Gruppen wurde ein T-Test für unabhängige Stichproben angewendet, beim Vergleich von mehr als zwei Gruppen wurde eine einfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) zur statistischen Auswertung herangezogen. Statistisch signifikante Unterschiede zwischen zwei Untergruppen wurden mit einem Post-hoc Test (Scheffé) auf paarweise Mittelwertsunterschiede geprüft.

Bei den monatlichen Messungen von Atmungsaktivität, SCP, Gewicht, Lipid- und Wassergehalt von November bis März wurde für die statistische Auswertung eine Bonferoni-Korrektur durchgeführt.

Für alle statistischen Auswertung galten folgende Signifikanzniveaus:

- $p \leq 0,05$: signifikant ($\alpha= 5 \%$)
- $p \leq 0,01$: hoch signifikant ($\alpha= 1 \%$)
- $p \leq 0,001$: höchst signifikant ($\alpha= 0,1 \%$)

4 Ergebnisse

4.1 Dichteerhebung

Zum Zeitpunkt der Probesammlung im November 2015 lag die Befallsdichte im Mineralboden bei 318 ± 63 Nymphen/m², bei der Grabung im März waren es nur noch 265 ± 43 Nymphen/m². Insgesamt wurden bei den jeweils 22 Probegrabungen im November 700 Nymphen gefunden, davon hatten sich bereits 89,7 % zu Pronymphen entwickelt, die restlichen 10,3 % befanden sich im Eonymphenstadium. Bei den Grabungen im März wurden 583 Tiere gefunden davon waren 90,2 % Pronymphen, 9,6 % Eonymphen und 0,2 % befanden sich bereits im Puppenstadium (eine Puppe) (Tab. 6, Abb. 22).

Tabelle 6: Durchschnittliche Anzahl pro m² an Pronymphen und Eonymphen, sowie die Gesamtzahl der Nymphen (Mittelwert \pm Standardfehler) aus je 22 Probebäumen im November 2015 und März 2016.

Entwicklungszustand	November 2015 (n/m²)	März 2016 (n/m²)
Pronymphe	$285,5 \pm 54,0$	$239,1 \pm 40,7$
Eonymphe	$32,7 \pm 10,0$	$25,5 \pm 6,0$
Puppe	0	$0,5 \pm 0,5$
Gesamt	$318,2 \pm 63,1$	$265 \pm 43,5$

Neben 97 % grünen Nymphen wurden im Herbst 3 % gelbe Nymphen beobachtet, im März war das Verhältnis mit 92 % grünen Nymphen und 8 % gelben Nymphen ähnlich (Abb. 23). Etwa ein Viertel der im November ausgezählten Nymphen waren bereits vor dem Aussieben tot, wobei sich die Todesursache nicht feststellen ließ. Das Graben, der Transport und das Aussieben selbst spielten hierbei wahrscheinlich eine Rolle. Lediglich 2 % der Nymphen waren zu diesem Zeitpunkt offensichtlich von Pilzen befallen, eine Unterscheidung zwischen saprophytischen und entomopathogenen Pilzen wurde nicht getroffen.

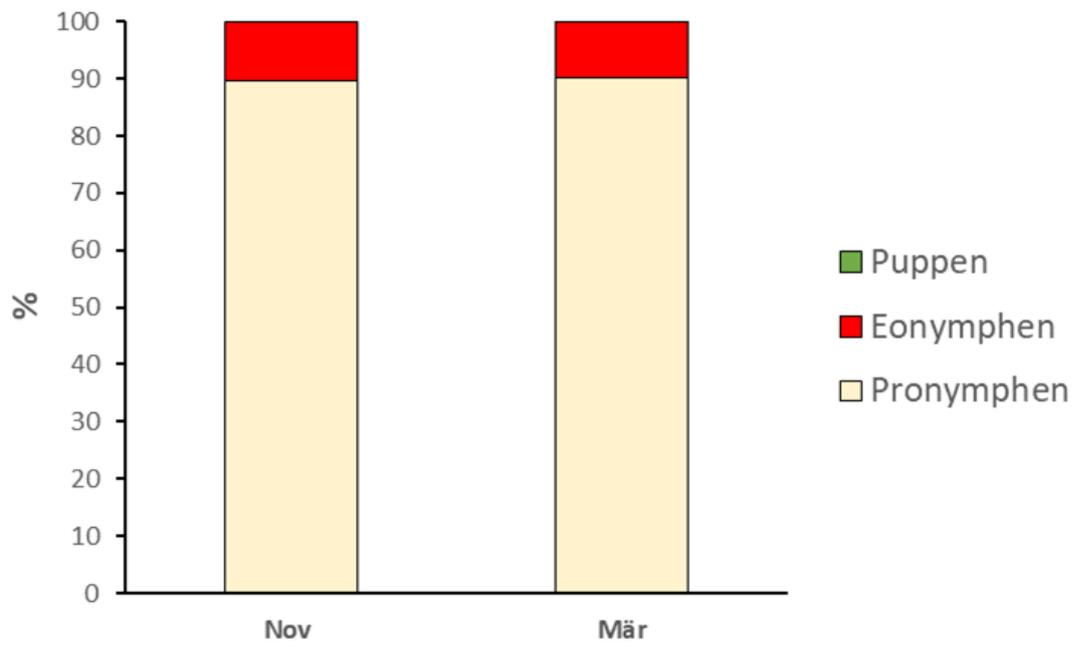


Abbildung 22: Prozentuale Verteilung von Eonymphen, Pronymphen und Puppen an den beiden Sammelterminen November 2015 und März 2016.



Abbildung 23: Farbvariationen der Nymphen.

Die Gewichtsverteilung der lebenden Nymphen zeigte eine 2-gipfelige Häufigkeit bei 71-75 mg und bei 141-145 mg (Abb. 24). Tiere aus dem Gewichtsbereich 60–80 mg waren ausnahmslos Männchen, Tiere aus dem Gewichtsbereich 130-150 mg ausschließlich Weibchen. Aus diesen Gewichtsklassen wurden Tiere für die nachfolgenden physiologischen Untersuchungen herangezogen, um eine eindeutige Zuordnung der Geschlechter treffen zu können. Im Bereich zwischen 90 und 110 mg sollten männliche und weibliche Tiere gemeinsam vorkommen. Die Geschlechtsdifferenzierung wurde durch Kopfkapselmessungen und Schlupfkontrollen ergänzt.

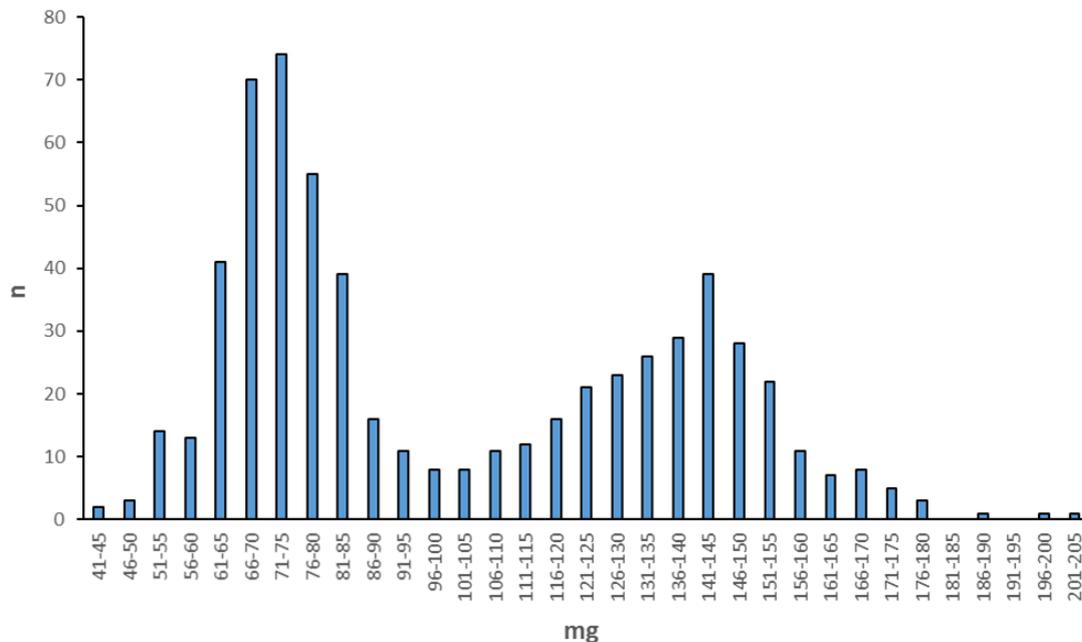


Abbildung 24: Gewichtsverteilung der lebenden Nymphen, eingeteilt in 5 mg Gewichtsklassen von 40 bis 205 mg.

In Tabelle 7 und Abbildung 25 sind die Verteilung und der Entwicklungszustand der Nymphen bei den einzelnen Probebäumen im November 2015 und März 2016 dargestellt. Die höchsten Larvendichten im November befanden sich im Zentrum der Fläche bei Baum Nr. 2 (1200 Ruhelarven/m²) und bei Baum Nr. 14 (1060 Ruhelarven/m²). Unter Bäumen, die abseits vom Zentrum stehen, wie z.B. Baum Nr. 20 (50 Ruhelarven/m²) und Baum Nr. 21 (40 Ruhelarven/m²) wurden die wenigsten Nymphen gefunden. Die höchsten Zahlen an Eonymphen wurden ebenfalls im Zentrum der Befallsfläche gefunden. Diese stellen die sogenannten Überlieger dar, das bedeutet, dass diese Tiere noch mindestens ein weiteres Jahr im Boden bleiben und sich nicht wie die Pronymphen im darauffolgenden Frühling 2016 verpuppen und als adulte Wespen schwärmen. Im März befand sich die höchste Nymphendichte bei Baum Nr. 14 (960 Nymphen/m²), die geringste bei Baum Nr. 21 (20 Ruhelarven/m²), der weit abseits vom Zentrum steht. Die meisten Eonymphen wurden unter Baum Nr. 6 gefunden.

Tabelle 7: Verteilung und Entwicklungszustand der Nymphen aus den Bodenproben mit einer Fläche von 0,1 m², unter den 22 Probebäumen im November 2015 und März 2016.

Baum	Pronymphen		Eonymphen		Puppen		Tiere/0,1m ²	
	Nov	Mär	Nov	Mär	Nov	Mär	Nov	Mär
1	30	20	0	1	0	0	30	21
2	101	10	19	0	0	0	120	10
3	32	25	2	2	0	0	34	27
4	42	32	9	5	0	0	51	37
5	27	32	2	4	0	0	29	36
6	21	16	5	9	0	0	26	25
7	26	12	2	0	0	0	28	12
8	10	35	0	0	0	0	10	35
9	35	44	2	4	0	0	37	48
10	46	38	6	6	0	0	52	44
10a	10	16	0	0	0	0	10	16
11	8	6	0	1	0	0	8	7
12	15	41	0	0	0	0	15	41
13	20	20	0	2	0	0	20	22
14	94	90	12	6	0	0	106	96
15	13	22	3	6	0	0	16	28
16	32	23	4	7	0	0	36	30
17	12	6	2	0	0	0	14	6
18	32	19	0	2	0	0	32	21
19	14	10	3	0	0	0	17	10
20	4	8	1	1	0	0	5	9
21	4	1	0	0	0	1	4	2
Σ	628	526	72	56	0	1	700	583

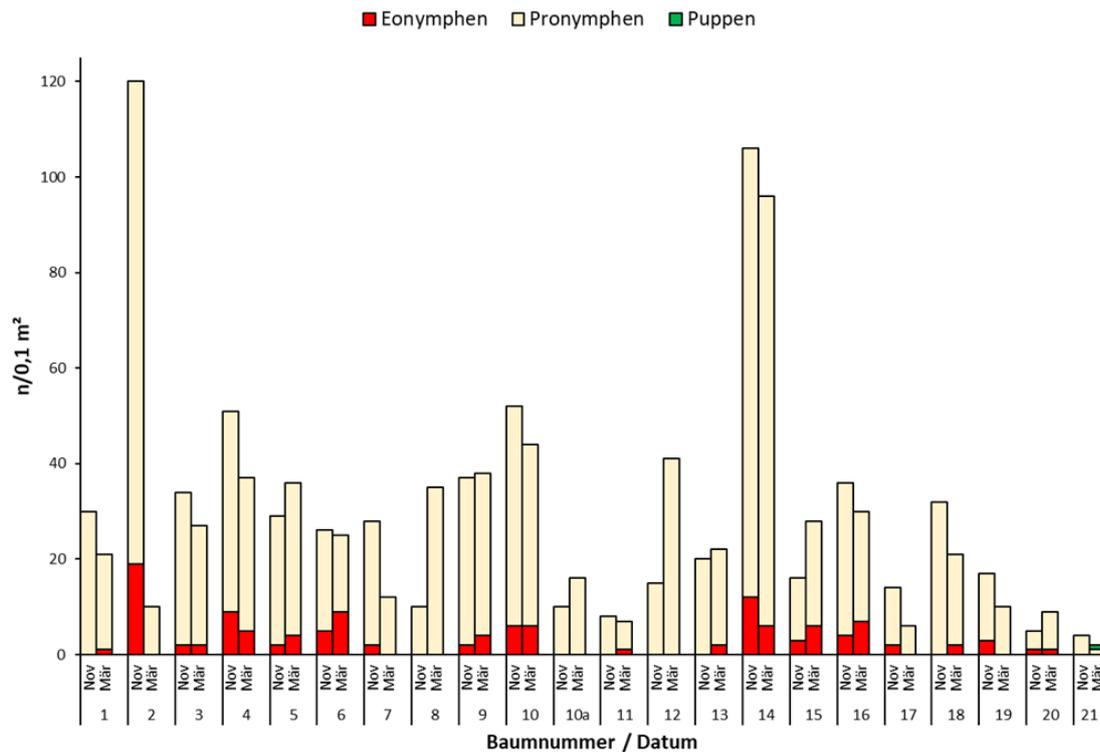


Abbildung 25: Anzahl und Verteilung der Pro- und Eonymphen bei den 22 Versuchsbäumen im November 2015 und März 2016.

Abbildung 26 zeigt die Dichteverteilung von Eonymphen, Pronymphen und Puppen pro Quadratmeter auf der Befallsfläche im November 2015 und März 2016. Die Belagsdichten der Pronymphen unterschieden sich im November ($285,5 \pm 54 /m^2$) und März ($239,1 \pm 44,7 /m^2$) nicht signifikant voneinander (t-Test, $p = 0,497$). Bei den Eonymphen lag die mittlere Belagsdichte im November bei $32,7 \pm 10$ Nymphen/ m^2 ; dieser Wert unterschied sich ebenfalls nicht signifikant vom März, wo die Belagsdichte pro m^2 bei $25,5 \pm 6$ lag (t-Test, $p = 0,583$).

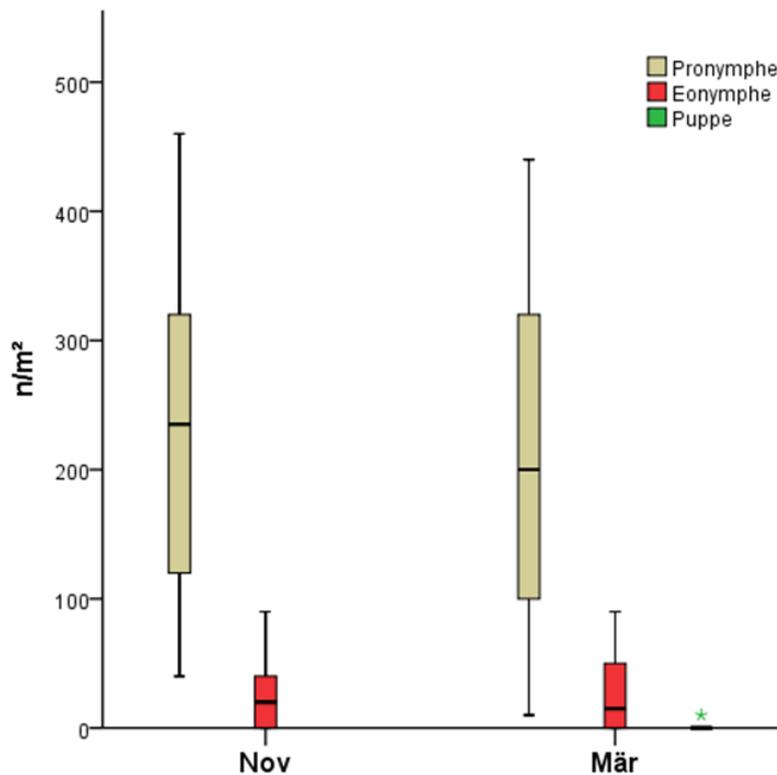


Abbildung 26: Dichteverteilung von Eonymphen, Pronymphen und Puppen pro m² (22 Probebäume) im November 2015 und März 2016. 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

4.2 Standortparameter

4.2.1 Luft- und Bodentemperaturen

In Tabelle 8 sind die monatlichen Temperaturwerte in °C (Minima, Maxima und Mittelwerte) für Luft und Boden über den gesamten Versuchszeitraum dargestellt. Die Bodentemperaturen bewegten sich in Grafenschlag von November bis März zwischen 9,1°C im November und 1,2°C im Jänner. Die Lufttemperatur lag zwischen 19,3°C im März und -15,9°C im Jänner. Im Institutsgarten lag das Temperaturmaximum im November bei 18,6°C und das Temperaturminimum im Jänner bei -7,4°C.

Tabelle 8: Monatliche Temperaturmittelwerte, -maxima und -minima in °C in Luft und Boden auf der Befallsfläche (Grafenschlag) und im Institutsgarten des IFFF (Wien).

Monat	Befallsfläche Boden Grafenschlag			Befallsfläche Luft Grafenschlag			Garten IFFF Wien		
	Min	Mittel	Max	Min	Mittel	Max	Min	Mittel	Max
Nov	3,7	6,70	9,1	-5,5	5,3	14,4	-1,8	9,4	18,6
Dez	3,3	4,6	5,8	-6,5	3,7	10,9	-1,3	4,9	11,6
Jän	1,2	1,9	3,5	-15,9	-1,7	11,3	-7,4	1,0	12,8
Feb	2,0	2,9	4,5	-5,4	1,6	13,5	0,9	6,3	16,4
Mär	1,9	2,7	5,2	-4,0	1,8	19,3	1,1	6,4	15,1

Von Ende Dezember bis Ende Jänner gab es eine Phase, in der die Lufttemperatur in Grafenschlag an einigen Tagen unter -5°C fiel, am 19.01.2016 lag das Tagesminimum bei knapp -16°C . Die Bodentemperatur fiel in diesem Zeitraum ebenfalls ab, der Tiefstwert am 05.01.2016 lag bei $+1,22^{\circ}\text{C}$. Damit lagen die Bodentemperaturen im Winter nie unter 0°C . Insgesamt war der Schwankungsbereich der Temperaturen im Boden weniger stark ausgeprägt als in der Luft (Abb. 27 und 28).

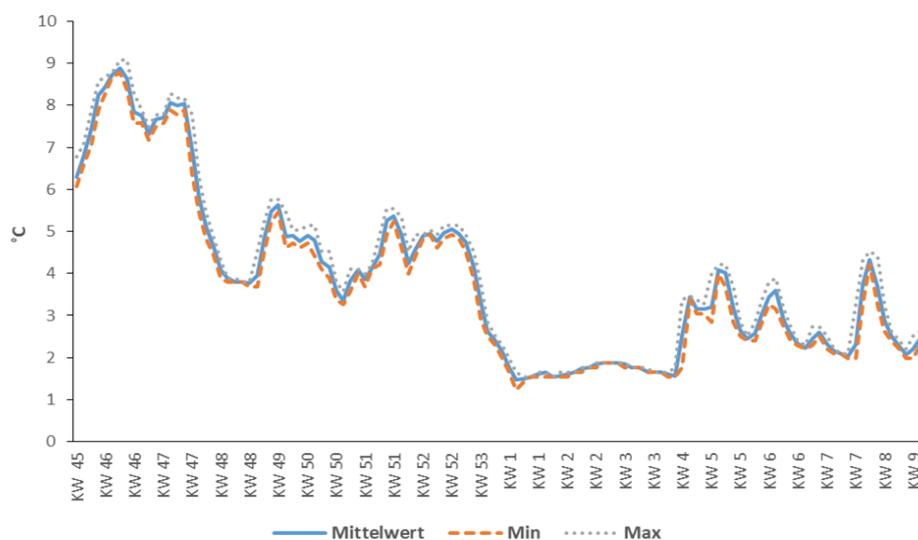


Abbildung 27: Temperaturverlauf (°C) im Boden (Grafenschlag) von November 2015 bis Anfang März 2016.

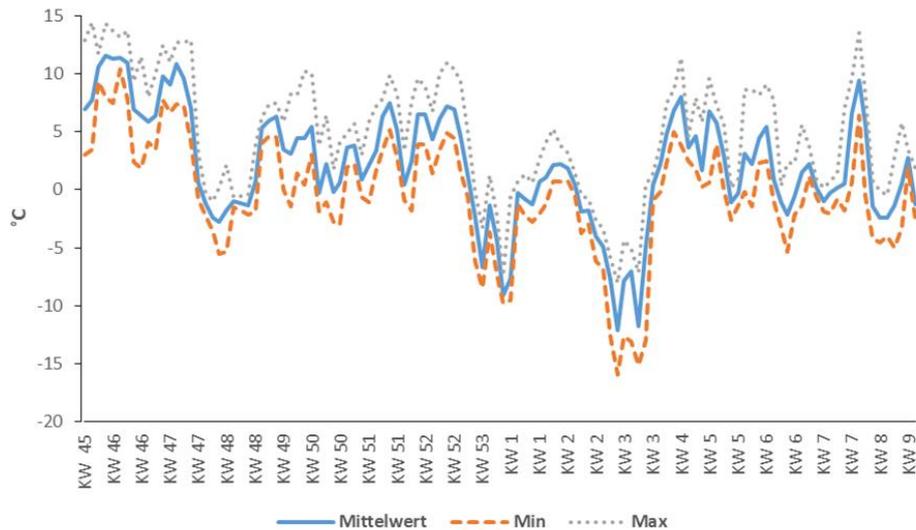


Abbildung 28: Temperaturverlauf (°C) in der Luft (Grafenschlag) von November 2015 bis Anfang März 2016.

Auch im Institutsgarten wurde der Lufttemperaturverlauf von Anfang November bis Ende Juni aufgezeichnet, da der Temperaturverlauf für die Schlupfkontrolle von großer Bedeutung war. Auch hier war wie im Befallsgebiet Ende Dezember und Ende Jänner ein markanter Temperaturabfall zu verzeichnen, der am 22.01.2016 mit $-7,40^{\circ}\text{C}$ seinen Höhepunkt erreichte (Abb. 29).

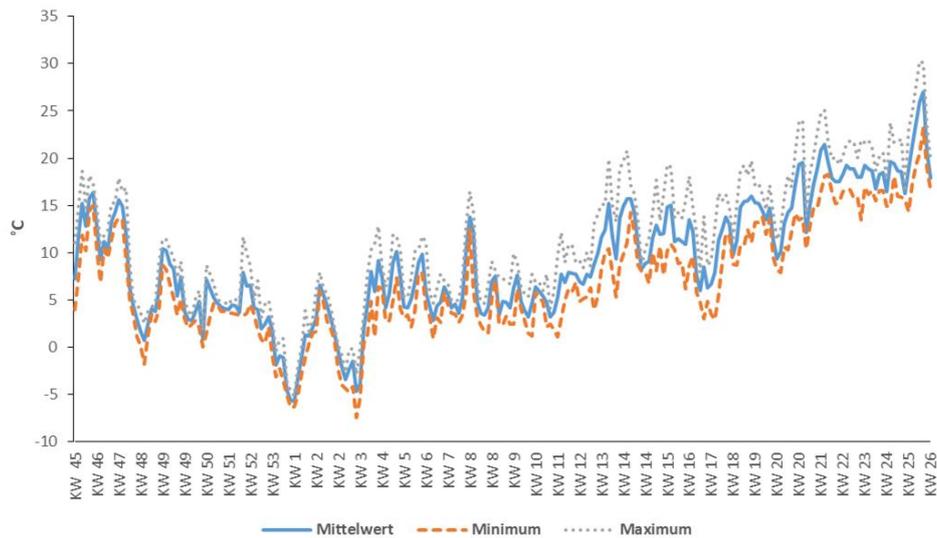


Abbildung 29: Temperaturverlauf (°C) in der Luft (Wien) von November 2015 bis Juni 2016.

4.2.2 Brusthöhendurchmesser der Probebäume

Da es durch den Fraß von *C. abietis* Larven zu deutlichen Zuwachsverlusten bei den betroffenen Fichten kommen kann und dies eventuell für weiterfolgende Beobachtungen relevant sein könnte, wurden die Brusthöhendurchmesser (BHD) der Probebäume gemessen. Der auf ganze Zahlen gerundete Brusthöhendurchmesser der 22 Probebäume am Befallsstandort lag zwischen 30 und 53 cm, im Mittel bei $40,7 \pm 1,2$ cm (Tabelle 9).

Tabelle 9: Brusthöhendurchmesser (BHD) in 1,3 m Höhe der Probebäume und Belagsdichte von *C. abietis* Nymphen im November 2015 und März 2016, hochgerechnet auf m² beim jeweiligen Baum.

Baum	BHD in cm (1,3 m Höhe)	Nymphen/m ²	
		Nov	Mär
1	39	300	210
2	47	1200	100
3	38	340	270
4	49	510	370
5	38	290	360
6	31	260	250
7	42	280	120
8	53	100	350
9	40	370	480
10	30	520	440
10a	40	100	160
11	39	80	70
12	38	150	410
13	34	200	220
14	46	1060	960
15	40	160	280
16	46	360	300
17	48	140	60
18	38	320	210
19	42	170	100
20	42	50	90
21	35	40	20

Ein schwach positiver Zusammenhang zwischen dem Brusthöhendurchmesser (BHD) und der Nymphendichte/m² im November lässt sich aus Abbildung 30 erkennen, die Ergebnisse sind jedoch nicht signifikant (Pearson Korrelationskoeffizient $r = 0,241$, $p = 0,279$). Je größer der BHD, desto höher die Belagsdichte unter dem jeweiligen Baum. Im März war keine Korrelation zwischen Brusthöhendurchmesser und Nymphendichte/m² erkennbar ($r = 0,098$, $p = 0,665$) (Abb. 30).

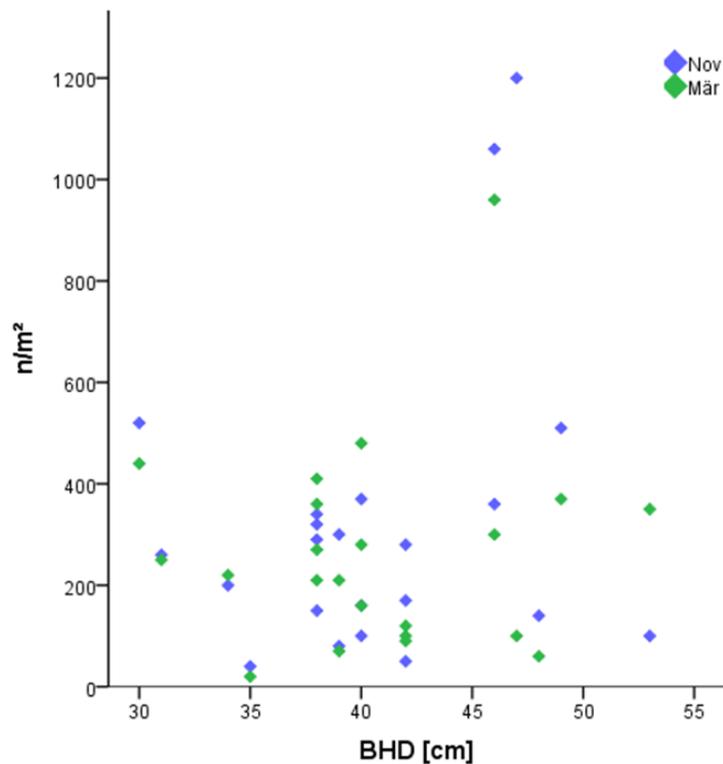


Abbildung 30: Zusammenhang zwischen dem Brusthöhendurchmesser (BHD) der Probestämme (n=22) und der Belagsdichte an Nymphen unter dem jeweiligen Baum im November bzw. März.

4.2.3 Boden pH-Werte

Da die Fichtengespinstblattwespe den Großteil ihres Lebens als Nymphe im Boden verbringt, wurden die pH-Werte im Oberboden bei den Versuchsbäumen im November 2015 gemessen. Es handelt sich um einen sauren Standort, die Boden-pH-Werte lagen zwischen 3,87 und 4,13, im Mittel bei $\text{pH } 3,97 \pm 0,02$ (Tab. 10).

Tabelle 10: pH-Werte im Oberboden unter den einzelnen Probebäumen im November 2015 im Befallsgebiet Grafenschlag.

Baum	Aktuelle Acidität (H₂O)	Potentielle Acidität (CaCl₂)	Nymphen/m²
1	3,99	3,47	300
2	3,90	3,46	1200
3	3,99	3,48	340
4	3,87	3,34	510
5	3,96	3,47	290
6	4,09	3,54	260
7	4,05	3,53	280
8	3,99	3,43	100
9	3,92	3,39	370
10	3,99	3,55	520
10a	3,96	3,49	100
11	3,95	3,41	80
12	4,00	3,45	150
13	4,00	3,49	200
14	3,87	3,27	1060
15	4,09	3,63	160
16	4,13	3,59	360
17	3,80	3,22	140
18	3,95	3,40	320
19	3,88	3,39	170
20	4,03	3,59	50
21	3,89	3,26	40

Ein schwach negativer Zusammenhang zwischen dem pH-Wert im Oberboden und der Befallsdichte unter den Probebäumen lässt sich in Abbildung 31 erkennen. Dieser ist jedoch nicht signifikant (Pearson Korrelationskoeffizient $r = -0,260$, $p = 0,242$). Mit steigendem pH-Wert waren die Belagsdichten im Boden geringfügig niedriger (Abb. 31).

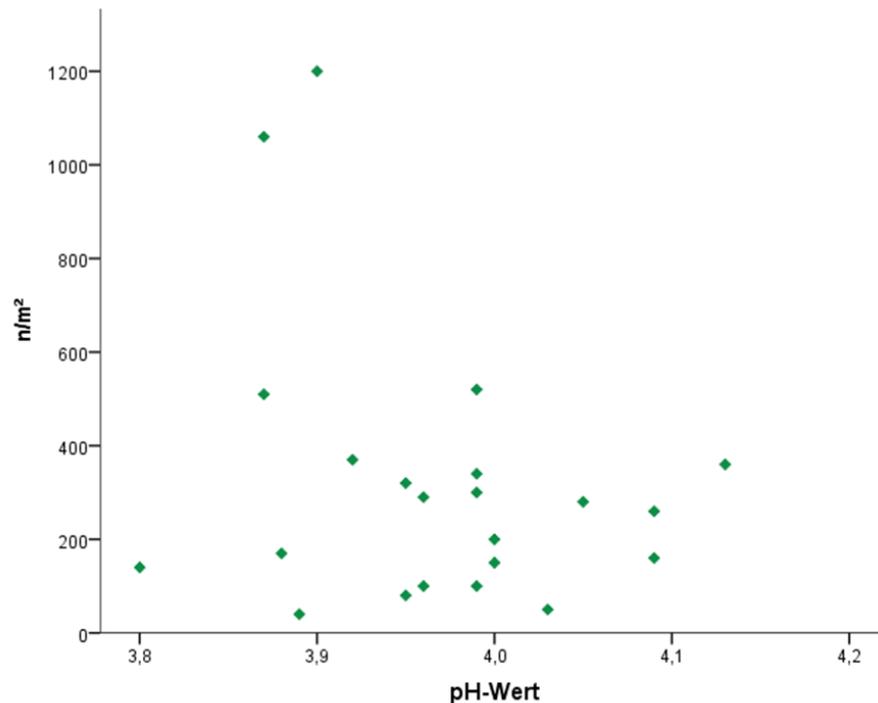


Abbildung 31: Zusammenhang zwischen dem pH-Wert des Oberbodens unter den Probebäumen ($n=22$) und der Belagsdichte an Nymphen unter dem jeweiligen Baum.

4.3 Nymphen

4.3.1 Geschlechtsbestimmung

4.3.1.1. Kopfkapselbreiten

Zur Unterscheidung der Geschlechter von *C. abietis* wurden neben den Gewichtsklassen leicht, mittel und schwer auch die Breiten der Kopfkapseln der Pronymphen verwendet. Die Kopfkapselmessungen wurden mit Freilandtieren aus der Bodenprobenahme von November 2015 durchgeführt. Zwischen den Kopfkapselbreiten von Pronymphen der Gewichtsklasse leicht (60-80 mg) und jenen der Gewichtsklasse schwer (130-150 mg) gab es einen höchst signifikanten Unterschied (t-Test, $p = 0,000$). Allerdings unterschieden sich die Tiere der mittleren Gewichtsklasse (90-110 mg) ebenso signifikant

sowohl von Tieren der leichten Gewichtsklasse als auch von Tieren der schweren Gewichtsklasse (Tab. 11).

Tabelle 11: Kopfkapselbreiten (mm, MW \pm SE) von *C. abietis* Pronymphen unterschiedlicher Gewichtsklassen.

	Anzahl	Kopfkapselbreite (mm)
Pronymphen „leicht“ (60 – 80 mg)	32	2,20 \pm 0,06 a
Pronymphen „mittel“ (90 – 110 mg)	15	2,42 \pm 0,03 b
Pronymphen „schwer“ (130 – 150 mg)	33	2,64 \pm 0,01 c

Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede in der Kopfkapselbreite zwischen den Gewichtsklassen an (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).

Die Ergebnisse zeigen, dass es im Übergangsbereich der Gewichtsklasse 90-110 mg nicht möglich ist, anhand der Kopfkapselbreiten das Geschlecht eindeutig zu bestimmen. Die Kopfkapselbreiten der mittleren Gewichtsklassen unterschieden sich signifikant von der leichten als auch von der schweren Gewichtsklasse (Abb. 32).

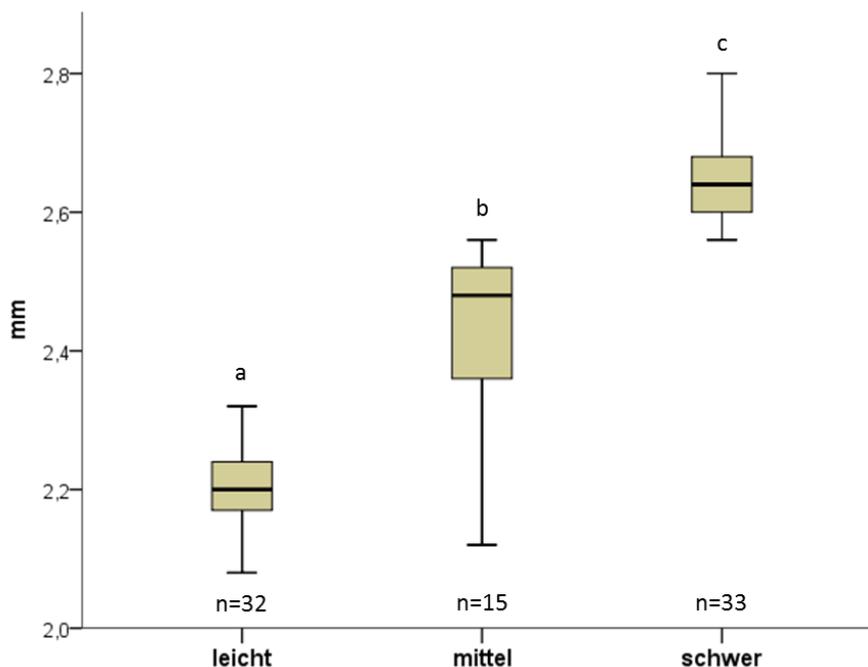


Abbildung 32: Kopfkapselbreiten (mm) von *C. abietis* Pronymphen aus den Gewichtsklassen leicht (60-80 mg), mittel (90-110 mg) und schwer (130-150 mg). Unterschiedliche Buchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede in der Kopfkapselbreite zwischen den Gewichtsklassen an (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Ein starker positiver Zusammenhang zwischen dem Pronymphengewicht und der Kopfkapselbreite lässt sich aus Abbildung 33 erkennen (Pearson Korrelationskoeffizient $r = 0,934$, $p = 0,000$). Mit steigendem Gewicht der Tiere nahmen parallel auch die Kopfkapselbreiten zu (Abb. 33).

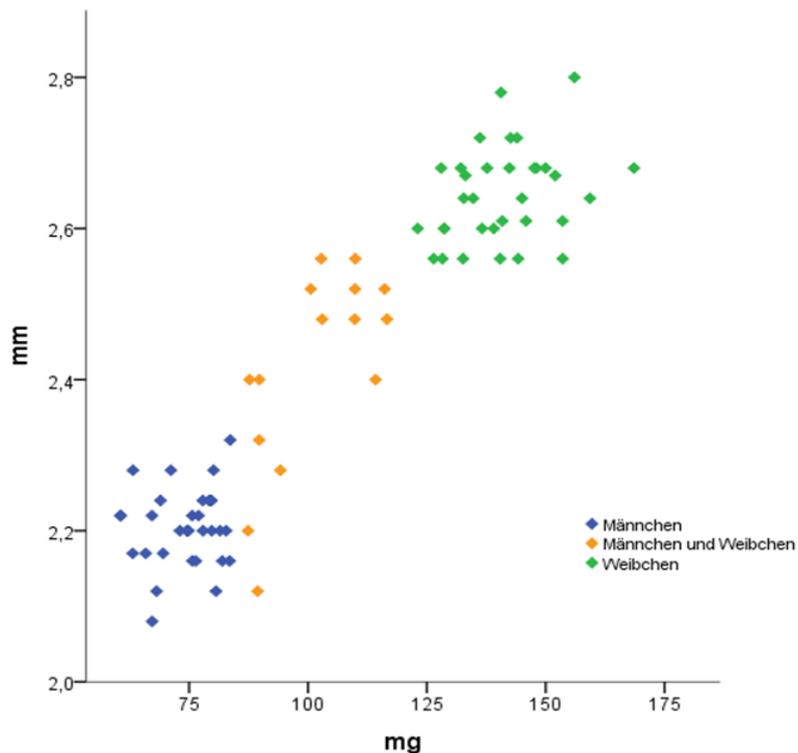


Abbildung 33: Zusammenhang zwischen dem Gewicht (mg) und der Kopfkapselbreite (mm) von Pronymphen (n=80).

4.3.1.2. Schlüpfkontrolle

Um das Geschlecht der Versuchstiere eindeutig anhand des Gewichts der Tiere zuordnen zu können, wurden die Tiere im Freiland von November bis Juni bis zum Schlüpfen der adulten Tiere einzeln gehalten, davon auch 18 gelbe Nymphen. In den Klimaschränken wurden die Tiere von Anfang März bis Ende Juni gehalten. Das Geschlecht der adulten Tiere konnte anhand morphologischer Unterschiede (Größe, Abdomenende dorsal und ventral) bestimmt werden. Von ursprünglich 119 Tieren aus den Klimaschränken und der Freilandhaltung entwickelten sich nur 20 Tiere (17 %) zu adulten Wespen, 16 Männchen und 4 Weibchen. Ein Großteil der Männchen und Weibchen schlüpften in der zweiten Maihälfte, einige Männchen und ein (gelbes) Weibchen auch schon Anfang bis Mitte Mai. Es schlüpften lediglich 2 Tiere in den Klimaschränken. Die erste Wespe (Männchen)

schlüpfte in der ersten Mai Woche bei 20°C Tag und 15°C Nacht im Klimaschrank (Abb. 34).

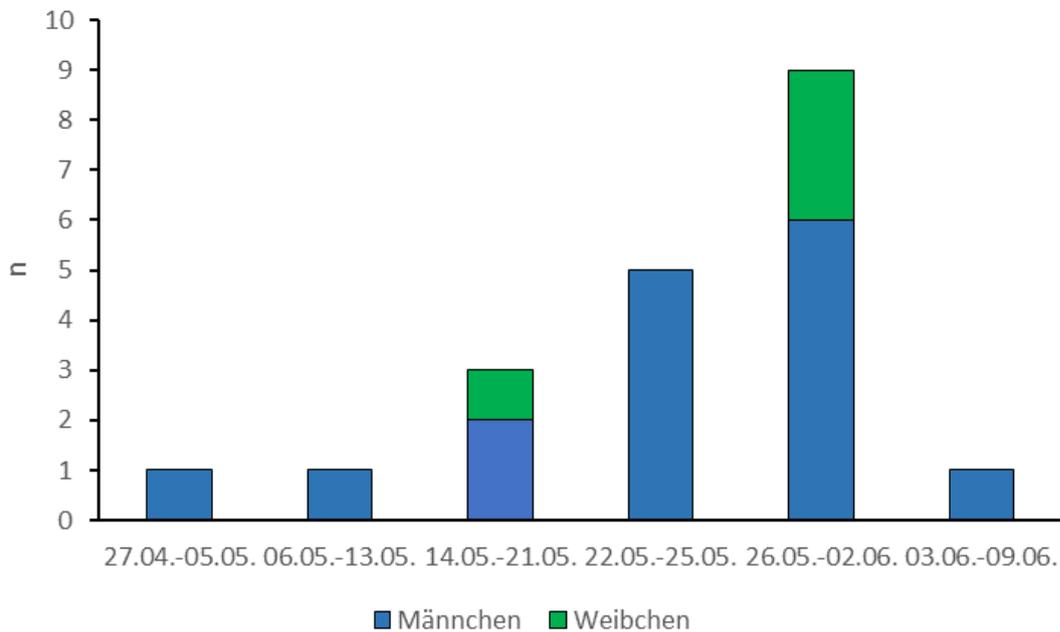


Abbildung 34: Anzahl und Schlüpferzeitpunkt der männlichen und weiblichen adulten Wespen (n=20) aus den Klimaschränken und der Freilandhaltung.

Abbildung 35 zeigt den Zusammenhang zwischen dem Gewicht der Pronymphen und dem Geschlecht der adulten Wespen. In der schweren Gewichtsklasse (130-150 mg) schlüpften ausschließlich Weibchen, in der leichten (60-80 mg) nur Männchen. Es wurden zusätzlich 18 gelbe Nymphen für die Schlupfkontrolle gehalten, diese wurden aber nicht in die vorgegebenen Gewichtsklassen eingeteilt, aber dennoch gewogen. Es schlüpften in diesem Versuch (inkl. gelbe Nymphen) bis 100 mg Körpergewicht ausnahmslos Männchen (n=16).

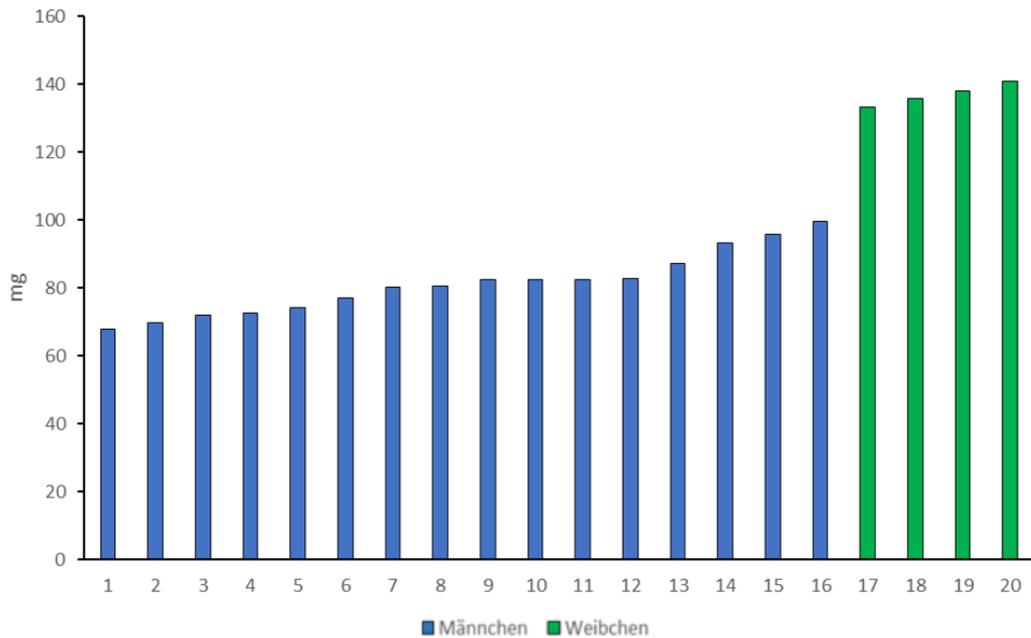


Abbildung 35: Zusammenhang zwischen Gewicht (Pronymphen) und Geschlecht (adulte Wespen) (n=20).

4.3.2 Schlüpfzeitpunkt und Temperatursummen

Über die Temperaturlaufzeichnungen der verschiedenen Lagerungsbedingungen und dem Schlüpfzeitpunkt der Wespen wurden Wärmesummen (Gradtage, GT) für die Umwandlung von der Pronymphe zur Puppe und adulten Wespe berechnet. Als Entwicklungsnullpunkt (ENP) wurden 3°C angenommen (Tab 12. und Abb.36).

Tabelle 12: Schlüpfzeitpunkt der ersten Wespen und errechnete Temperatursummen (Gradtage, GT) für die Umwandlung Pronymphe-Wespe bei unterschiedlichen Lagerungstemperaturen. Als Schwellenwert wurde eine Temperatur von +3°C angenommen.

	Start und Ende der Wärmesummenberechnung	GT (°C) Freiland	GT (°C) Klimaschrank	GT (°C) gesamt bis zum Schlupf der ersten Wespe
Freiland	24.01.-10.05.2016	587	-	587
Freiland/Klimaschrank konstant 15°C	24.01.-18.05.2016	137	852	989
Freiland/Klimaschrank 20°C Tag/ 15°C Nacht	24.01.-02.05.2016	137	843	980

Ein Teil der Freilandtiere kam ab dem 08.03.2016 in den Klimaschrank. Die Berechnung startete mit Ende der Kälteperiode.

In den beiden Klimaschränken entwickelte sich jeweils nur ein Tier zur adulten Wespe. Dabei brauchte die Wespe im Klimaschrank bei konstant 15°C 115 Tage ab Ende der Kälteperiode, was einer Temperatursumme von 989 Gradtagen entspricht, am längsten. Ähnliche Temperatursummen benötigte die Wespe im Klimaschrank bei Wechseltemperaturen (20°C/15°C) mit 980 Gradtagen, was einer Entwicklungsdauer von 99 Tagen entspricht. Im Freiland benötigte das erste Tier für die Entwicklung von der Pronymphe zur adulten Wespe 107 Tage, was einer Temperatursumme von 587 Gradtagen entspricht (Abb. 36).

Für die Entwicklung von der Puppe zum adulten Tier benötigte die erste Wespe im Klimaschrank bei konstant 15°C 156 GT, im Freiland knapp 115 GT. Die Wespe im Klimaschrank bei Wechseltemperatur war zum Zeitpunkt der ersten Kontrolle fast fertig entwickelt, darum konnten für dieses Tier die Gradtage, welche für die Entwicklung von der Puppe zur fertigen Wespe benötigt wurde, nicht berechnet werden.

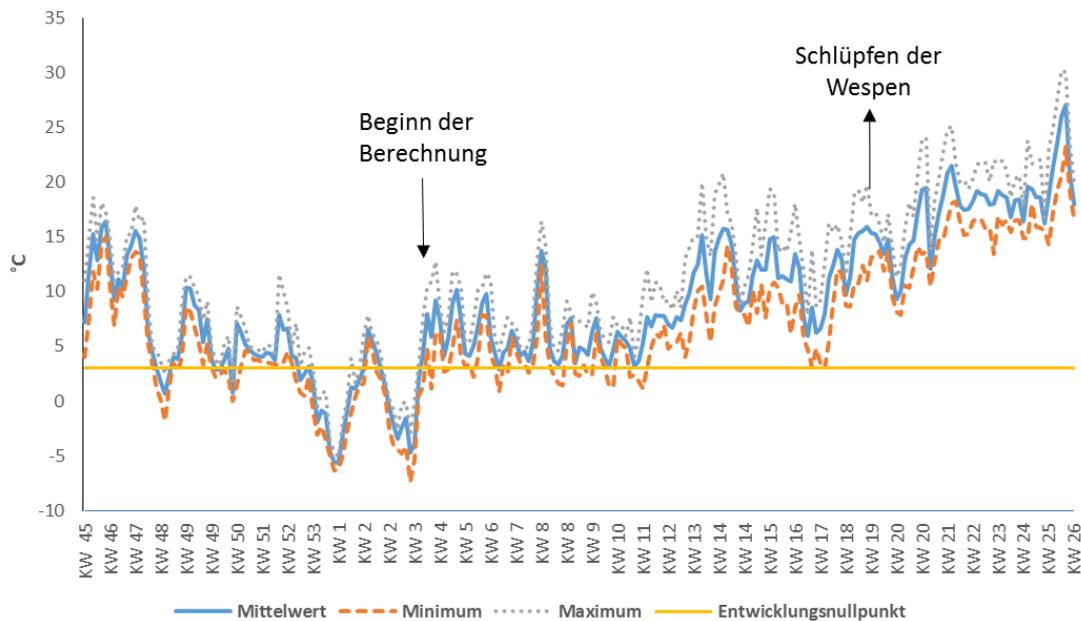


Abbildung 36: Temperaturverlauf (°C) in der Luft von November 2015 bis Juni 2016. Die schwarzen Pfeile markieren den Beginn und das Ende der Wärmesummenberechnung. Die horizontal verlaufende gelbe Linie markiert den Entwicklungsnullpunkt von 3°C für die Metamorphose (Pronymphe-Puppe- adulte Wespe).

4.3.3 Parasitierung

Die Pronymphen der Novembersammlung wurden ab 08. März 2016 unter verschiedenen Temperatur- und Lichtverhältnissen gehalten. Nymphen in den Klimaschränken wurden

bis 16. Juni, Nymphen unter Freilandbedingungen bis 27. Juni wöchentlich auf Wespenschlupf, Vitalität und Parasitierung der Tiere kontrolliert. An Parasiten traten lediglich Tachinen auf. Es handelte sich in allen Fällen um die Raupenfliege *Myxexoristops abietis* (A. Battisti, Universität Padua/Italien, pers. Mitteilung), die den Wirt kurz vor dessen Verpuppung abtötete, sich außerhalb des Nymphenkörpers verpuppte und zum adulten Tier entwickelte. *M. abietis* gehört zu den sogenannten microtypen Arten, bei denen das Weibchen eine große Anzahl an winzigen Eiern auf die Fraßpflanze des Wirtes ablegt. Diese werden vom Insekt mit der Pflanze gefressen. Die Parasitenlarven schlüpfen im Darm, bohren sich durch die Darmwand in das Hämocoel ihres Wirtes und dringen in Muskel-, Fett- oder Nervengewebe ein. Die Steuerung der Entwicklung erfolgt parallel mit dem Wirt, d.h. die Überwinterung in einer Diapause wird von der Tachine ebenso vollzogen. Erst kurz vor der Verpuppung des Wirtes im Frühjahr entwickelt sich die Tachine zur fertigen Larve, die sich aus dem Wirt ausbohrt (Abb. 37). Von den Pronymphen der Schlupfkontrolle waren 8,4 % von *M. abietis* parasitiert, andere Parasitoiden traten dagegen keine auf. Ein Viertel der Tiere aus dem Entwicklungsversuch verpilzte während der Lagerung. Die Verpilzungsraten in den Klimaschränken waren weit geringer als unter Freilandbedingungen. Die Pilze wurden nicht analysiert, somit bleibt die Frage, ob es sich um entomopathogene oder saprophytische Pilze handelte, offen. Ob die verpilzten Nymphen zusätzlich noch von *M. abietis* parasitiert waren, wurde nicht weiter untersucht (Tab. 13).

Tabelle 13: Parasitierung und Pilzbefall von Nymphen der Schlupfkontrolle.

Lagerung	n	Tachinen		Pilze	
		n	%	n	%
Freiland (Garten)	49	4	8	25	51
Klimaschrank (15°C)	34	2	6	0	0
Klimaschrank (20°C Tag/15°C Nacht)	36	4	11	5	14



Abbildung 37: Eine abgestorbene, durch *M. abietis* parasitierte *C. abietis* Pronympe. Die Tachinenlarve verpuppt sich außerhalb des Wirtes (Tönnchenpuppe).

4.4 Physiologische Untersuchungen an Nymphen

4.4.1 Frostresistenz

Der Supercooling-Point (SCP) der Tiere wurde während der Winterperiode monatlich von November 2015 bis März 2016 gemessen. Für die monatlichen Messungen waren ausreichend Pronymphen vorhanden, bei Eonymphen wurde der SCP nur im Dezember 2015 bestimmt (Abb. 38). Die SCP-Werte lagen im Dezember bei den Pronymphen ($-21,0 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$, $n = 20$) etwas tiefer als bei den Eonymphen ($-18,2 \pm 0,8^{\circ}\text{C}$, $n = 20$), die Werte unterschieden sich hoch signifikant von einander (t-Test, $p = 0,005$).

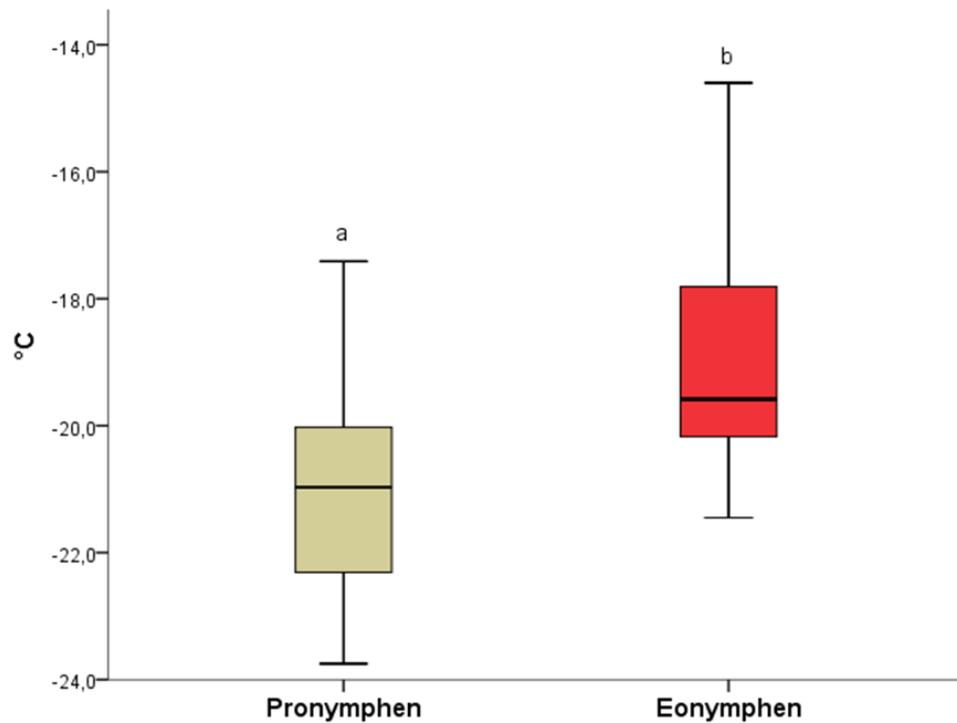


Abbildung 38: SCP-Werte (°C) der Pronymphen (n=20) und Eonymphen (n=20) im Dezember 2015. Unterschiedliche Buchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen (t-Test, $p \leq 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Der SCP wurde von November 2015 bis März 2016 monatlich an je 10 leichten (Männchen) und 10 schweren (Weibchen) Pronymphen gemessen (Tabelle 14 und Abbildung 39). Der SCP lag bei allen Tieren über den gesamten Versuchszeitraum sehr tief und bewegte sich zwischen $-18,1^{\circ}\text{C}$ (Eonymphe, Dezember) und $-21,4^{\circ}\text{C}$ (Pronymphe, Februar). Innerhalb und zwischen den Monaten unterschieden sich die SCPs der Männchen und Weibchen nicht signifikant von einander (t-Test, $p > 0,05$; ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p > 0,05$). Einzelne Pronymphen (7 von 120) hatten einen deutlich höheren SCP (Wertespanne), möglicherweise handelte es sich dabei um parasitierte Tiere.

Tabelle 14: SCP-Werte (°C, MW ± SE) von Pronymphen und Eonymphen. Zwischen männlichen und weiblichen Nymphen konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (t-Test, $p > 0,05$).

SCP (°C)	Pronymphen			Eonymphen		
	Männchen	Weibchen	Signifikanz P	Männchen	Weibchen	Signifikanz P
Nov	-20,2±0,9a	-18,2±1,9a	0,349	-	-	-
Dez	-20,8±0,5a	-21,2±0,6a	0,657	-18,3±1,5	-18,1±0,9	0,915
Jän	-19,0±1,5a	-20,1±0,8a	0,550	-	-	-
Feb	-21,4±0,9a	-20,3±1,0a	0,410	-	-	-
Mär	-19,8±1,5a	-20,5±0,5a	0,667	-	-	-

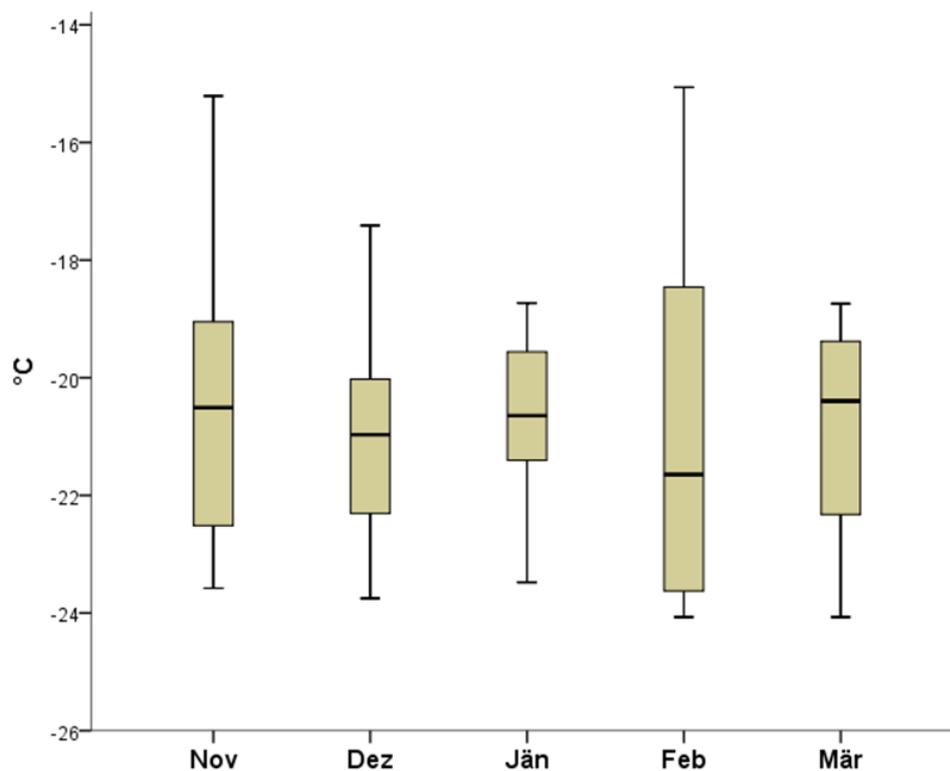


Abbildung 39: SCP-Werte (°C) der Pronymphen (n=20). Männchen und Weibchen wurden zusammengefasst, da sie sich innerhalb der Monate nicht signifikant von einander unterschieden. Es konnte keine signifikanten Unterschiede über die Monate festgestellt werden (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p > 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

4.4.2 Atmungsaktivität

Die monatlichen Respirationmessungen wurden immer mit denselben Tieren durchgeführt. Tabelle 15 zeigt die Messergebnisse von 9 leichten (60-80mg) und 9 schweren Pronymphen (130-150 mg), sowie 9 leichten (60-80 mg) und 9 schweren Eonymphen (130-150 mg). Innerhalb der Monate konnte bei den Pronymphen nur im Dezember ein höchst signifikanter Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Nymphen festgestellt werden (t-Test, $p = 0,001$), in den restlichen Monaten gab es keine signifikanten Unterschiede (t-Test, $p > 0,05$). Bei den Eonymphen traten keine signifikanten Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Nymphen auf (t-Test, $p > 0,05$).

Signifikante Unterschiede zwischen den Monaten wurden bei den Pronymphen Männchen und Weibchen beobachtet (ANOVA, post-hoc: Scheffé, $p < 0,05$). Die Eonymphen Weibchen und Männchen unterschieden sich über den gesamten Versuchszeitraum nicht signifikant (ANOVA, post-hoc: Scheffé, $p > 0,05$). Die Atmungsaktivität sank in beiden Entwicklungsstadien sowohl bei männlichen als auch bei weiblichen Tieren von November 2015 bis März 2016, in drei von vier Versuchsgruppen wurden die höchsten Respirationraten im Dezember gemessen (Tab. 15, Abb. 40 und 41).

Tabelle 15: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg Körpergewicht}$, $\text{MW} \pm \text{SE}$) von Pronymphen und Eonymphen von November 2015 bis März 2016.

Monat	Pronymphen			Eonymphen		
	Männchen	Weibchen	Signifikanz P	Männchen	Weibchen	Signifikanz P
Nov	1,65±0,19ab	1,78±0,11a	0,558	1,77±0,13a	1,47±0,11a	0,930
Dez	2,47±0,27a	1,29±0,09ab	0,001	2,06±0,24a	1,81±0,15a	0,384
Jän	1,23±0,13b	1,30±0,11ab	0,672	1,58±0,19a	1,53±0,20a	0,869
Feb	0,85±0,08b	1,06±0,11b	0,141	1,51±0,50a	1,10±0,21a	0,462
Mär	1,26±0,18b	0,92±0,11b	0,120	0,53±0,23a	1,04±0,26a	0,168

In allen Versuchsgruppen wurden je 9 Tiere gemessen. Die monatlichen Messungen erfolgten immer an denselben Tieren. Zwischen den Messungen wurden die Tiere im Freiland gelagert. Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien zwischen männlichen und weiblichen Nymphen am selben Termin wurden mit t-Tests ($p \leq 0,05$) ermittelt. Unterschiedliche Kleinbuchstaben geben signifikante Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien und Gewichtsklassen in unterschiedlichen Monaten an (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).

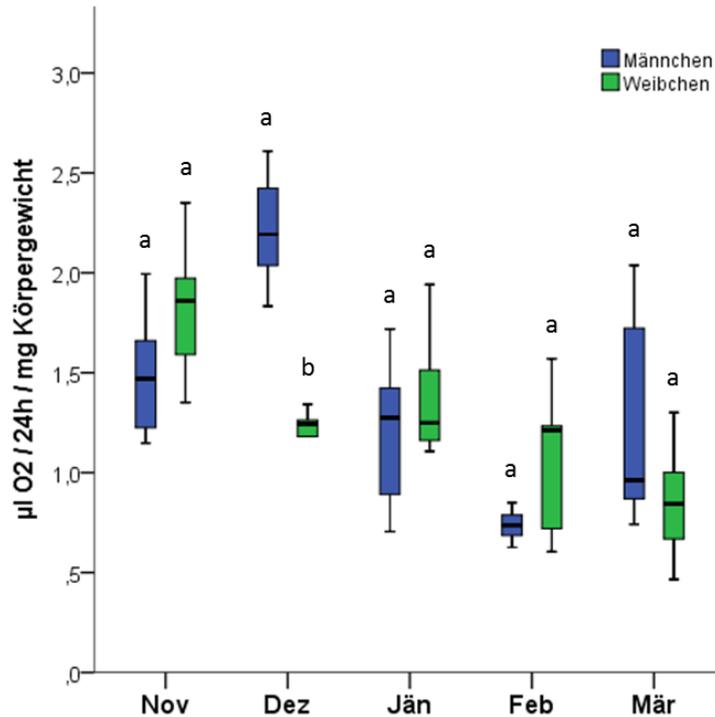


Abbildung 40: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24\text{ h/mg Körpergewicht}$) von Pronymphen-Männchen und -Weibchen. Unterschiedliche Kleinbuchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern (t-Test; $p \leq 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

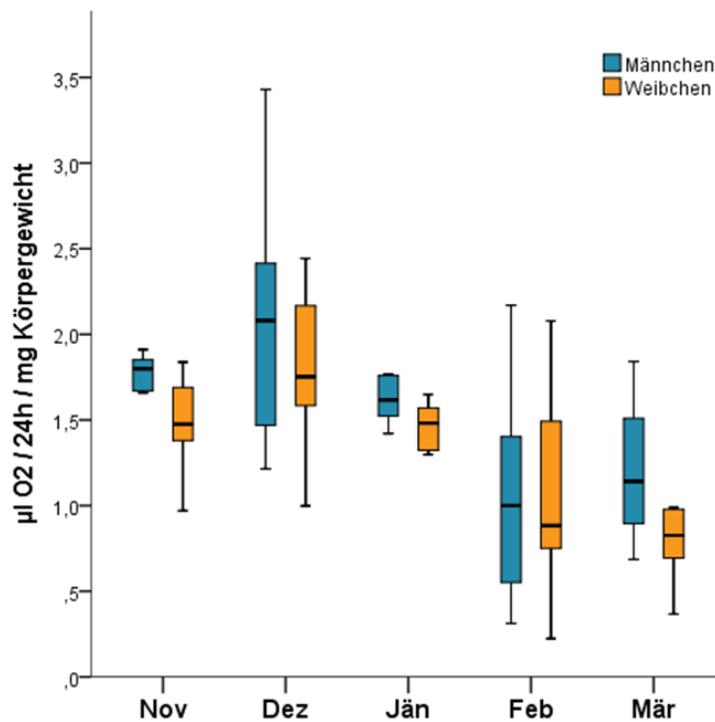


Abbildung 41: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24\text{ h/mg Körpergewicht}$) von Eonymphen-Männchen und -Weibchen. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Geschlechtern (t-Test, $p > 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Da sich männliche und weibliche Pronymphen in den Respirationsraten nur im Dezember 2015 signifikant voneinander unterschieden, wurden Männchen und Weibchen in Tabelle 16 und Abbildung 42 zusammengefasst, um die Entwicklungsstadien (Pronymphen und Eonymphen) zu vergleichen. Die beiden Entwicklungsstadien unterschieden sich innerhalb der Monate nicht signifikant voneinander (t-Test, $p > 0,05$). Die höchste Atmungsaktivität wurde sowohl bei den Pronymphen als auch bei den Eonymphen im Dezember aufgezeichnet, die niedrigste ab Februar.

Tabelle 16: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$, MW \pm SE) von Pronymphen (n=18) und Eonymphen (n=18) von November 2015 bis März 2016.

Monat	Pronymphen	Eonymphen	Signifikanz P
Nov	1,72 \pm 0,11ab	1,62 \pm 0,09ab	0,493
Dez	1,88 \pm 0,20a	1,94 \pm 0,14a	0,807
Jän	1,26 \pm 0,08abc	1,55 \pm 0,13ab	0,073
Feb	0,95 \pm 0,07c	1,31 \pm 0,27ab	0,218
Mär	1,09 \pm 0,11bc	0,79 \pm 0,18b	0,156

In den Versuchsgruppen wurden je 18 Tiere gemessen. Die monatlichen Messungen erfolgten immer an denselben Tieren. Zwischen den Messungen wurden die Tiere im Freiland gelagert. Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien zwischen Pro- und Eonymphen am selben Termin wurden mit t-Tests ($p \leq 0,05$) ermittelt. Unterschiedliche Kleinbuchstaben geben signifikante Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien in unterschiedlichen Monaten an (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).

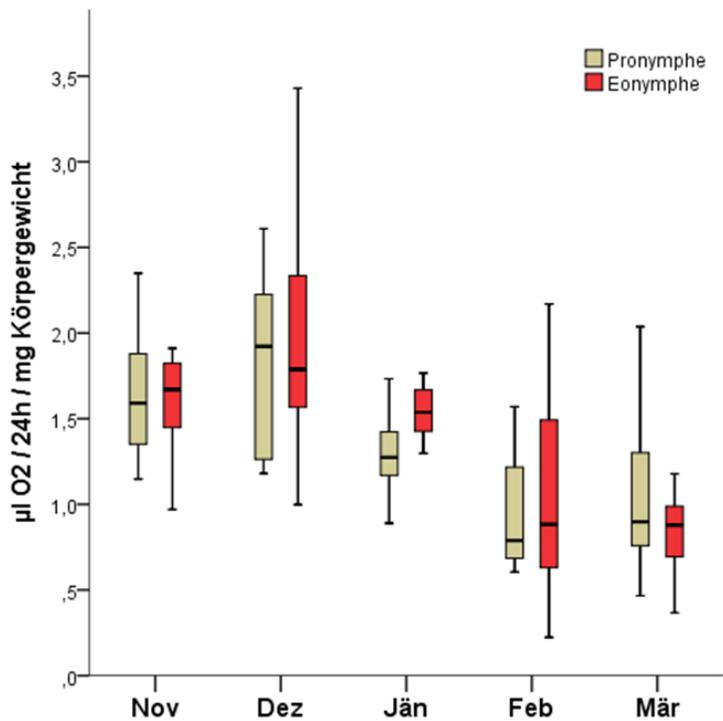


Abbildung 42: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24\text{h / mg Körpergewicht}$) von Eonymphen und Pronymphen. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Entwicklungsstadien (t-Test, $p > 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Da einzelne Tiere im Laufe der Monate optisch geschwächt aussahen und auf Berührung kaum mehr reagierten, wurden ab Februar 2016 Messungen mit Tieren durchgeführt, die ebenfalls im November auf der Versuchsfläche gesammelt, aber nicht jeden Monat durch die Messungen manipuliert wurden, sondern im Garten des IFFF unter Freilandbedingungen lagerten. Zwischen den Weibchen, die monatlich gemessen wurden, und den Weibchen, die für die Kontrollmessungen herangezogen wurden, konnten jedoch weder im Februar noch im März signifikante Unterschiede in der Atmungsaktivität festgestellt werden (t-Test, $p > 0,05$) (Tab. 17 und Abb. 43). Ein ähnliches Bild ergab sich für die Kontrollmessungen im März mit Pronymphen Weibchen und Männchen (Tab. 17 und Abb. 44). Auch hier konnten keine signifikanten Unterschiede in den Respirationsraten festgestellt werden (t-Test; $p > 0,05$).

Tabelle 17: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$, MW \pm SE) von Pronymphen-Männchen (m) und -Weibchen (w) und Eonymphen-Weibchen (w) im Februar und März. Unterschiede zwischen Tieren der monatlichen Messung (Wintermessung) und Tieren der Kontrollmessung im selben Monat wurden mit t-Tests ermittelt.

		Eonymphen			Pronymphen		
		Wintermessung	Kontrollmessung	Signifikanz P	Wintermessung	Kontrollmessung	Signifikanz P
Feb	w	1,10 \pm 0,21 (n=9)	1,14 \pm 0,08 (n=9)	0,084	-	-	-
Mär	w	1,04 \pm 0,26 (n=9)	0,70 \pm 0,11 (n=9)	0,242	0,92 \pm 0,11 (n=9)	0,65 \pm 0,11 (n=4)	0,166
Mär	m	-	-	-	1,26 \pm 0,18 (n=9)	1,14 \pm 0,14 (n=5)	0,595

Die monatlichen Messungen (Wintermessung) erfolgten immer an denselben Tieren. Zwischen den Messungen wurden die Tiere im Freiland gelagert. Für die Kontrollmessung wurden neue Tiere aus der Freilandlagerung herangezogen. Unterschiede zwischen Tieren der monatlichen Messung und Tieren der Kontrollmessung am selben Termin wurden mit t-Tests ($p \leq 0,05$) ermittelt.

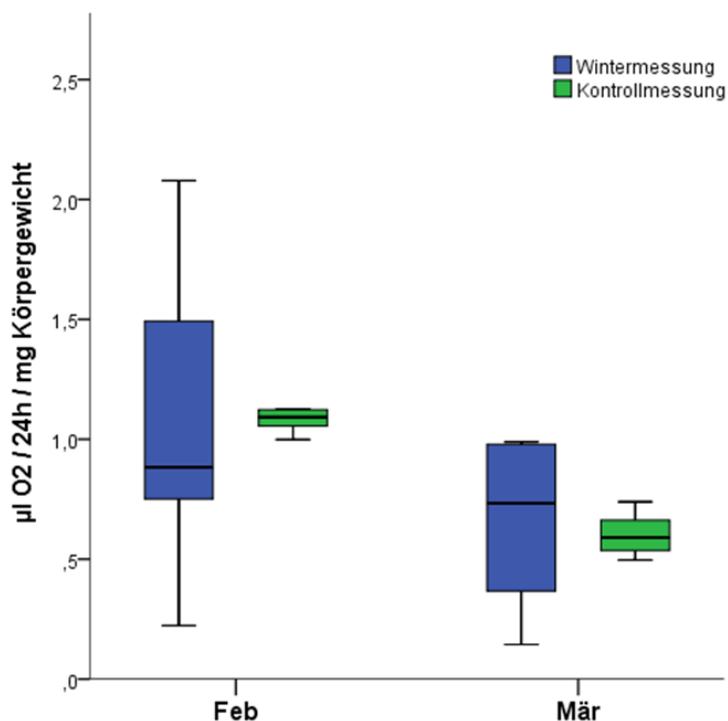


Abbildung 43: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$ Körpergewicht) von Eonymphen-Weibchen der Winter- und Kontrollmessung. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Tieren der Winter- und Kontrollmessung (t-Test, $p > 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

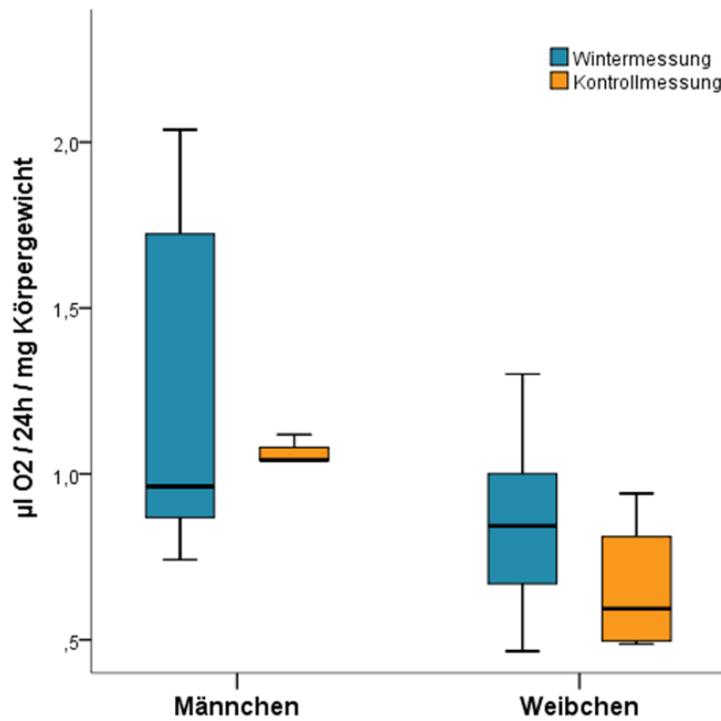


Abbildung 44: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24\text{ h/mg Körpergewicht}$) von Pronymphen-Männchen und -Weibchen der Winter- und Kontrollmessung. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Tieren der Winter- und Kontrollmessung (t-Test, $p > 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

4.4.3 Veränderung des Körpergewichts

Nymphen, die für die monatlichen Respirationmessungen verwendet wurden, verloren deutlich an Gewicht, wobei der Gewichtsverlust bei Pronymphen (Männchen -11 %, Weibchen -4 %) weniger stark war als bei Eonymphen (Männchen -26 %, Weibchen -25 %) (Tabellen 18 und 19).

Tabelle 18: Gewichtsverlust (mg, MW \pm SE) der Pro- und Eonymphen von November 2015 bis März 2016.

	Männchen	Weibchen
Pronymphen	7,43 \pm 2,95 (n=9)	5,76 \pm 4,20 (n=9)
Eonymphen	20,07 \pm 3,52 (n=9)	34,63 \pm 4,08 (n=9)

In allen Versuchsgruppen wurden je 9 Tiere gemessen. Die monatlichen Messungen erfolgten immer an denselben Tieren. Zwischen den Messungen wurden die Tiere im Freiland gelagert.

Tabelle 19: Körpergewichte (mg, MW \pm SE) der Pronymphen (Männchen, Weibchen) und Eonymphen (Männchen, Weibchen) von November 2015 bis März 2016.

	Pronymphen		Eonymphen	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Nov	66,96 \pm 2,02a	142,09 \pm 2,70a	76,87 \pm 2,15a	138,65 \pm 2,44a
Dez	65,27 \pm 2,06a	141,81 \pm 2,78a	74,50 \pm 1,98a	135,27 \pm 2,37a
Jän	65,25 \pm 2,02a	140,75 \pm 2,75a	73,22 \pm 1,98a	133,30 \pm 2,16a
Feb	64,06 \pm 2,02a	139,26 \pm 2,79a	65,36 \pm 2,70ab	116,70 \pm 3,45b
Mär	59,53 \pm 2,15a	136,33 \pm 3,21a	56,80 \pm 2,79b	104,02 \pm 3,28b

In allen Versuchsgruppen wurden je 9 Tiere gemessen. Die monatlichen Messungen erfolgten immer an denselben Tieren. Zwischen den Messungen wurden die Tiere im Freiland gelagert. Unterschiedliche Kleinbuchstaben geben signifikante Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien und Geschlechter in unterschiedlichen Monaten an (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).

Während bei den Pronymphen der Gewichtsverlust mehr oder weniger konstant über den gesamten Versuchszeitraum verteilt war, trat bei den Eonymphen ein deutlicher Abfall von Jänner bis März auf. Die Gewichtsverluste bei Pronymphen Männchen und Weibchen waren nicht signifikant. Bei den Eonymphen Männchen waren die Tiere ab März signifikant leichter, bei den Weibchen ab Februar, im Vergleich zum Versuchsbeginn im November (Abb. 45 und 46).

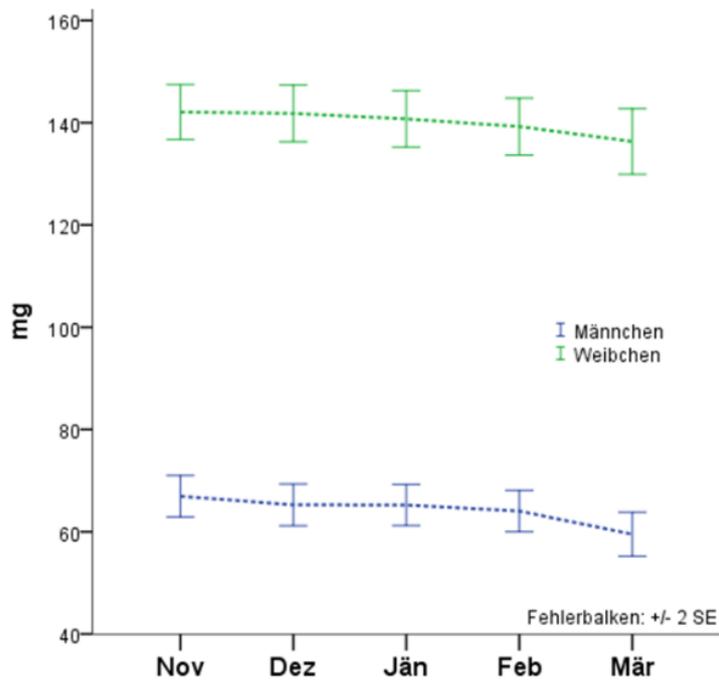


Abbildung 45: Körpergewichte (mg, MW±SE) von Pronymphen-Männchen und -Weibchen. In jeder Versuchsgruppe gab es 9 Tiere, die monatlich gemessen wurden. Es gab keine signifikanten Unterschiede innerhalb der Geschlechter in unterschiedlichen Monaten (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p > 0,05$).

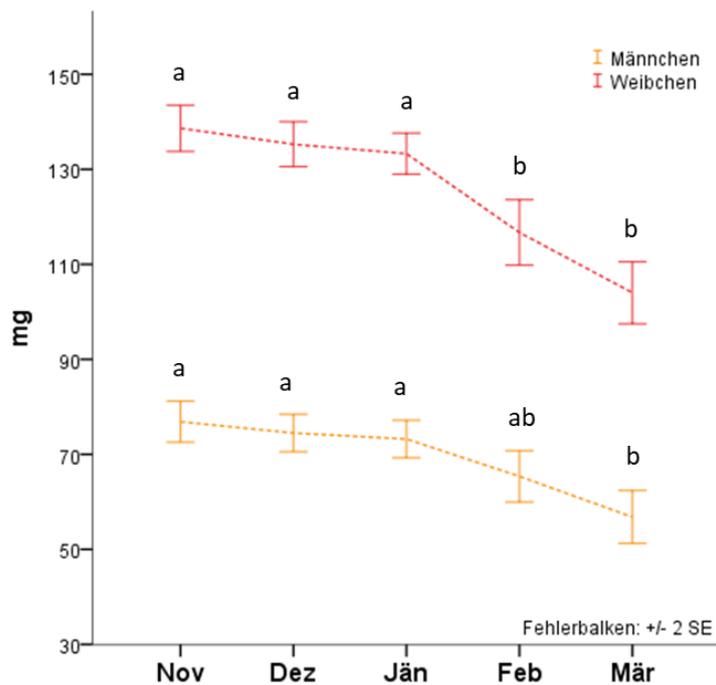


Abbildung 46: Körpergewichte (mg, MW±SE) von Eonymphen-Männchen und -Weibchen. In jeder Versuchsgruppe gab es 9 Tiere, die monatlich gemessen wurden. Unterschiedliche Kleinbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede innerhalb der Geschlechter in unterschiedlichen Monaten (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).

4.4.4 Lipid- und Wassergehalte

Bei den Pronymphen wurde der Gesamt-Lipidgehalt monatlich von November bis März an je 20 Tieren bezogen auf das Lebendgewicht bestimmt. Dazu wurden die Tiere wieder in die Gewichtsklassen leicht (60-80 mg, Männchen) und schwer (130-150 mg, Weibchen) getrennt. Im Dezember wurden auch Eonymphen (Männchen und Weibchen) für die Lipidmessung herangezogen.

Tabelle 20: Lipidgehalte (OME $\mu\text{g}/\text{mg}$ Lebendgewicht, MW \pm SE) von Pronymphen (Männchen, Weibchen) und Eonymphen (Männchen, Weibchen) von November 2015 bis März 2016.

Monat	Pronymphen			Eonymphen		
	Männchen	Weibchen	Signifikanz P	Männchen	Weibchen	Signifikanz-P
Nov	41,29 \pm 3,50a	51,54 \pm 3,52a	0,054	-	-	-
Dez	24,27 \pm 2,89ab	30,71 \pm 3,96a	0,205	54,20 \pm 2,69	56,39 \pm 1,43	0,482
Jän	20,88 \pm 1,80b	37,00 \pm 3,9a	0,001	-	-	-
Feb	26,43 \pm 3,98ab	43,69 \pm 4,18a	0,008	-	-	-
Mär	31,52 \pm 3,4ab	32,04 \pm 2,53a	0,906	-	-	-

In allen Versuchsgruppen wurden je 10 Tiere für die Lipidmessung verwendet. Die monatlichen Messungen erfolgten immer mit neuen Tieren, die im Freiland gelagert wurden. Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien zwischen Männchen und Weibchen im selben Monat wurden mit t-Tests ($p \leq 0,05$) ermittelt. Unterschiedliche Kleinbuchstaben geben signifikante Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien und Geschlechter in unterschiedlichen Monaten an (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).

Bei den Pronymphen war ein mehr oder weniger starker Schwankungsbereich der Lipidgehalte von November bis März zu erkennen. Da die Messung destruktiv ist, mussten immer neue Tiere für die Bestimmung verwendet werden. Die Mittelwerte der Lipidgehalte lagen bei den Pronymphen Weibchen immer über jenen der Männchen, allerdings waren die Unterschiede lediglich im Jänner und Februar signifikant. Signifikante Unterschiede zwischen den Monaten traten nur bei Pronymphen Männchen auf (ANOVA, post-hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$) (Tab. 20 und Abb. 47).

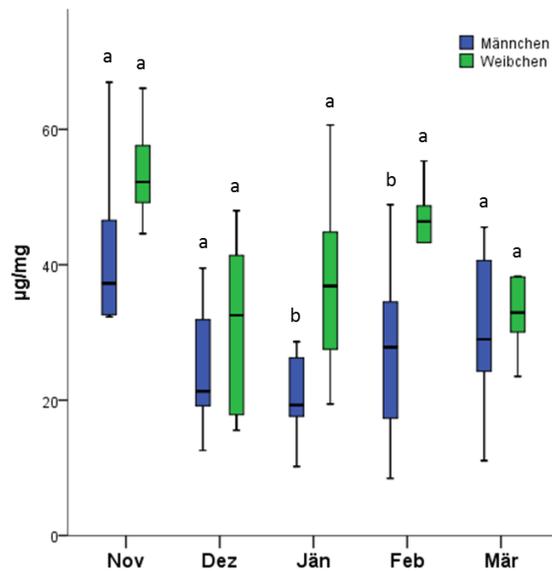


Abbildung 47: Lipidgehalte (OME $\mu\text{g}/\text{mg}$ Lebendgewicht) von Pronymphen-Männchen und -Weibchen. Unterschiedliche Kleinbuchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern innerhalb eines Monats an (t-Test; $p \leq 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Auch bei den Eonymphen konnten zwischen Männchen und Weibchen keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Eonymphen hatten einen deutlich höheren Lipidgehalt als Pronymphen (Abb. 48), allerdings beschränkten sich die Daten auf den Monat Dezember, da zu wenige Eonymphen für die destruktiven Messungen vorhanden waren.

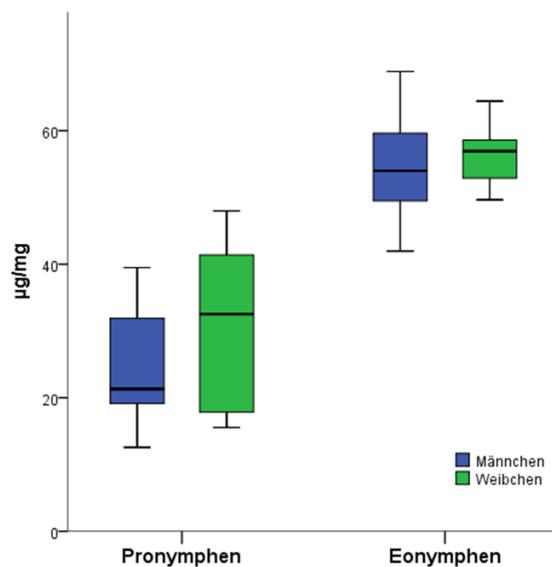


Abbildung 48: Lipidgehalte (OME $\mu\text{g}/\text{mg}$ Lebendgewicht) von Pro- und Eonymphen im Dezember 2015. Innerhalb der Entwicklungsstadien gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Tieren (t-Test, $p > 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Da sich die Lipidgehalte im Dezember sowohl bei Pronymphen Männchen und Weibchen als auch Eonymphen Männchen und Weibchen nicht signifikant unterschieden, wurden die Geschlechter in Abbildung 49 zusammengefasst. Es zeigte sich ein höchst signifikanter Unterschied ($p = 0,000$) in Bezug auf den Fettgehalt, der bei Eonymphen ($55,25 \pm 1,50 \mu\text{g}/\text{mg}$ Lebendgewicht) deutlich höher als bei Pronymphen ($27,49 \pm 2,50 \mu\text{g}/\text{mg}$ Lebendgewicht) lag (t-Test, $p = 0,000$).

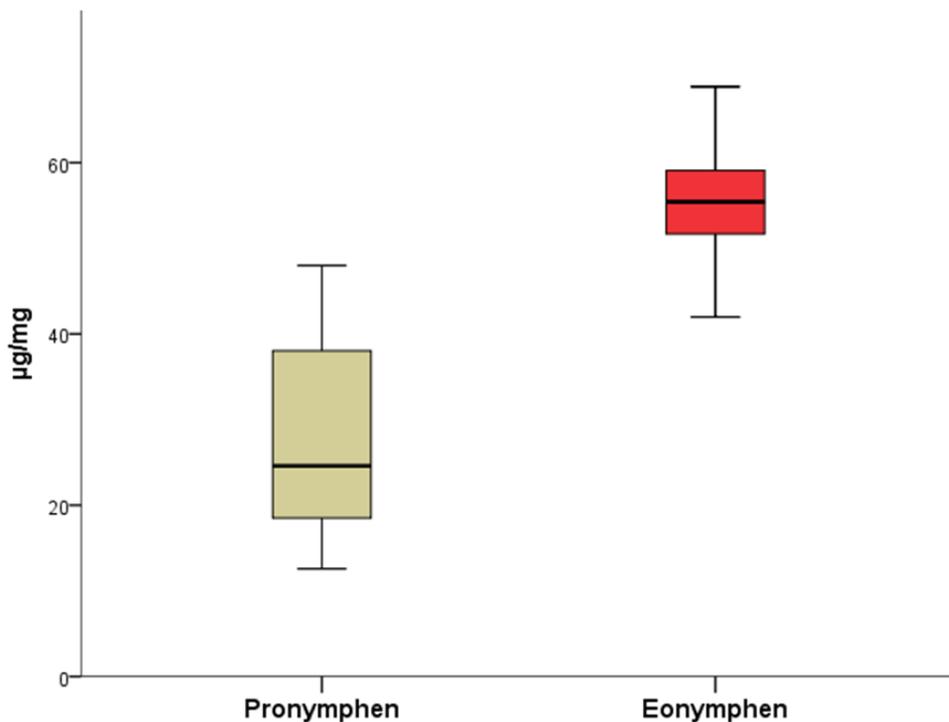


Abbildung 49: Lipidgehalte (OME $\mu\text{g}/\text{mg}$ Lebendgewicht) von Pronymphen ($n=20$) und Eonymphen ($n=20$) im Dezember 2015. Unterschiedliche Buchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen (t-Test; $p \leq 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Bei den Pronymphen wurde der Wassergehalt monatlich von November bis März an je 20 Tieren bestimmt. Dazu wurden die Tiere wieder in die Gewichtsklassen leicht (60-80 mg, Männchen) und schwer (130-150 mg, Weibchen) aufgeteilt. Im Dezember wurden auch Eonymphen (Männchen, Weibchen) herangezogen. Die Wassergehalte der Männchen waren sowohl bei den Pronymphen als auch bei den Eonymphen in allen Monaten signifikant höher als bei den Weibchen (t-Test, $p \leq 0,05$). Über den gesamten Versuchszeitraum änderte sich aber der Wassergehalt innerhalb der Entwicklungsstadien und Geschlechter nicht (ANOVA, post-hoc: Scheffé, $p > 0,05$) (Tab. 21 und Abb. 50).

Tabelle 21: Wassergehalte (%), MW \pm SE) von Pronymphen (Männchen, Weibchen) und Eonymphen (Männchen, Weibchen) von November 2015 bis März 2016.

Monat	Pronymphen			Eonymphen		
	Männchen	Weibchen	Signifikanz P	Männchen	Weibchen	Signifikanz P
Nov	75,41 \pm 0,37a	70,82 \pm 0,56a	0,000	-	-	
Dez	76,55 \pm 0,37a	72,62 \pm 0,88a	0,001	72,45 \pm 0,35	68,87 \pm 0,37	0,000
Jän	76,42 \pm 0,49a	72,49 \pm 0,52a	0,000			
Feb	76,62 \pm 0,49a	72,37 \pm 0,77a	0,000			
Mär	75,56 \pm 0,86a	72,78 \pm 0,70a	0,024			

In allen Versuchsgruppen wurden je 10 Tiere für die Wassergehaltsmessung verwendet. Die monatlichen Messungen erfolgten immer mit neuen Tieren, die im Freiland gelagert wurden. Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien zwischen Männchen und Weibchen wurden mit t-Tests ($p \leq 0,05$) ermittelt. Unterschiedliche Kleinbuchstaben geben signifikante Unterschiede innerhalb der Entwicklungsstadien und Geschlechter in unterschiedlichen Monaten an (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).

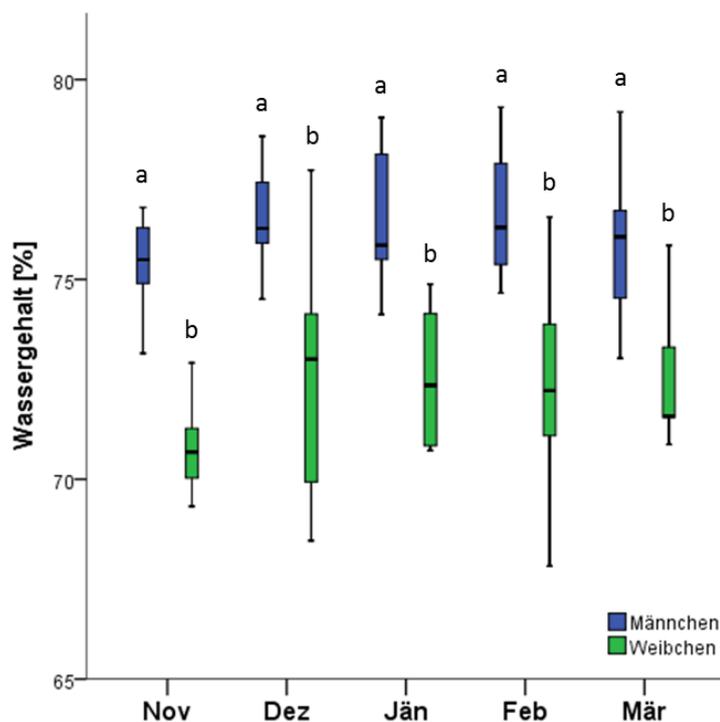


Abbildung 50: Wassergehalte (%) von Pronymphen-Männchen und -Weibchen. Unterschiedliche Kleinbuchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern innerhalb der Monate an (t-Test; $p \leq 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Da sich männliche und weibliche Tiere sowohl bei den Eonymphen als auch bei den Pronymphen höchst signifikant voneinander unterschieden, wurden die gleichen Geschlechter innerhalb der unterschiedlichen Entwicklungsstadien noch einmal miteinander verglichen (Tab. 22 und Abb. 51), wobei die Pronymphen Männchen und Weibchen einen signifikant höheren Wassergehalt aufwiesen als die entsprechenden Eonymphen (t-Test, $p < 0,01$).

Tabelle 22: Mittlerer Wassergehalt (%) mit Standardfehler der Pro- und Eonymphen im Dezember 2015.

	Pronymphen	Eonymphen	Signifikanz P
Männchen	76,55±0,37	72,49±0,35	0,000
Weibchen	72,62±0,88	68,87±0,37	0,002

Unterschiede innerhalb der Geschlechter und zwischen den Entwicklungsstadien der Nymphen wurden mittels t-Tests ($p \leq 0,05$) ermittelt.

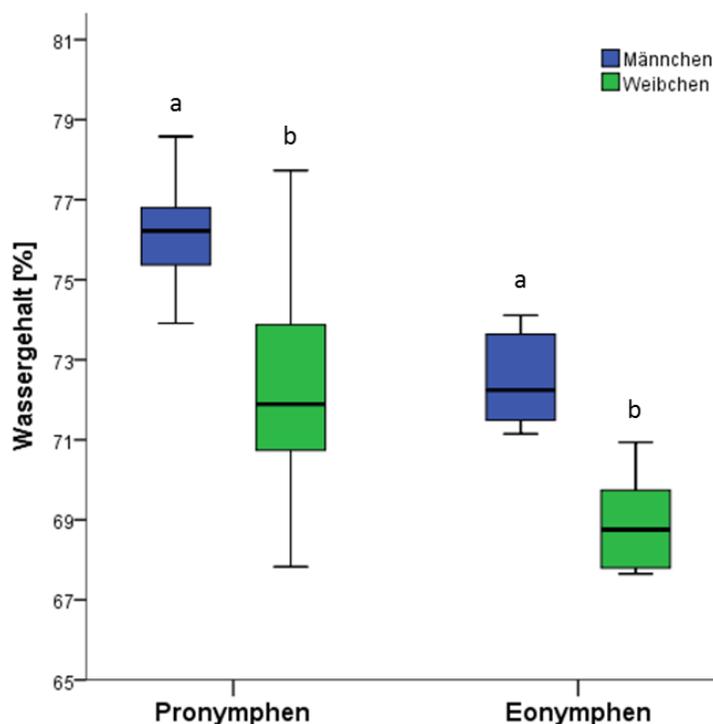


Abbildung 51: Wassergehalt (%) von Pronymphen (Männchen, Weibchen) und Eonymphen (Männchen, Weibchen) im Dezember 2015. Unterschiedliche Buchstaben über den Boxplots, geben signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern an (t-Test; $p \leq 0,05$). 50 % der Daten liegen innerhalb der Box, welche durch die obere und untere Quartil begrenzt wird. Die durchgehende Linie innerhalb der Box kennzeichnet den Median. Werte, die am oberen bzw. unteren Ende der Antennen dargestellt sind, entsprechen dem Maximal- bzw. Minimalwert.

Ein negativer Zusammenhang zwischen dem Fettgehalt und dem Wassergehalt der Nymphen lässt sich aus Abbildung 52 erkennen (Pearson Korrelationskoeffizient $r = -0,708$, $p = 0,000$) Je höher der Fettgehalt der Tiere, desto niedriger war der Wassergehalt. Männchen hatten einen vergleichsweise niedrigen Fettanteil, aber einen höheren Wassergehalt als Weibchen. Bei den Weibchen war es umgekehrt: hoher Fett bei vergleichsweise niedrigem Wassergehalt (Abb. 52).

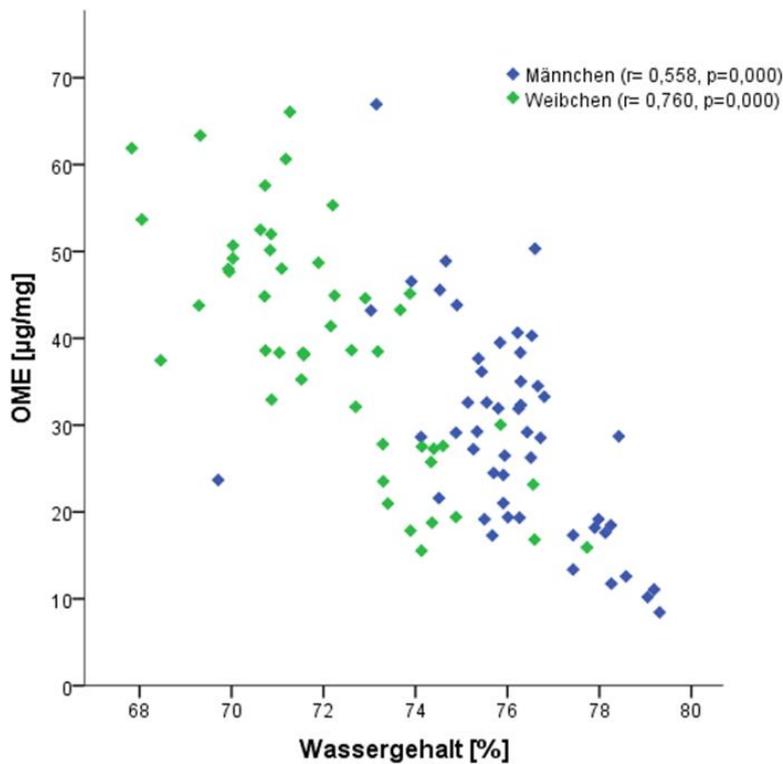


Abbildung 52: Korrelation zwischen Fett- und Wassergehalt der Pronymphen (Männchen, Weibchen) von November 2015.

5 Diskussion

Ziel dieser Arbeit war es, die Überwinterungsphysiologie der Ruhelarven der Fichtengespinntblattwespe *C. abietis* L. (Hymenoptera, Pamphiliidae) über den Beobachtungszeitraum November 2015 bis März 2016 zu untersuchen. Ausgehend von Probegrabungen im November 2015 wurde zunächst die Belagsdichte am Standort erhoben. Mit diesen Nymphen wurden in den darauffolgenden Monaten physiologische Untersuchungen (Frosthärte-, Atmungsaktivitäts-, Fettmessungen) und Entwicklungsversuche bis zum Schlupf der adulten Wespen durchgeführt. Um die Mortalität über die Wintermonate festzustellen, wurden im März 2016 weitere Probegrabungen durchgeführt. Der Zeitpunkt der Bodengrabungen ist entscheidend, um eine verlässliche Prognose für das nachfolgende Schwärmjahr der Wespen mit möglichen Fraßschäden für den betroffenen Bestand erstellen zu können. Als Indikator für den Entwicklungsfortschritt und somit für die Schlüpfbereitschaft der im Boden ruhenden Nymphen im Frühjahr bzw. Frühsommer, diente die Ausbildung der Komplexaugen („Puppenauge“).

Sobald die Umwandlung von der Eonymphe zur Pronymphe abgeschlossen ist, kann das Schlüpfen der adulten Wespen für das nachfolgende Frühjahr verlässlich vorhergesagt werden. Untersuchungen von Baier (1990) in einem Befallsgebiet in Ilmenau (Thüringen) von 1986-1988 haben gezeigt, dass der Anteil an Pronymphen bis zum Spätherbst seinen Höhepunkt erreicht.

Der in diesem Versuch gewählte Termin Anfang November war der richtige Zeitpunkt für Probegrabungen, da die Eonymphen ihre Entwicklung zur Pronymphe zu diesem Zeitpunkt bereits abgeschlossen hatten. Da beinahe 90% der aufgefundenen Nymphen als Pronymphen ausgewiesen wurden, konnte 2016 als das nächste Hauptschwärmjahr angesehen werden. Dies wurde dann auch bestätigt. Grabungen im Frühjahr ermöglichen eine genauere Prognose der Schwärmaktivität, da ein gewisser Ausfall von Tieren über die Wintermonate stattfindet (Wintermortalität). Eine Kontrolle erst im Frühjahr kurz vor dem Schwärmen der Wespen erfordert dann allerdings rasches Handeln, falls Forstschutzmaßnahmen erfolgen sollen oder müssen.

Standortparameter

Als maßgeblicher gradationsauslösender Faktor für die Fichtenspinnblattwespe wird das Wetter während des Schwärmens, der Eiablage und der Fraßperiode genannt (Eichhorn 1990). Günstige Großwetterlagen, d.h. trockenwarmes Wetter über einige Jahre hinweg, ermöglichen einen - oft unbemerkten - Anstieg der Populationsdichte (Progradation). Auch das Topoklima, welches speziell durch die Exposition und das Geländere relief geprägt wird, spielt für den Massenwechsel von *C. abietis* eine wesentliche Rolle (Fischer & Führer 1994). So bieten Muldenlagen für die Nymphen im Boden eher ungünstige Bedingungen, da durch die höhere Luftfeuchtigkeit Pilzkrankungen und entomophage Nematoden begünstigt werden. Bestände auf Kuppen oder in Kammlagen bieten den Larven der Fichtenspinnblattwespe durch trockenere Bedingungen oder durch Eintrag von Luftschadstoffen (Stickstoff) eine bessere Nadelqualität für die fressenden Larven. Das Larvenwachstum wird positiv beeinflusst, die Larvenmortalität sinkt.

Gradationen der Fichtenspinnblattwespe treten hauptsächlich zwischen 600-1000 m Seehöhe auf. Höhenlage und Exposition beeinflussen maßgeblich Dauer und Mächtigkeit der Schneedecke aufgrund der herrschenden Temperatur- und Strahlungsverhältnisse. Eine länger liegende Schneedecke kann den Wespenflug im Frühjahr verzögern, sodass Schwarmflug und Eiablage unter günstigeren Bedingungen erfolgen. Gradationen über 1000 m Seehöhe sind eher unwahrscheinlich, da geringere Temperaturen die Entwicklung der Tiere verlängert und das Überlappen mehrerer Generationen durch den Ausfall von z.B. Subitanentwicklern (einjährige Generationsentwicklung) unwahrscheinlicher wird. Gleichzeitig gewinnen kälteliebende Parasiten wie z.B. der Eiparasit *Trichogramma cephalciae* an Bedeutung (Martinek 1980, zitiert in Nopp 2001).

Die Wahrscheinlichkeit für Gradationen in künstlichen Anbaugebieten der Fichte und in Gebieten mit starker Umweltbelastung (z.B. durch Luftschadstoffe) wird höher geschätzt als in natürlichen Verbreitungsgebieten der Fichte (Eichhorn 1990). Da sich das aktuelle Befallsgebiet in einem rein Fichten dominierten Wuchsgebiet befindet und keine Belastungen durch Luftschadstoffe bekannt sind, ist anzunehmen, dass die Gradation durch bestimmte Witterungsverhältnisse in den Jahren vor der Gradation ausgelöst wurde.

Einige zuvor beschriebenen Einflussfaktoren treffen auf das aktuelle Befallsgebiet im Waldviertel zu. So liegt die 10 ha große, ausschließlich mit Fichte (*Picea abies*) bestockte Fläche, auf einer Seehöhe von 780 m. Das Bestandesalter von 85 Jahren sowie die betroffene Höhenlage decken sich mit den Literaturangaben und den Befallsereignissen im Waldviertel in der Vergangenheit (Schwenke 1982). Es handelt sich um eine ebene Fläche, auf welcher erhöhte Luftfeuchtigkeit aufgrund der Geländemorphologie nicht zu erwarten ist.

Reine Fichtenbestände mit stark vom Fraß aufgelichteten Kronen begünstigen die Strahlungsintensität und somit die Lufterwärmung in Bodennähe und im Kronenbereich. Dies kommt der Gespinstblattwespe in ihrer Entwicklung zugute, während in Mischbeständen eine Beschattung durch andere Nadel- und Laubbäume gewährleistet wird. Ein hoher Laubholzanteil würde zusätzlich eine bodenverbessernde Wirkung und somit einen positiven Einfluss auf die im Boden lebenden Organismen (z.B. Nematoden) mit sich bringen (Nopp 2001).

Nymphendichte im Boden

Im ersten Winter nach dem Massenbefall 2013/14 lag die Belagsdichte auf der Versuchsfläche im Schnitt bei über 600 Nymphen pro Quadratmeter. Im Winter darauf (2015) war die mittlere Dichte auf knapp 560 Nymphen/m² und im selben Frühjahr 2015 auf nunmehr 340 Nymphen pro Quadratmeter gesunken (Gober 2017). Beginnend mit den Bodengrabungen am 4. November 2015 im Befallsgebiet Grafenschlag konnte zunächst die aktuelle Dichte der überwinterten Nymphen und deren Entwicklungszustand erhoben werden. Die Dichte der Ruhelarven betrug auf der Befallsfläche im Mittel 318 Nymphen pro Quadratmeter. Davon hatten sich bereits ca. 90 % zu Pronymphen entwickelt.

Der hohe Verlust an Nymphen zwischen Jänner und April 2015 ist auch auf die Aktivität von Wildschweinen zurückzuführen, welche die Nymphen aus den Boden graben um sie zu fressen. Auch andere natürliche Gegenspieler wie Prädatoren, Parasiten oder Pathogene dürften eine Rolle am Rückgang der Nymphen gespielt haben. Insgesamt nahm die Belagsdichte von Jänner 2014 bis November 2015 um fast 50 % ab. In der vorliegenden Untersuchung sanken diese Werte über den Winter nochmals von 318 auf 265 Nymphen/m².

Die Mortalität 2015/16 lag bei knapp 20 %. Eine Dichte von 240 Pronymphen/m² wird dennoch als alarmierend angesehen. Als kritische Zahl werden vielfach 100 schlüpfbereite Pronymphen bzw. Puppen pro m² angegeben (Lemme & Petercord 2010, Pausch 1987). Andere Autoren setzen den Wert mit 200 schlüpfenden Wespen/m² etwas höher an (Heqvist 1956, Jahn 1976).

Trotz einer hohen Belagsdichte an Nymphen im Boden muss es zu keinen gravierenden Fraßschäden im Hauptschwärmjahr kommen, da die Eiablage durch ungünstige Witterungsbedingungen (z.B. Temperaturen unter 13°C, Regen, Wind) während der Schwärmzeit der Wespen sehr gering ausfallen kann (Baier 1990, Pausch 1987).

Entwicklung der Nymphen

Im ersten Winter nach dem Massenbefall 2013 wurde keine einzige Pronymphe angefundenes, im Jänner 2015 befanden sich noch immer 96 % der Ruhelarven im Eonymphenstadium (Gober 2017). Bis November 2015 hatte sich dieses beinahe umgekehrt, knapp 90 % der Ruhelarven hatten sich bis zu diesem Zeitpunkt zur Pronymphe weiterentwickelt. Nur Larven, welche sich im Herbst bereits zur fertigen Pronymphe entwickelt haben, verpuppen sich im nächsten Frühling und schlüpfen. Für eine erfolgreiche Verpuppung müssen die Pronymphen jedoch einem entsprechenden Kältereiz von 3 Monaten bei ca. +3°C oder 2 Monate bei -1°C ausgesetzt sein (Baier 1994). Die Tiere im vorliegenden Versuch erlebten eine Kälteperiode von 29 Tagen im Freiland, wobei die Tagesmitteltemperaturen zwischen -6°C und +6°C lagen. Im Schnitt lag die Temperatur während dieser Kälteperiode bei 0°C. Da im Frühjahr die adulten Wespen schlüpfen, war dieser Kältereiz für die Tiere offenbar ausreichend, um ihre Entwicklung zu beenden. Die Angaben von Baier (1994), dass für eine Verpuppung eine Kälteperiode von -1°C mindestens 2 Monate notwendig ist, konnte somit nicht bestätigt werden. Im vorliegenden Fall reichte eine Kälteperiode mit 0°C über einen Monat aus.

Natürliche Gegenspieler

Biotische Faktoren können die Befallsdichte im Boden maßgeblich beeinflussen. Baier et al. (2000) berichten, dass z.B. Wildschweine die Belagsdichte an durchwühlten Stellen um bis zu 40 % reduzieren. Auch im aktuellen Befallsgebiet Grafenschlag gab es

deutliche Anzeichen von Aktivitäten durch Wildschweine (aufgewühlte Stellen im Boden um die befallenen Bäume).

An Parasiten konnte die Tachine *Myxexoristops abietis* nachgewiesen werden. Die Eier dieser Tachine werden von den Wirtslarven über die Nahrung am Baum aufgenommen. Laut Literatur entwickeln sich die Larven von *M. abietis* in der Wirtslarve (Nymphe im Boden) bereits im selben Jahr in das letzte Larvenstadium. Durch Abwehrreaktionen des Wirtes kann es aber zu einer Verzögerung der Larvalentwicklung kommen, sodass die Tachinenlarve erst im Frühjahr das letzte Larvenstadium erreicht. Die Larven verlassen im Frühjahr den Wirt und bilden ein Tönnchen aus, die Nymphe stirbt. Die Generationsentwicklung ist meist einjährig, eine Generationsentwicklung bis zu 3 Jahren scheint aber ebenfalls möglich (Eichhorn 1988). Von den Pronymphen, welche für die Schlupfkontrolle von Anfang November 2015 bis Ende Juni 2016 gehalten wurden, waren ca. 8 % offensichtlich von *M. abietis* parasitiert, andere Parasitoiden traten dagegen keine auf.

Knapp ein Viertel der Tiere aus dem Entwicklungsversuch verpilzte während der Lagerung im Freiland. Dagegen waren die Verpilzungsraten in den Klimaschränken weitaus geringer (max. 4%). Einerseits kann das auf die trockeneren Lagerungsbedingungen in den Klimaschränken zurückzuführen sein, andererseits könnte auch die Temperatur (15°C bzw. 20°C) ein Wachstum der Pilze gehemmt haben. Es wurde allerdings keine Analyse der aufgetretenen Pilze durchgeführt. Daher können auch keine Aussagen darübergemacht werden, ob es sich bei den Pilzen um entomopathogene oder um saprophytische Pilze handelte, die erst nach dem Tod der Nymphen auftraten.

Den Parasiten wird im Massenwechsel von *C. abietis* eine eher geringere Bedeutung zugeschrieben (Bogenschütz 2000). Nematoden könnten allerdings eine größere Rolle spielen. Fischer und Führer (1991) beobachteten hohe Mortalitätsraten der Nymphen durch *Steinernema kraussei* (Rhabditida: Steinernematidae). Die Nematode dringt im 3. Larvenstadium in die Leibeshöhle einer *C. abietis* Nymphe ein und ist davor für kurze Zeit dem Bodenmilieu ausgesetzt und von diesem beeinflusst.

Maggenti (1981) beobachtete eine durchschnittliche Parasitierung von 3 %, Eichhorn (1988) beobachtete sogar bis zu 28 % parasitierte Nymphen. Der pH-Wert des Bodens ist ein wichtiger Faktor für die Effektivität der Nematoden. Die höchsten Parasitierungsraten wurden bei pH-Werten zwischen 5,2 und 6,6 beobachtet, unter einem pH-Wert von 4,0 sinken die Parasitierungsraten gegen Null (Führer & Fischer 1994). Die pH-Werte im

Befallsgebiet Grafenschlag lagen zwischen pH 3,9 und pH 4,1. Es handelt sich also um einen sauren Standort, auf dem Nematoden kaum eine regulierende Wirkung auf die Gradation von *C. abietis* ausüben können. Jedoch konnte ein geringer Zusammenhang zwischen dem pH-Wert und der Befallsdichte festgestellt werden, bei steigendem pH-Wert waren die Belagsdichten im Boden geringer.

Der Gesamtrückgang der Belagsdichte von 2014 bis 2016 von knapp 60 % zeigt dennoch eindrücklich, wie hoch das Potential der natürlichen Gegenspieler über einen längeren Zeitraum zu sehen ist. Die 3-jährige Generationsentwicklung der Gespinstblattwespe kommt hier den Gegenspielern zugute, da die Nymphen Räubern, Parasiten und Krankheitserregern lange ohne Gegenwehr ausgesetzt sind (Eichhorn & Pausch 1986).

Frostresistenz

Bei der Bestimmung des Unterkühlungspunktes der Nymphen wurde ersichtlich, dass die Tiere die Eisbildung im Körper nicht überleben. Damit muss *C. abietis* als gefrierempfindliche Art eingestuft werden. Bemerkenswert sind aber die extrem tiefen Temperaturen, welche Pronymphen und Eonymphen ohne Schaden während der Überwinterung überleben können. So lagen die SCP's bei Pronymphen während der Überwinterung zwischen -18°C und -21°C . Beim direkten Vergleich von Pro- und Eonymphen lag der SCP der Eonymphen sogar höher als der der Pronymphen. In einer vorangegangenen Untersuchung über die Frosthärte von Pro- und Eonymphen konnte eine steigende Frosthärte im Jahresverlauf von Jänner bis Juli beobachtet werden (Gober 2017). Auch hier lagen die Unterkühlungspunkte bei Pronymphen tiefer als bei Eonymphen. Generell lässt sich keine Anpassung an die Außentemperaturen erkennen, da die Werte der Nymphen das ganze Jahr über sowohl im Sommer als auch in den Wintermonaten extrem tief lagen. Aus den Temperaturlaufzeichnungen im Boden während der Winterperiode lässt sich erkennen, dass die Werte nie unter 0°C fielen, selbst bei Lufttemperaturen von -16°C . Die herrschenden Verhältnisse im Winter stellen für die Nymphen in Bezug auf Frosthärte keine Gefahr dar. Eine Auswirkung von Frost auf die Wintermortalität der Tiere kann somit so gut als ausgeschlossen werden.

Atmungsaktivität

Da die im Boden ruhenden Nymphen während der Überwinterung bzw. während des Überliegens im Boden keine Nahrung zu sich nehmen, verlieren die Tiere selbst bei sehr niedriger Stoffwechselaktivität Energie, u.a. bei der Atmung. Die Respirationsrate der Tiere, also der Verbrauch an Sauerstoff, wurde als Indikator für den Energieverlust der Tiere herangezogen, d.h. mit steigender Atmungsaktivität steigt der Energieverbrauch und die Energiereserven schwinden. Slama (1960) führte bereits Untersuchungen zur Stoffwechselaktivität mittels Atmungsaktivitätsmessungen bei Eonymphen und Pronymphen von *C. abietis* unter verschiedenen Temperaturverhältnissen durch. Die Stoffwechselrate der aktiveren Eonymphen war in seinem Versuch höher und ungleichmäßiger als die bei Pronymphen. Der Sauerstoffverbrauch stieg mit zunehmenden Temperaturen. Auch in den eigenen Beobachtungen wirkten die Eonymphen agiler, sie bewegten sich schon bei der kleinsten Berührung, was bei den Pronymphen nicht der Fall war. Allerdings unterschieden sich Eonymphen und Pronymphen nicht im O₂-Verbrauch. Auffällig war, dass die Respirationsraten von Monat zu Monat abnahmen. Da einzelne Tiere im Laufe der Zeit geschwächt aussahen und auf Berührung kaum mehr reagierten, wurden ab Februar Messungen mit neuen Tieren aus dem Freiland durchgeführt. Die Atmungsaktivität unterschied sich jedoch nicht von den Tieren, die monatlich gemessen wurden. Die starke Streuung der Werte der Tiere, die monatlich gemessen wurden, deutet dennoch auf die beeinträchtigte Vitalität einzelner Tiere durch die Manipulationen bei den Messungen hin. Generell waren die Respirationsraten der Nymphen sehr niedrig. Die geringe Atmungsaktivität (diskontinuierliche Respiration) wird bei diapausierenden Insekten als Anpassung zur Minimierung des Wasserverlustes gesehen (Buck & Keister 1955). Bei den Berechnungen zum O₂ Verbrauch wurde davon ausgegangen, dass in erster Linie Zucker veratmet wird, hier liegt der metabolische Quotient bei 1 (O₂ Verbrauch \cong CO₂ Bildung).

Energie- und Wasserhaushalt

Die Generationsdauer bei *C. abietis* kann bis zu 6 Jahre betragen (Eichhorn & Pausch 1986), daher spielen Energiereserven der Nymphen eine wesentliche Rolle, um über einen so langen Zeitraum überleben zu können. In der vorliegenden Arbeit wurde der Lipidgehalt der Pronymphen in den Wintermonaten vor dem Schlupf bestimmt und mit

dem Lipidgehalt der Eonymphen im Dezember verglichen. Die Fettreserven der Eonymphen waren deutlich höher als die der Pronymphen. Dieses Ergebnis könnte darauf hindeuten, dass die Eonymphen erst im Sommer 2014 oder 2015 abbaumten, während die Pronymphen bereits seit Herbst 2013 (als Eonymphen) im Boden lagen und somit schon einen Teil ihrer Energiereserven verbraucht hatten. Zusätzliche Energiereserven sind auch für die Umwandlung vom Eonymphen- in das Pronymphenstadium nötig. Insgesamt ließ sich bei den Pronymphen eine deutliche Abnahme der Fettreserven von November bis März feststellen, wobei die Männchen generell einen etwas geringeren Fettanteil, dafür aber einen höheren Wassergehalt hatten als die Weibchen. Die Abnahme der Fettreserven spiegelt sich auch in einem konstanten Gewichtsverlust der Pronymphen während der Überwinterung wider. Bei den Eonymphen war eine deutliche Abnahme im Körpergewicht von Jänner bis März zu erkennen, in den Monaten davor war der Gewichtsverlust gering. Die Gewichtsreduktion und der Verlust an Fettreserven ist zum einen durch die - wenn auch reduzierte - Stoffwechselaktivität der Tiere zu erklären, andererseits ist darin eventuell auch schon eine höhere Stoffwechselrate der Pronymphen zu erkennen, die sich auf die bevorstehende Verpuppung im Frühjahr vorbereiten.

Geschlechtsbestimmung bei Nymphen

Weibliche und männliche *C. abietis* Wespen unterscheiden sich in Größe und Gewicht sowohl im Nymphenstadium als auch als adulte Wespe (Baier & Leubert 1989). Bei den Nymphen sind die weiblichen Individuen signifikant schwerer und größer als die männlichen. Von insgesamt 119 Tieren entwickelten sich in diesem Versuch nur 20 Tiere (17 %) zu adulten Wespen, 16 Männchen und 4 Weibchen. Tiere der Gewichtsklasse bis 100 mg waren ausschließlich Männchen und ab 130 mg ausschließlich Weibchen. Für die Gewichtsklasse zwischen 100 und 130 mg können keine definitiven Aussagen getroffen werden, da die entsprechenden Tiere sich nicht zum Adulttier entwickelten.

Anhand der Gonaden ist schon im späten Pronymphenstadium eine durch Sektion eindeutige Feststellung des Geschlechts der Nymphen möglich (Eichhorn & Bogenschütz 2000). Sektionen der Nymphen wurden in der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt. Stattdessen wurden die Nymphen bis zum Schlupf der adulten Wespen gehalten und anschließend eine Geschlechtszuordnung anhand morphologischer Merkmale durchgeführt.

Eine Geschlechtsbestimmung ist auch anhand der Kopfkapselbreiten (mit Einschränkungen) möglich. Weibliche Nymphen haben eine Kopfkapselbreite von 2,5-2,7 mm, männliche von 2,0-2,2 mm (Heqvist 1956). Diese Angaben konnten im vorliegenden Versuch bestätigt werden. Die Kopfkapselbreiten lagen bei den Männchen zwischen 2,1-2,3 mm und bei den Weibchen zwischen 2,6-2,8 mm.

Auffällig bei *C. abietis* Populationen ist ein sogenannter Farbpolymorphismus, der bei den Nymphen auftritt. Ewa 80 % der gelben Nymphen sind Männchen, bei den grünen Nymphen ist das Geschlechterverhältnis dagegen ausgeglichen (Gruppe 1995). In der vorliegenden Untersuchung entwickelten sich aus fünf gelben Nymphen vier Männchen und ein Weibchen.

Schlüpfdynamik der adulten Wespen

Um festzustellen, welchen Einfluss die Temperatur auf den Schlüpfzeitpunkt der adulten Wespen hat, wurden die Tiere im Klimaschrank und unter Freilandbedingungen im Institutsgarten des IFFF gelagert. Von insgesamt 119 Tieren entwickelten sich nur 20 Tiere (17 %) zu adulten Wespen (16 Männchen, 4 Weibchen), darunter nur zwei Tiere in den Klimaschränken, was auf ungünstige Lagerungsbedingungen (Einzelhaltung in Mikrotiterplatten ohne Erde) schließen lässt. Obwohl eine Vertiefung der Mikrotiterplatte mit Wasser gefüllt war, vertrocknete der Großteil der Pronymphen. Eine höhere Überlebensrate wurde unter Freilandbedingungen erzielt, wobei hier die Mikrotiterplatten in Kunststoffboxen gestellt und mit Erde bedeckt wurden. Schon Slama (1960) wies darauf hin, dass im Boden diapausierende Insekten unter Laborbedingungen bei hoher Luftfeuchtigkeit gehalten werden müssen, da der Widerstand gegenüber Wasserverlust deutlich kleiner ist als bei nicht diapausierenden, wodurch die Tiere bei geringer Luftfeuchte vertrocknen. Das würde die hohen Ausfallraten während des Schlüpfversuches erklären. Das Verhältnis der Wespen von 4:1 zugunsten der Männchen legt den Schluss nahe, dass die weiblichen Nymphen auf unnatürliche Bodenverhältnisse empfindlicher reagieren als männliche. Eine Rolle für die höhere Ausfallsrate bei den Weibchen könnte auch der geringere Wassergehalt spielen.

Die Diapause der Pronymphen endet nach dem Winter mit steigenden Temperaturen und mündet in deren Verpuppung, welche bei Temperaturen ab +3°C beginnt (Gruppe 1996). Zur Berechnung der Temperatursummen (Gradtage GT), welche für die Entwicklung zur

adulten Wespe notwendig sind, wurde daher ein Entwicklungsnullpunkt (Schwellenwert) von 3°C angenommen. Da die Tiere nur einmal pro Woche kontrolliert wurden, wurde bei einer fertig entwickelten Wespe immer die Wochenmitte als Schlupfzeitpunkt angenommen. Dabei brauchte die erste Wespe im Klimaschrank bei konstant 15°C 115 Tage bis zum Schlupf, was einer Temperatursumme von etwa 990 GT entspricht. Auf eine ähnliche Temperatursumme (980 GT) kam die Wespe, die bei Wechseltemperaturen (20°C/15°C) im Klimaschrank gehalten wurde. Die geringste Temperatursumme (600 GT) benötigte die erste Wespe im Institutsgarten unter Freilandbedingungen.

Für die Entwicklung von der Puppe zum adulten Tier benötigte die erste Wespe im Klimaschrank bei konstant 15°C 156 GT im Freiland knapp 115 GT. Diese Werte sind durch die wöchentlichen Kontrollen nur als Richtwerte zu sehen. Vergleicht man die Werte mit jenen aus der Literatur, so wird für männliche Puppen eine Temperatursumme von 74 GT angegeben (Baier et al. 1997), wobei allerdings ein Entwicklungsnullpunkt von 5 °C angenommen wurde. Setzt man diesen Schwellenwert für den aktuellen Versuch an, würde sich die Temperatursumme für das Tier aus der Freilandhaltung auf 92 GT reduzieren. Vergleichswerte aus der Literatur für Temperatursummen zur Entwicklung von der Pronymphen zur Puppe wurden keine gefunden. Wie in der Literatur beschrieben, wurde auch im vorliegenden Versuch Proandrie beobachtet (Baier 1994, 1997; Schwenke 1982). Allerdings war diese nicht sehr deutlich ausgeprägt, da der Großteil der Männchen und Weibchen innerhalb einer Woche schlüpften.

Farbdimorphismus bei Nymphen

Die anfangs schmutzig-graugrünen Larven von *C. abietis* wechseln nach der letzten Larvalhäutung die Farbe zu leuchtend grün oder goldgelb (bei einem geringen Anteil). Das Verhältnis von grünen zu gelben Nymphen ist innerhalb einer Population meist konstant (Schwenke 1982). In der Literatur werden zwischen 2-13 % gelbe Nymphen bei verschiedenen Beobachtungen angegeben (Henqvist 1956, Eichhorn 1990). Interessant ist, dass bei den gelben Nymphen das Geschlechterverhältnis stark zu Gunsten der Männchen ausfällt (Eichhorn 1990, Gruppe 1995). In der Gespinstblattwespen-Population im Waldviertel wurden im Spätherbst 2015 neben 97 % grünen Nymphen, 3 % gelbe Nymphen beobachtet. Im darauffolgenden März war das Verhältnis mit 92 % grünen und 8 % gelben Nymphen ähnlich.

Bekämpfung

Üblicherweise ist die Gemeine Fichtengespinstblattwespe aus forstlicher Sicht nicht allzu bedeutend, in seltenen Fällen kann es aber zu Massenvermehrungen mit Kahlfraß der betroffenen Fichten kommen. Allerdings werden durch den Nadelverlust geschwächte Bäume oft von Sekundärschädlingen, wie z.B. dem Buchdrucker (*Ips typographus* L.) befallen (Schwenke 1982). Auch in der vorliegenden Untersuchung fielen zwei Probestämme dem Buchdrucker zum Opfer und es liegt nahe, dass noch weitere Bäume folgen werden.

Eine Bekämpfung von Forstschädlingen, die den größten Teil ihres Lebens im Boden verbringen, stellt sich als extrem schwierig dar, da zur Bekämpfung der Wespen bzw. der Larven am Baum ein nur sehr kurzes Zeitfenster vorhanden ist. Eine spätere Bekämpfung der im Boden ruhenden Larven mit Insektiziden ist wirkungslos. Gegen Junglarven wurden in der Vergangenheit Häutungshemmer wie Dimilin 25 WP eingesetzt. Von Insektiziden ist aber grundsätzlich abzuraten, da oft auch die natürlichen Gegenspieler der Blattwespen (v.a. Parasitoide) dezimiert und eine Massenvermehrung sogar begünstigt werden könnte (Pausch 1987). Eine bessere Möglichkeit stellt die Förderung der natürlichen Gegenspieler dar. Führer und Fischer (1994) schlagen dazu Bodenverbesserungsmaßnahmen zur nachhaltigen Stabilisierung vor, da schon eine geringe Anhebung des Boden-pH-Wertes eine signifikante Erhöhung der Parasitierung durch Nematoden mit sich führt. Solche Bodenverbesserungsversuche wurden schon in der Vergangenheit mit Düngekalk durchgeführt, was zu einer positiven Wirkung auf Nematoden selbst zwei Jahren nach der Düngung führte. Wie sich solche Maßnahmen auf die Nadelinhaltsstoffe und somit auf die Futterqualität für die Larven auswirken, ist nicht bekannt. Es liegt die Vermutung nahe, dass sich die Fichtennadeln mit zunehmender Kronenverlichtung verschlechtern, da ein Zusammenhang zwischen Kronenverlichtung und Junglarvenmortalität beobachtet wurde, was auf veränderte Nähr- und Abwehrstoffe der Nadeln (Rohfasergehalt, Polyphenole, Polyamine, Stickstoff) zurückzuführen sein könnte (Führer & Fischer 1994).

6 Zusammenfassung

In einem 10 ha großen Fichtenbestand südlich von Zwettl in Niederösterreich wurde im Jahr 2013 eine Gradation der Fichtenspinnblattwespe *Cephalcia abietis* L. festgestellt. Der Gradationsverlauf wird seither vom Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz (IFFF) der Universität für Bodenkultur beobachtet und untersucht. Im Rahmen dieser Diplomarbeit wurden die Entwicklung, der physiologische Zustand und Veränderungen in der Belagsdichte der Nymphen während der Überwinterungsphase von November 2015 bis März 2016 sowie die Schlüpfdynamik und Möglichkeiten der Geschlechtsbestimmung bis Juni 2016 untersucht. Zunächst wurden im Herbst Grabungen zur Probenwerbung durchgeführt, welche im darauffolgenden Frühjahr wiederholt wurden. Zum Zeitpunkt der Probesammlung im November lag die Befallsdichte im Mineralboden im Mittel bei 318 Nymphen/m², bei der Grabung im März bei 265 Nymphen/m². Die Nymphen wurden gewogen, auf Parasitierung untersucht, der Anteil an Farbvarianten (grün, gelb) und der Entwicklungszustand (Eo-, Pronymphe) der Tiere festgehalten. Das Verhältnis 9:1 zugunsten der Pronymphen im November ließ auf ein Hauptschwärmjahr 2016 schließen. Die Nymphen der Herbstsammlung wurden unter Freilandbedingungen im Institutsgarten für die physiologischen Messungen, einzeln in Mikrotiterplatten gelagert. Von November bis März wurden monatliche Frostresistenzmessungen durchgeführt. Der Supercoolingpoint (SCP) lag sowohl bei Eo- als auch Pronymphen sehr tief (-20°C), wobei die Pronymphen signifikant tiefere Temperaturen als die Eonymphen überlebten. Jeden Monat wurden an denselben Nymphen Atmungsaktivitätsmessungen durchgeführt. Die Respirationsraten lagen bei Eo- und Pronymphen von November bis März zwischen 0,79 und 1,94 µl O₂/24h/mg. Diese Nymphen wurden vor jeder Messung gewogen. Während bei den Pronymphen der Gewichtsverlust (-8%) im Versuchszeitraum mehr oder weniger konstant war, trat bei den Eonymphen ein deutlicher Gewichtsverlust (-25%) von Jänner bis März auf. Der Fettgehalt lag bei den Eonymphen, welche mindestens noch ein weiteres Jahr im Boden überliegen, erwartungsgemäß höher (55 µg/mg Lebendgewicht) als bei den Pronymphen (27 µg/mg Lebendgewicht), die sich im Frühjahr zu adulten Wespen weiterentwickeln. Die Gewichtsverteilung der lebenden Nymphen zeigte eine 2-gipfelige Häufigkeit bei 71-75 mg und bei 141-145 mg. Die Ergebnisse der Schlupfkontrolle zeigten, dass Tiere aus dem Gewichtsbereich 60–80 mg ausnahmslos Männchen, Tiere aus dem Gewichtsbereich 130-150 mg ausschließlich Weibchen waren. Eine Geschlechtsbestimmung ist auch

anhand der Kopfkapselbreiten möglich. Die Kopfkapselbreiten der Tiere aus den oben genannten Gewichtsklassen lagen bei den Männchen zwischen 2,1-2,3 mm und bei den Weibchen zwischen 2,6-2,8 mm. Um den Einfluss der Temperatur auf den Schlupfzeitpunkt zu erörtern, wurde die Schlupfkontrolle unter verschiedenen Lagerungsbedingungen durchgeführt: 16:8 (L:D) bei 20°C Tag/15°C Nacht im Klimaschrank; 16:8 (L:D) bei 15°C konstant im Klimaschrank und unter Freilandbedingungen im Institutsgarten des IFFF. Von insgesamt 119 Tieren entwickelten sich nur 20 Tiere (17 %) zu adulten Wespen (16 Männchen und 4 Weibchen), darunter nur zwei Tiere in den Klimaschränken. Dabei brauchte die Wespe im Klimaschrank bei konstant 15°C 115 Tage bis zum Schlupf, was einer Temperatursumme von etwa 990 Gradtage (GT) entspricht. Auf eine ähnliche Temperatursumme (980 GT) kam die Wespe, die bei Wechseltemperaturen (20°C/15°C) im Klimaschrank gehalten wurde. Die geringste Temperatursumme (600 GT) benötigte die erste Wespe im Institutsgarten unter Freilandbedingungen.

7 Literaturverzeichnis

- Baier, U. und Leubert, F. 1989.** Untersuchung des Häutungshormontiters von Eonymphen und Pronymphen der großen Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia abietis* L. in Freilandpopulationen des Erzgebirges und Thüringer Waldes. [Hrsg.] Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe. Wissenschaftliche Zeitschrift der Pädagogischen Hochschule. 1989, Heft 1, S. 5-10.
- Baier, U. und Otto, L.-F. 2000.** Untersuchung zur Großen Fichtengespinstblattwespe. [Hrsg.] Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft Gotha. Mitteilungen der Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft. April 2000, 17, S. 47-68.
- Baier, U. 1990.** Untersuchung der Pronymphenentwicklung in einer Freilandpopulation der Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia abietis* L.. Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie. 1990, 24, S. 35-39.
- **1990.** Untersuchung zur Fertilität der Fichtengespinstblattwespe (*C. abietis* L.). Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie. 1990, 25, S. 76-78.
- **1994.** Untersuchung zur Temperaturabhängigkeit der Eonymphen-Pronymphen Umwandlung bei der Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia abietis* L. (Hym., Pamphiliidae). Journal of Applied Entomology. 1994, 118, S. 68-75.
- Baier, U., Stürtz, M. und Kolk, T. 1997.** Untersuchung zum Schwarmflug der Großen Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia abietis* L. (Hymenoptera, Pamphiliidae). Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie. 1997, 31, S. 36-40.
- Bohlander, F. 1996.** Zum energetischen Status des Buchdruckers *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Ludwig-Maximilian-Universität. München : s.n., 1996. S. 189p., Dissertation.
- Buck, J. und Keister, M. 1955.** Cyclic CO₂ release in diapausing *Agapema* pupae. The Biological Bulletin. 1955, 109, S. 144-163.
- Eichhorn, O. und Bogenschütz, H. 2000.** Untersuchung über die Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia* spp. Panz. (Hym., Pamphiliidae) IV. Massenwechsel von *Cephalcia abietis* L. im oberschwäbischen Forstrevier Erolzheim (Fbz. Ochsenhausen). [Hrsg.] Blackwell Wissenschafts-Verlag. Berlin. Journal of Applied Entomology. 2000, 124, S. 121-139.

- Eichhorn, O. und Pausch, K.-L. 1986.** Untersuchung über die Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia abietis* spp. Panz. (Hym., Pamphiliidae); I. Zur Problematik des Generationszyklus von *Cephalcia abietis* L. Journal of Applied Entomology. 1986, 101, S. 101-111.
- Eichhorn, O. 1988.** Untersuchung über die Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia* spp. Panz. (Hym., Pamphiliidae); II. Die Larven- und Nymphenparasiten. Journal of Applied Entomology. 1988, 105, S. 105-140.
- **1990.** Untersuchung über die Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia* spp. Panz. (Hym., Pamphiliidae); III. Populationsdynamische Faktoren und Gesamtschau. Journal of Applied Entomology. 1990, 110, S. 321-345.
- Fischer, P. und Führer, E. 1990.** Effect of soil acidity on the entomophilic nematode *Steinernema kraussei* Steiner. Biology and Fertility of Soils. 1990, 9, S. 174-177.
- Führer, E. und Fischer, P. 1991.** Towards integradet control of *Cephalcia abietis*, a defoliator of Norway spruce in central Europe. Forest Ecology and Management. 1991, 39, S. 87-95.
- Führer, E. und Nopp, U. 2001.** Ursachen, Vorbeugung und Sanierung von Waldschäden. Prädispositionsabschätzung zur Gefährdungserkennung und Schadensvorbeugung. Wien : Universitätsverlag Wien : Facultas, 2001. S. 363-386. ISBN: 3-85076-528-8.
- Führer, E. und Fischer, P. 1994.** Die Gemeine Fichtengespinstblattwespe, *Cephalcia abietis* L. (Hym., Pamphiliidae), im Böhmerwald: Zur Kenntnis der Verursachung und Vermeidung von Gradationen. Wien : Forstliche Schriftenreihe, Universität für Bodenkultur Wien, 1994. S. 209-235. Bd. 7. ISBN 3-900865-06-X.
- Gober, E. 2017.** Untersuchung zur Populationsdynamik der Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia abietis* in einem Aktuellen Befallsgebiet im Waldviertel. 2017. S. 88p, Masterarbeit.
- Gruppe, A. 1995.** Populationsgenetische Aspekte der Präpuppenfärbung bei der Fichtengespinstblattwespe *Cephalcia abietis* (Linnaeus 1758) (Hymenoptera, Pamphiliidae). Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie . 1995, 10.

- Gruppe, A. 1996.** Erörterung eines Modells für die variable Dormanz bei Vorpuppen der Fichten-Gespinstblattwespe *Cephalcia abietis* (Hymenoptera: Symphyta: Pamphiliidae). [Hrsg.] D-70176 Stuttgart E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Entomologia Generalis - Journal of general and applied entomology. 1996, 21, S. 95-106.
- Gruppe, A. und Niblein, R. 1996.** Bedeutung von Sexualpheromonen und Licht für Flugaktivität und Attraktion männlicher Fichtengespinntblattwespen *Cephalcia abietis* L. (Hym., Pamphiliidae). Journal of Applied Entomology. 1996, 120, S. 107-109.
- Heqvist, K.-J. 1956.** Studier över större granspinnarstekeln (*Cephalcia abietis*), och dess uppträdande i Skane. [Hrsg.] Meddelanden Fran Statens Skogsforskningsinstitut. 1956, Bd. 46, 5.
- Jahn, E. 1976.** Die Fichtengespinntblattwespe, *Cephalcia abietis* L., als gefährlicher Bestandes- und Kulturschädling in Österreich. Anzeige für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz. Oktober 1976, 49, S. 145-149.
- Lemme, H. und Petercord, R. 2010 b.** Weniger und dennoch genauer. [Hrsg.] Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft. LWF Aktuell. 2010 b, 78, S. 54-55.
- Pausch, K.-L. 1987.** Die Fichten-Gespinstblattwespe (*Cephalcia abietis* L.), (Synon.: *Lyda hypotrophica* Htg., *Cephalcia abietis* L.). [Hrsg.] H. Butin. Waldschutzmerkblatt. 1987, 10.
- Pruscha, H. 1984.** A volumetric micro-respirometer with automatic recording equipment. Oecologia (Berlin). 1984, 62, S. 187-288.
- Scheidter, F. 1916.** Beiträge zur Biologie und Anatomie der Fichtengespinntblattwespe, *Lyda hypotrophica* Htg. (= *Cephalcia abietis* L.). Zeitschrift für angewandte Entomologie. 1916, 3, S. 97-116.
- Scholander, P. F., Lloyd Claff, C., Andrews, J. R., Wallach, D. F. 1952.** Microvolumetric Respirometry. Methods for O₂-consumption and CO₂-production by cells and enzymic reactions. The Journal of General Physiology. January 1952, 35, S. 375-395.

- Schwenke, W. 1982.** Die Forstschädlinge Mitteleuropas, Hautflügler und Zweiflügler.
s.l. : Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin, 1982. Bd. 4.
- Schwerdtfeger, F. 1981.** Waldkrankheiten. Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des
Forstschutzes. 4. Aufl. s.l. : Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 1981. S. 488.
- Slama, K. 1960.** Continuous Respiration in Diapausing Prepupae and Pupae. 1960, Bd.
5, 3-4, S. 341-348.
- Steyrer, G., Perny, B., Hoch, G. und Schafellner, C. 2015.** Auftreten der großen
Fichtenspinntblattwespe im Waldviertel. [Hrsg.] Naturgefahren und Landschaft
(BFW) Bundesforschungs- und Ausbildungszentrum für Wald. Forstschutz
Aktuell. 2015, 60/61, S. 20-23.

8 Anhang

8.1 Abbildungsverzeichnis

- Abbildung 1: Die Entwicklungsstadien der Fichtengespinntblattwespe: Im linken oberen Bereich ein adultes Weibchen und darunter ein adultes Männchen, daneben ein Ast mit den Gespinsten. Im unteren Bereich der Abbildung sieht man das letzte fressende Stadium der Afterraupen in den beiden Farbvarianten (schmutzig-grün und goldgelb), oberhalb einzelne Eier an einer Nadel und daneben eine gelbe Puppe. Am rechten Rand der Grafik sieht man die Entwicklung des Komplexauges von der Eonymphe (oben) zur Pronymphe (unten) (Quelle: www.pohoda.joste.cz), Abfragedatum:13.12.2015..... 2
- Abbildung 2: Größenunterschied zwischen einer weiblichen Wespe (links) und einer männlichen Wespe (rechts) von *C. abietis*..... 3
- Abbildung 3: Größenunterschied zwischen einer grünen weiblichen und einer gelben männlichen Eonymphe von *C. abietis*..... 4
- Abbildung 4: Ruhelarve (Nymphe) von *C. abietis* in einem Erdhöhlchen. 6
- Abbildung 5: Schematische Darstellung der Faktoren, welche die Populationsdynamik von *C. abietis* beeinflussen. Je stärker die Pfeillinie, desto bedeutender der Faktor. Der orange markierte Larvenparasit (*M. abietis*) wurde in den Nymphen im Befallsgebiet Grafenschlag (2016) gefunden (verändert nach Eichhorn 1990)... 7
- Abbildung 6: a= Eonymphe; b1-b4= Pronymphenstadien 1-4 (Quelle: Eichhorn & Pausch 1986)..... 10
- Abbildung 7: Schematischer Entwicklungsverlauf von *C. abietis* in Abhängigkeit von der Bodentemperatur (verändert nach Gruppe 1996)..... 11
- Abbildung 8: NÖ Atlas 4.0, Geografische Karte Grafenschlag Maßstab 1:20 000, die schraffierte rote Fläche markiert das Befallsgebiet (Quelle: <http://atlas.noe.gv.at/>). Onlineabfrage: [http://atlas.noe.gv.at/webgisatlas/\(S\(rbbglttwjycgbvkj5xljuc2d\)\)/init.aspx?karte=atlas_verwaltungsgrenzen&ks=grenzen&redliningid=gxhurqwpfje3duieya1gfde4&box=664328.003427419;370863.1625;670345.684072581;373647.4625&srs=31259](http://atlas.noe.gv.at/webgisatlas/(S(rbbglttwjycgbvkj5xljuc2d))/init.aspx?karte=atlas_verwaltungsgrenzen&ks=grenzen&redliningid=gxhurqwpfje3duieya1gfde4&box=664328.003427419;370863.1625;670345.684072581;373647.4625&srs=31259), Abfragedatum 20.10.2016. 14

Abbildung 9: NÖ Atlas 4.0, Orthofoto Grafenschlag Maßstab 1:20 000, die schraffierte rote Fläche markiert das Befallsgebiet (Quelle: http://atlas.noe.gv.at/). Onlineabfrage: http://atlas.noe.gv.at/webgisatlas/(S(rbbglttwjycgbvkj5xljuc2d))/init.aspx?karte=atlas_verwaltungsgrenzen&ks=grenzen&redliningid=gxhurqwpfje3duieya1gfde4&box=664328.003427419;370863.125;670345.684072581;373647.4625&srs=31259 , Abfragedatum 20.10.2016.	15
Abbildung 10: Anordnung der Probebäume innerhalb der 2 Transekte, welche von Norden nach Süden und von Westen nach Osten angelegt wurden.	16
Abbildung 11: Doppelsieb zum Durchsuchen des Erdmaterials auf Nymphen.	17
Abbildung 12: Platzierung der beiden Datenlogger bei Baum Nr. 2 im Befallsgebiet. ...	18
Abbildung 13: Frischhaltebeutel zur Aufbewahrung der Nymphen in gesiebter Erde im Gitterkäfig.	18
Abbildung 14 a-e: Procedere der Gewichtsbestimmung der Nymphen. a: Spülen der Nymphen mit Wasser in einem Küchensieb. b: Trocknen der Nymphen auf Küchenpapier. c: Bestimmung des Entwicklungszustandes der Nymphen unter dem Binokular. d: Gewichtsbestimmung der Nymphen mittels Mikrowaage. e: Aufbewahrung der Nymphen einzeln in Kunststoff-Mikrotiterplatten.	19
Abbildung 15 a-d: Die Lagerungsarten der Nymphen während des Versuchszeitraumes. a: Aufbewahrung der Nymphen mit Erdmaterial in einem offenen Frischhaltebeutel. b: Nymphen in den Vertiefungen der Kunststoff-Mikrotiterplatten. c: Kunststoffbox mit Deckel und Gazeeinsatz. d: Lagerung der Mikrotiterplatten in einer mit Erde befüllten Kunststoffbox.	20
Abbildung 16: Temperaturanstieg beim Freiwerden von Kristallisationswärme durch das Frieren des Körperwassers beim Abkühlen der Tiere. Die schwarzen Pfeile markieren den Supercooling-Point zweier Larven.	21
Abbildung 17a-d: Procedere der SCP-Messung der Nymphen. a: Thermoelement mit Nymphe in Eppendorf-Röhrchen. b: Messeinheit mit Isolier Röhrchen. c: Gefriertruhe zur SCP-Messung. d: Aufzeichnung der Temperatur während der SCP-Messung.	22
Abbildung 18: Nymphen im Respirationsgefäß während der Vorbereitung für die Respirationsmessung.	24

Abbildung 19 a-c: Respirationsmessung der Nymphen. a: Respirometer mit den 10 Messstationen. b: Detailansicht der Nymphen während der Messung im Wasserbad. c: Schematische Darstellung des Respirometers nach Pruscha et al. (1984): A= Manometerblock, B= Mikroliterspritze, C= Mikrometerschraube, D= Motor mit Getriebe, IRL= Infrarot-Lichtschranke, 1= Manometer, 2= Respirationsgefäß, 3= Kompensationsgefäß, 4= Manometerverschluss, 5= Kunststoffritzel, 6= Zahnrad, 7= Endschalter.	24
Abbildung 20: Eichkurve der OME-Standard-Reihe zur Berechnung der Lipidgehalte von <i>C. abietis</i> Nymphen.....	29
Abbildung 21: Messung der Kopfkapselbreite mit Hilfe eines Objektmikrometers unter dem Binokular.....	30
Abbildung 22: Prozentuale Verteilung von Eonymphen, Pronymphen und Puppen an den beiden Sammelterminen November 2015 und März 2016.....	34
Abbildung 23: Farbvariationen der Nymphen.	35
Abbildung 24: Gewichtsverteilung der lebenden Nymphen, eingeteilt in 5 mg Gewichtsklassen von 40 bis 205 mg.	36
Abbildung 25: Anzahl und Verteilung der Pro- und Eonymphen bei den 22 Versuchsbäumen im November 2015 und März 2016.....	38
Abbildung 26: Dichteverteilung von Eonymphen, Pronymphen und Puppen pro m ² (22 Probebäume) im November 2015 und März 2016.....	39
Abbildung 27: Temperaturverlauf (°C) im Boden (Grafenschlag) von November 2015 bis Anfang März 2016.	40
Abbildung 28: Temperaturverlauf (°C) in der Luft (Grafenschlag) von November 2015 bis Anfang März 2016.....	41
Abbildung 29: Temperaturverlauf (°C) in der Luft (Wien) von November 2015 bis Juni 2016.....	41
Abbildung 30: Zusammenhang zwischen dem Brusthöhendurchmesser (BHD) der Probebäume (n=22) und der Belagsdichte an Nymphen unter dem jeweiligen Baum im November bzw. März.	43

Abbildung 31: Zusammenhang zwischen dem pH-Wert des Oberbodens unter den Probebäumen (n=22) und der Belagsdichte an Nymphen unter dem jeweiligen Baum.	45
Abbildung 32: Kopfkapselbreiten (mm) von <i>C. abietis</i> Pronymphen aus den Gewichtsklassen leicht (60-80 mg), mittel (90-110 mg) und schwer (130-150 mg). Unterschiedliche Buchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede in der Kopfkapselbreite zwischen den Gewichtsklassen an (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).	46
Abbildung 33: Zusammenhang zwischen dem Gewicht (mg) und der Kopfkapselbreite (mm) von Pronymphen (n=80).....	47
Abbildung 34: Anzahl und Schlüpfzeitpunkt der männlichen und weiblichen adulten Wespen (n=20) aus den Klimaschränken und der Freilandhaltung.	48
Abbildung 35: Zusammenhang zwischen Gewicht (Pronymphen) und Geschlecht (adulte Wespen) (n=20).....	49
Abbildung 36: Temperaturverlauf (°C) in der Luft von November 2015 bis Juni 2016. Die schwarzen Pfeile markieren den Beginn und das Ende der Wärmesummenberechnung. Die horizontal verlaufende gelbe Linie markiert den Entwicklungsnullpunkt von 3°C für die Metamorphose (Pronymphe-Puppe-adulte Wespe).	50
Abbildung 37: Eine abgestorbene, durch <i>M. abietis</i> parasitierte <i>C. abietis</i> Pronymphe. Die Tachinenlarve verpuppt sich außerhalb des Wirtes (Tönnchenpuppe).	52
Abbildung 38: SCP-Werte (°C) der Pronymphen (n=20) und Eonymphen (n=20) im Dezember 2015. Unterschiedliche Buchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen (t-Test, $p \leq 0,05$).	53
Abbildung 39: SCP-Werte (°C) der Pronymphen (n=20). Männchen und Weibchen wurden zusammengefasst, da sie sich innerhalb der Monate nicht signifikant von einander unterschieden. Es konnte keine signifikanten Unterschiede über die Monate festgestellt werden (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p > 0,05$).	54
Abbildung 40: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$ Körpergewicht) von Pronymphen-Männchen und -Weibchen. Unterschiedliche Kleinbuchstaben über den Boxplots	

zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern (t-Test; $p \leq 0,05$).	56
Abbildung 41: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$ Körpergewicht) von Eonymphen- Männchen und -Weibchen. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Geschlechtern (t-Test, $p > 0,05$).....	56
Abbildung 42: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$ Körpergewicht) von Eonymphen und Pronymphen. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Entwicklungsstadien (t-Test, $p > 0,05$).	58
Abbildung 43: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$ Körpergewicht) von Eonymphen- Weibchen der Winter- und Kontrollmessung. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Tieren der Winter- und Kontrollmessung (t-Test, $p >$ $0,05$).....	59
Abbildung 44: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$ Körpergewicht) von Pronymphen- Männchen und -Weibchen der Winter- und Kontrollmessung. Es gab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Tieren der Winter- und Kontrollmessung (t-Test, $p > 0,05$).....	60
Abbildung 45: Körpergewichte (mg, $MW \pm SE$) von Pronymphen-Männchen und - Weibchen. In jeder Versuchsgruppe gab es 9 Tiere, die monatlich gemessen wurden. Es gab keine signifikanten Unterschiede innerhalb der Geschlechter in unterschiedlichen Monaten (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p > 0,05$).....	62
Abbildung 46: Körpergewichte (mg, $MW \pm SE$) von Eonymphen-Männchen und - Weibchen. In jeder Versuchsgruppe gab es 9 Tiere, die monatlich gemessen wurden. Unterschiedliche Kleinbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede innerhalb der Geschlechter in unterschiedlichen Monaten (ANOVA, Post-Hoc: Scheffé, $p \leq 0,05$).	62
Abbildung 47: Lipidgehalte (OME $\mu\text{g/mg}$ Lebendgewicht) von Pronymphen-Männchen und -Weibchen. Unterschiedliche Kleinbuchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern innerhalb eines Monats an (t-Test; $p \leq 0,05$).....	64

Abbildung 48: Lipidgehalte (OME $\mu\text{g}/\text{mg}$ Lebendgewicht) von Pro- und Eonymphen im Dezember 2015. Innerhalb der Entwicklungsstadien gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Tieren (t-Test, $p > 0,05$)...	64
Abbildung 49: Lipidgehalte (OME $\mu\text{g}/\text{mg}$ Lebendgewicht) von Pronymphen (n=20) und Eonymphen (n=20) im Dezember 2015. Unterschiedliche Buchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen (t-Test; $p \leq 0,05$).....	65
Abbildung 50: Wassergehalte (%) von Pronymphen-Männchen und -Weibchen. Unterschiedliche Kleinbuchstaben über den Boxplots zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern innerhalb der Monate an (t-Test; $p \leq 0,05$).....	66
Abbildung 51: Wassergehalt (%) von Pronymphen (Männchen, Weibchen) und Eonymphen (Männchen, Weibchen) im Dezember 2015. Unterschiedliche Buchstaben über den Boxplots, geben signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern an (t-Test; $p \leq 0,05$).....	67
Abbildung 52: Korrelation zwischen Fett- und Wassergehalt der Pronymphen (Männchen, Weibchen) von November 2015.	68

8.2 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Zeittafel der SCP-Messungen an Pro- und Eonymphen.....	23
Tabelle 2: Zeittafel der Respirationsmessung an Pro- und Eonymphen.....	26
Tabelle 3: Zeittafel der Lipidmessung an Pro- und Eonymphen.....	27
Tabelle 4: Zeittafel der Kopfkapselmessungen und Anzahl der Pronymphen von <i>C. abietis</i> in den verschiedenen Gewichtsklassen.....	29
Tabelle 5: Anzahl der Pronymphen für die Schlüpfkontrolle unter verschiedenen Lagerungsbedingungen.....	31
Tabelle 6: Durchschnittliche Anzahl pro m ² an Pronymphen und Eonymphen, sowie die Gesamtzahl der Nymphen (Mittelwert ± Standardfehler) aus je 22 Probebäumen im November 2015 und März 2016.....	33
Tabelle 7: Verteilung und Entwicklungszustand der Nymphen aus den Bodenproben mit einer Fläche von 0,1 m ² , unter den 22 Probebäumen im November 2015 und März 2016.....	37
Tabelle 8: Monatliche Temperaturmittelwerte, -maxima und -minima in °C in Luft und Boden auf der Befallsfläche (Grafenschlag) und im Institutsgarten des IFFF (Wien).....	40
Tabelle 9: Brusthöhendurchmesser (BHD) in 1,3 m Höhe der Probebäume und Belagsdichte von <i>C. abietis</i> Nymphen im November 2015 und März 2016, hochgerechnet auf m ² beim jeweiligen Baum.....	42
Tabelle 10: pH-Werte im Oberboden unter den einzelnen Probebäumen im November 2015 im Befallsgebiet Grafenschlag.....	44
Tabelle 11: Kopfkapselbreiten (mm, MW ± SE) von <i>C. abietis</i> Pronymphen unterschiedlicher Gewichtsklassen.....	46
Tabelle 12: Schlüpfzeitpunkt der ersten Wespen und errechnete Temperatursummen (Gradtage, GT) für die Umwandlung Pronymphe-Wespe bei unterschiedlichen Lagerungstemperaturen. Als Schwellenwert wurde eine Temperatur von +3°C angenommen.....	49

Tabelle 13: Parasitierung und Pilzbefall von Nymphen der Schlupfkontrolle.	51
Tabelle 14: SCP-Werte ($^{\circ}\text{C}$, $\text{MW} \pm \text{SE}$) von Pronymphen und Eonymphen. Zwischen männlichen und weiblichen Nymphen konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (t-Test, $p > 0,05$).....	54
Tabelle 15: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$ Körpergewicht, $\text{MW} \pm \text{SE}$) von Pronymphen und Eonymphen von November 2015 bis März 2016.	55
Tabelle 16: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$, $\text{MW} \pm \text{SE}$) von Pronymphen (n=18) und Eonymphen (n=18) von November 2015 bis März 2016.....	57
Tabelle 17: Sauerstoffverbrauch ($\mu\text{l O}_2/24 \text{ h/mg}$, $\text{MW} \pm \text{SE}$) von Pronymphen-Männchen (m) und -Weibchen (w) und Eonymphen-Weibchen (w) im Februar und März. Unterschiede zwischen Tieren der monatlichen Messung (Wintermessung) und Tieren der Kontrollmessung im selben Monat wurden mit t-Tests ermittelt.	59
Tabelle 18: Gewichtsverlust (mg, $\text{MW} \pm \text{SE}$) der Pro- und Eonymphen von November 2015 bis März 2016.....	60
Tabelle 19: Körpergewichte (mg, $\text{MW} \pm \text{SE}$) der Pronymphen (Männchen, Weibchen) und Eonymphen (Männchen, Weibchen) von November 2015 bis März 2016..	61
Tabelle 20: Lipidgehalte (OME $\mu\text{g/mg}$ Lebendgewicht, $\text{MW} \pm \text{SE}$) von Pronymphen (Männchen, Weibchen) und Eonymphen (Männchen, Weibchen) von November 2015 bis März 2016.....	63
Tabelle 21: Wassergehalte ($\%$, $\text{MW} \pm \text{SE}$) von Pronymphen (Männchen, Weibchen) und Eonymphen (Männchen, Weibchen) von November 2015 bis März 2016.....	66
Tabelle 22: Mittlerer Wassergehalt ($\%$) mit Standardfehler der Pro- und Eonymphen im Dezember 2015.	67