

**PHYSIOLOGISCHE UND HYDROLOGISCHE PARAMETER
IM ZUSAMMENHANG MIT DER ATTRAKTIVITÄT TROCKEN-
GESTRESSTER FICHTEN (*PICEA ABIES*) FÜR DEN
BUCHDRUCKER (*IPS TYPOGRAPHUS*)**

Masterarbeit

zur Erlangung des Titels Diplomingenieur (Dipl.-Ing.)

eingereicht von

Albert Bachlehner, BSc.

BetreuerInnen

Sigrid Netherer, Dipl.-Ing. Dr.

Thomas Kirisits, Univ.Prof. Dipl.-Ing. Dr.nat.techn.

Sabine Rosner, Assoc. Prof. Dipl.-Ing. Dr.

Universität für Bodenkultur Wien

Department für Wald- und Bodenwissenschaften, Institut für
Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz (IFFF)

und

Department für integrative Biologie und Diversitätsforschung, Institut für
Botanik



Danksagung

Ich möchte hiermit die Gelegenheit nutzen, um mich bei all denjenigen zu bedanken, die mich bei dem Schreiben dieser Masterarbeit tatkräftig unterstützt und mich auf meinem Weg zum Studienabschluss liebevoll begleitet haben.

In erster Linie möchte ich mich als Quereinsteiger aus der Landschaftsplanung und Landschaftsarchitektur beim gesamten Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz (IFFF) und dessen Leiter, Univ.Prof. Dr. Thomas Kirisits, herzlich bedanken, an dem mich alle freundlich aufgenommen haben. Die angenehme Arbeitsatmosphäre war mit ein Grund, dass ich stets gute Fortschritte beim Schreiben der Masterarbeit machen konnte.

Ich bin zuallererst Dr. Sigrid Netherer zu tiefem Dank verpflichtet, die mich über den gesamten Verlauf der Masterarbeit tatkräftig unterstützt und einem hohen Maß an Kompetenz betreut hat. Auch bei Dr. Sabine Rosner möchte ich mich herzlich bedanken, die mir mit ihrem botanischen Wissen unter die Arme gegriffen hat. Ohne deren Zutun, deren Unterstützung und deren Verbesserungsvorschläge wäre diese Arbeit nicht zu diesem Ergebnis gelangt.

Auch bei Dr. Josef Pennerstorfer und Dipl. Ing. Peter Zelinka möchte ich mich bedanken, die mir bei den Untersuchungen im BOKU-Lehrforst tatkräftig geholfen haben. Einen wichtigen Beitrag leisteten auch Gabriele Motlik, die mich bei den Arbeiten im Labor unterstützt hat und Petr Zabransky, der die Borkenkäferzucht des IFFF betreut. Auch bei Susanne Krumböck und Georg Hubmer möchte ich mich bedanken, die spontan eingesprungen sind, um mich bei den Messungen im Lehrforst zu unterstützen. Erwähnen möchte ich auch Dr. Josef Gasch, der das BOKU-Lehrforstzentrum leitet.

Vielen Dank auch meinen Eltern, die mir den Bildungsweg zum Studium ermöglicht haben und die stets bemüht waren, mich für Bildung zu begeistern.

Zu guter Letzt möchte ich mich herzlich bei meiner Frau Magdalena bedanken, die mich stets unterstützt und motiviert hat, die Studienzeit erfolgreich zu beenden. Ohne ihre Geduld und ihren Einsatz hätte ich nie so viel Zeit in mein Studium investieren können.

Ich widme diese Diplomarbeit meinem Sohn Xaver Georg, der am 18.12.2020, während der Anfertigung dieser wissenschaftlichen Arbeit, das Licht der Welt erblickt hat.

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit eidesstattlich, dass ich diese Masterarbeit selbstständig angefertigt habe. Es wurden keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt. Die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Formulierungen sind als solche gekennzeichnet. Diese Arbeit wurde noch bei keiner anderen Prüferin / keinem anderen Prüfer als Prüfungsleistung eingebracht.

Wien, Jänner 2021

Albert Bachlehner

Abstract

The Federal Research Center for Forests (BFW, Austria) provides important results that increasing populations of the European spruce bark beetle (*Ips typographus*) have raised the amounts of damaged timber in Austrian forests dramatically. From 2017 to 2018, the amount of damaged timber caused by *I. typographus* increased by around 50% to 5.2 million solid cubic meters. These numbers suggest that higher temperatures and reduced precipitation cause drought stress and weaken the defense mechanisms of Norway spruce (*Picea abies*). Increasing drought stress of spruce stands is presumed to raise the success of bark beetles in colonizing trees.

As part of the project „Drought mediated host tree – bark beetle interactions“ funded by the Austrian Science Fund (FWF), ten roof structures were built in a low mountain spruce stand in the Rosalia mountains during the summer of 2018 in order to prevent the rainwater from reaching the soil around the spruce trees. In addition to the ten artificially drought-stressed individuals, ten control trees were chosen in order to compare treatments.

The study was conducted from April to September 2019, involving the measurement of resin flow rates, relative water content of twigs, volumetric soil water contents and pre-dawn twig water potentials. In addition, infestation experiments with bark beetles originating from the institute rearing were repeatedly carried out in order to examine the attractiveness of trees for *I. typographus* and their ability to defend attacks.

Despite the relatively short period of drought simulation (less than a year), clear differences in soil moisture and twig water potentials between the two variants (covered trees and control trees) were observed. Bark beetles attacked trees of both variants during the infestation experiments.

It is noticeable that certain trees were attacked several times over the observation period, while other trees did not show a single bore hole. Bark beetles preferred control trees as hosts as much as individuals with low or medium resin flow rates during the investigation period. In addition, most of the bark beetle attacks took place in early July 2019. Trees without any attacks were located at sites of comparatively low volumetric soil water contents (under the roof structures), and they were characterized by low resin flow rates and lower relative twig water contents.

This study was helpful to identify the hydrological and physiological parameters of Norway spruce suited to indicate water shortage at an early stage of drought, such as volumetric soil water contents and pre-dawn twig water potentials. Resin flow rate is a meaningful characteristic both for attractiveness and defense capability against colonization by bark beetles. Overall, non-stressed control trees were attacked in this experiment more often by bark beetles, which points to enhanced defenses of the slightly drought-stressed trees.

Keywords: Norway spruce, *Picea abies*, bark beetles, *Ips typographus*, drought stress, hydrological and physiological parameters, defense reactions

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung.....	9
1.1	Relevanz der Thematik in der Landschaftsplanung und Landschaftsarchitektur	10
1.2	Borkenkäfer (Scolytinae).....	11
1.3	Biologie und Ökologie des Buchdruckers (<i>Ips typographus</i>).....	12
1.3.1	Morphologie und Brutsystem	13
1.3.2	Brutentwicklung und Anzahl an Generationen	13
1.3.3	Primär- und Sekundärattraktion	15
1.3.4	Überwinterung	16
1.3.5	Prädisponierende Faktoren für Borkenkäferbefall.....	17
1.4	Die Gemeine Fichte (<i>Picea abies</i>).....	19
1.4.1	Anatomie von Holz und Rinde	19
1.4.2	Harzkanäle	21
1.4.3	Das Abwehrsystem der Fichte	21
1.5	Baumphysiologie und Trockenstress.....	23
1.5.1	Definition von Trockenstress.....	23
1.5.2	Auswirkungen von Trockenstress auf die Physiologie von <i>Picea abies</i>	23
2	Material und Methoden	25
2.1	Untersuchungsgebiet	25
2.2	Untersuchungs- und Messmethoden.....	26
2.2.1	Dachkonstruktionen	26
2.2.2	Klimadaten.....	27
2.2.3	Volumetrischer Bodenwassergehalt	27
2.2.4	Harzfluss	27
2.2.5	Dämmerungszweigwasserpotential	28
2.2.6	Relativer Wassergehalt im Bast der Zweige	28
2.2.7	Borkenkäfer-Befallsversuche mittels Befalls-Boxen.....	28
2.2.8	Borkenkäfer-Monitoring mittels automatischer Pheromonfalle	30
2.2.9	Statistische Analysen	31
3	Ergebnisse.....	32
3.1	Klimadaten	32
3.1.1	Lufttemperaturverlauf.....	32
3.1.2	Temperatur in den Befalls-Boxen.....	32
3.1.3	Niederschlagsdaten	33
3.1.4	Automatische Pheromonfalle - Fangergebnisse	34
3.2	Volumetrischer Bodenwassergehalt	35

3.3	Zweigwasserpotential	40
3.4	Relativer Wassergehalt	45
3.5	Harzfluss	49
3.6	Befallsversuche	53
3.6.1	Aufenthalt der Käfer bei der Kontrolle der Befallsexperimente	53
3.6.2	Einbohrverhalten der Käfer	54
3.6.3	Einfluss der Versuchsvariante auf das Einbohrverhalten der Käfer	55
3.6.4	Borkenkäfer-Befallsmuster an den Versuchsbäumen	56
3.6.5	Käferaktivität und Einbohrverhalten pro Versuchsbaum.....	58
3.6.6	Einbohrverhalten der Käfer in Bezug auf Zweigwasserpotential und Harzfluss	78
4	Diskussion.....	87
4.1	Wasserversorgung und Trockenstress der Versuchsbäume	88
4.2	Baumabwehrstatus	91
4.3	Attraktivität und Abwehrkapazität der Versuchsbäume für Buchdruckerbefall	93
4.4	Schlussfolgerungen	96
5	Glossar	97
6	Quellenverzeichnis	98

Zusammenfassung

Monitoringdaten des Bundesforschungszentrums für Wald (BFW, Österreich) zeigen, dass Massenvermehrungen des Buchdruckers (*Ips typographus*) die Schadholzmengen in Österreichs Wäldern in den vergangenen Jahren deutlich erhöht haben. Innerhalb von einem Jahr (2017-2018) sind die Borkenkäfer-Schadholzmengen um etwa 50% auf 5,2 Millionen Vorratsfestmeter (Vfm) angestiegen. Die steigenden Zahlen legen nahe, dass erhöhte Temperaturen und verringerte Niederschläge zu Trockenstress in Fichtenbeständen führen und deren Abwehrfähigkeit gegenüber rindenbrütenden Insekten reduzieren. Es wird angenommen, dass zunehmende Trockenheit den Erfolg von *I. typographus*, Bäume zu besiedeln, erhöht.

Im Rahmen des vom FWF (Wissenschaftsfonds) finanzierten Elise Richter Forschungsprojekts „Drought mediated host tree – bark beetle interactions“ wurden im Sommer 2018 in einem Mittelgebirgs-Fichtenbestand im Rosaliengebirge zehn bodennahe Dachkonstruktionen errichtet, um zu verhindern, dass das Niederschlagswasser den Waldboden rund um die zu untersuchenden Fichten erreicht. Neben den zehn künstlich trockengestressten Individuen wurden im Bestand zusätzlich zehn Kontrollbäume ausgewählt, die ausreichend mit Niederschlagswasser versorgt waren. Die Untersuchungen, die im Zeitraum von April bis September 2019 stattfanden, beinhalteten die Messung der Harzflussraten, des volumetrischen Bodenwassergehalts, des Dämmerungs-Zweigwasserpotentials und des relativen Wassergehalts der Zweige. Zudem wurden wiederholt Befallsexperimente mit Buchdruckern aus der institutseigenen Zucht durchgeführt, um die Attraktivität der Bäume für Borkenkäferbefall und ihre Abwehrbereitschaft zu untersuchen. Trotz der relativ kurzen Phase der Überdachung von weniger als einem Jahr, zeigten sich deutliche Unterschiede in der Bodenfeuchte und beim Zweigwasserpotential zwischen Bäumen beider Varianten.

Borkenkäfer haben sich sowohl an abgedeckten Fichten als auch an Kontrollbäumen eingebohrt. Dabei ist auffällig, dass bestimmte Bäume über den Untersuchungszeitraum mehrmals attackiert wurden, während bestimmte Versuchsbäume keine einzige Einbohrung aufwiesen. Die Käfer attackierten vorzugsweise Kontrollbäume bzw. Fichten, die eher geringe oder mittlere Harzflussraten aufwiesen. Der Großteil der Einbohrungen fand Anfang Juli 2019 statt. Jene Bäume, an denen keine Bohraktivität der Käfer registriert wurde, standen auf Standorten mit vergleichsweise niedrigen volumetrischen Bodenwassergehalten (unter den Dachkonstruktionen) und wiesen eher niedrige Harzflussraten und höhere Zweigwasserpotentiale auf.

Diese Arbeit zeigt sehr gut auf, welche hydrologischen und baumphysiologische Parameter einen Wassermangel frühzeitig erkennen lassen, etwa der volumetrische Bodenwassergehalt oder das Dämmerungs-Zweigwasserpotential von Fichten. Die Harzflussrate ist ein guter Indikator dafür, ob der Baum für eine Besiedelung durch Borkenkäfer attraktiv ist. Letztlich zeigen die Ergebnisse, dass nicht-gestresste Kontrollbäume häufiger von Borkenkäfern angegriffen wurden als leicht trockengestresste Bäume. Diese Bilanz deutet auf eine erhöhte Abwehr von leicht trockengestressten Fichten hin.

Schlüsselworte: Fichte, *Picea abies*, Buchdrucker, *Ips typographus*, Borkenkäfer, Trockenstress, physiologische und hydrologische Parameter, Abwehrreaktion

1 Einleitung

Im Zusammenhang mit der globalen Klimaerwärmung spielt der Faktor „Trockenheit“ eine zunehmend wichtige Rolle in Nadelwäldern der gemäßigten Breiten als Auslöser von Stress und Verursacher von Absterbeprozessen. Steigende Temperaturen und Niederschlagsrückgang in den Sommermonaten beeinflussen das Abwehrverhalten von Bäumen und machen sie anfälliger für Angriffe durch biotische Schaderreger wie rindenbrütende Borkenkäferarten. Seit den 1990er Jahren nehmen Massenvermehrungen des Großen Achtzähigen Fichtenborkenkäfers (Buchdrucker, *Ips typographus*; Coleoptera; Curculionidae) in Waldbeständen mit hohem Anteil an Fichte (*Picea abies*; Pinales; Pinaceae) zu (Wemeling, 2004). Trockenstress wirkt sich erheblich auf den Erfolg der Besiedelung eines Wirtsbaumes aus und kann den Übergang von endemischen zu epidemischen Befallsphasen des Buchdruckers und anderen Borkenkäferarten, die zu Massenvermehrungen neigen, auslösen (Raffa et al., 2008; Netherer et al., 2015).

Erhöhte Temperaturen und niedrige Niederschlagsraten im Sommer ebenso wie eine deutliche Zunahme von Windwürfen aufgrund von Sturmereignissen (z.B. Föhnstürmen) erhöhen die Gefährdung von Fichtenwäldern für eine erfolgreiche Besiedelung durch den Buchdrucker (Steyrer et al., 2019). Die Dokumentation der Waldschädigungsfaktoren des Bundesforschungszentrums für Wald (BFW) belegt die starke Zunahme an Schadholzmengen, die durch Borkenkäferbefall verursacht werden. Beispielsweise hat sich das Volumen an außerplanmäßig genutztem Holz infolge des Borkenkäferbefalls in Niederösterreich, wo vor allem das Waldviertel stark betroffen ist, von 2014 bis 2018 von ca. 180.000 Vorratsfestmeter (Vfm) auf 3.300.000 Vfm erhöht (BFW 2019).

Diese Masterarbeit untersucht, wie sich der Faktor Trockenheit auf den physiologischen Zustand von Fichten auswirkt und inwieweit bestimmte baumphysiologische Parameter mit der Attraktivität und Abwehrbereitschaft von Wirtsbäumen und deren Akzeptanz durch den Buchdrucker in Zusammenhang stehen. Die Masterarbeit fand im Rahmen der Untersuchung „Rosalia Roof Study II“ im Lehrforst der Universität für Bodenkultur Wien statt, als Teil des vom FWF (Wissenschaftsfonds) geförderten Projekts „*Drought mediated host tree – bark beetle interactions*“, (Laufzeit Juli 2018 bis Juli 2022). Das Projekt untersucht trockenheitsbedingte Wechselwirkungen zwischen *P. abies* und *I. typographus* und soll das Verständnis und die Einschätzung von Borkenkäfer-Massenvermehrungen verbessern.

Eine wichtige Fragestellung ist, inwieweit konstitutive und induzierte Abwehrmechanismen von *P. abies* gegenüber Angriffen von Borkenkäfern durch Trockenstress beeinflusst werden. In der ersten Projektphase (2011 bis 2015, Netherer et al., 2015) konnte gezeigt werden, dass der Wasserhaushalt und der Harzfluss der Fichte von der Bodenwasserversorgung signifikant beeinflusst werden. Weiters wurde ein Wasserbilanzmodell zur Simulation von Defiziten in der Bestandeswasserversorgung entwickelt.

In der aktuellen zweiten Phase dieses in-situ-Experiments wurde wiederum der Bodenwassergehalt mit Hilfe von bodennahen Dachkonstruktionen manipuliert. Um die Auswirkungen des Wassermangels auf den Sekundärstoffwechsel von *P. abies* zu belegen, wurden analog zur ersten Projektphase baumphysiologische und abwehrspezifische Parameter wie das Dämmerungs-Zweigwasserpotential und der Harzfluss der Bäume gemessen.

Im Rahmen dieser Masterarbeit wurden folgende Forschungsfragen untersucht:

1. Wie verändert sich der Bodenwassergehalt auf der Versuchsfläche (unter abgedeckten Bäumen im Vergleich zu Kontrollbäumen) im Untersuchungszeitraum (April bis September 2019)?
2. Wie verändern sich physiologische Parameter der Versuchsbäume (Zweigwasserpotential, relativer Wassergehalt der Zweige) im Untersuchungszeitraum?
3. Wie verändert sich die Abwehrreaktion der Versuchsbäume (Harzfluss) im Untersuchungszeitraum?
4. Welche Befallsmuster ergeben sich an den Versuchsbäumen in Abhängigkeit vom physiologischen Zustand und der Abwehrbereitschaft der Fichten über den Untersuchungszeitraum hinweg?

1.1 Relevanz der Thematik in der Landschaftsplanung und Landschaftsarchitektur

Der Schutz der Fichte und das Borkenkäfermanagement in Österreich sind wichtige Themen, die auch in der Landschafts- und Erholungsplanung relevant sind. Das österreichische Forstgesetz (1975) schreibt Waldbesitzern und Waldbewirtschaftenden vor, dass Schädigungen, die durch Forstschädlinge verursacht wurden, vorgebeugt werden muss. Ebenso müssen Forstschädlinge, die sich massenhaft im Bestand vermehren können, aktiv bekämpft werden (Forstgesetz § 44). Waldbesitzer bzw. Waldbewirtschaftende sollen die unkontrollierte Vermehrung von Forstschädlingen wie *I. typographus* durch Unterlassung oder bestimmte Handlungen nicht begünstigen (§ 45).

Daher sind die oben genannten Betroffenen für die Steuerung des Brutholzangebotes, das heißt für die Aufarbeitung und sachgemäße forstschutztechnische Behandlung von Schadholz und für die mit Borkenkäfern befallenen Stämme, verantwortlich. Bestimmte vom Gesetzgeber ausgenommene Bereiche sind Wälder mit besonderem Lebensraum, zu denen auch Natura-2000-Gebiete zählen. In diesen besonderen Schutzgebieten bzw. Biotopschutzwäldern sind exakte und transparente Konzepte für das Management der Grenzgebiete bzw. Pufferzonen erforderlich, um die großflächige Verbreitung von Forstschädlingen zu vermeiden. Das Forstgesetz und die Forstschutzverordnung, in der Maßnahmen gegen Forstschädlinge detailliert geregelt sind, kann in bestimmten Fällen mit anderen Gesetzestexten in Konflikt geraten, etwa mit der Fauna-Flora-Habitat-Richtlinie (RL/92/43/EWG) oder der Vogelschutzrichtlinie (RL 2009/147/EG) (Hoch & Weizer, 2019).

Auch der Prozessschutz ist eine wichtige Naturschutzstrategie, die in der Naturschutzplanung eingesetzt wird und mit der Forstschutzverordnung in Konflikt geraten kann, falls die Wirkung der Schutzmaßnahmen in den Pufferzonen von Schutzgebieten nicht zum Tragen kommt. Beim Prozessschutz handelt es sich um ein Nicht-Eingreifen in die natürlichen Abläufe von Ökosystemen. Nutzungsbedingte und natürliche Störungen wie Stürme, Waldbrände, Schädlinge jeglicher Art oder die Überalterung des Baumbestandes spielen für die natürliche Entwicklungsdynamik von Wäldern eine entscheidende Rolle. Im europäischen Wald-Naturschutz hat der Prozessschutz einen wichtigen Stellenwert, da besonders empfindliche Bestandteile der Biodiversität in Waldökosystemen nur durch den Verzicht anthropogener Eingriffe zu erhalten sind. Um den Ablauf dieser ökologischen Prozesse zu gewährleisten, werden eingriffsfreie Kernzonen in Schutzgebieten ausgewiesen (z.B. in Nationalparks, Wildnisgebieten, Naturwaldreservaten und Biosphärenparks). Bei Schutzgebieten ist auch ein

umfangreicher Nachbarschaftsschutz notwendig, um wechselseitige Beeinträchtigungen zwischen Prozessschutzgebieten und angrenzenden Waldbeständen zu unterbinden. Um Schäden in benachbarten Wäldern zu vermeiden, müssen die Kernzonen abgegrenzt werden. Zwischen dem Prozessschutzgebiet und den angrenzenden Arealen befindet sich oft eine Eingriffs- oder Bewirtschaftungszone. Dieser Bereich dient dem Nachbarschaftsschutz und spielt bei Borkenkäfergradationen eine wichtige Rolle. Borkenkäfer-Eingriffszonen sollen eine Mindestbreite von 500 m aufweisen, wobei es sich hierbei um einen Richtwert handelt. Die erforderliche Breite der Eingriffszone ist standortabhängig und wird durch die jeweilige Vegetation, den landschaftlichen Gegebenheiten und den Bestandesgrenzen beeinflusst. Maßnahmen, die in der Eingriffszone durchgeführt werden (z.B. Pestizideinsatz), dürfen die Kernzone und deren Schutzgüter (das heißt die dort vorkommenden geschützten Habitate und Lebewesen) nicht beeinträchtigen. Durch entsprechende Monitoringmaßnahmen kann die Effektivität solcher Pufferzonen belegt werden (Nationalparks Austria, 2013).

1.2 Borkenkäfer (Scolytinae)

Die Unterfamilie der Borkenkäfer (Scolytinae) zählt zu der Ordnung der Käfer (Coleoptera) und gehört zu der Familie der Rüsselkäfer (Curculionidae) (Bellmann et al., 2007). Die Unterfamilie der Scolytinae umfasst weltweit mehr als 6000 Arten. In Europa kommen etwa 150 Borkenkäferarten vor (Kirkendall et al., 2018). Der Unterfamilie der Scolytinae sind nach derzeitigem Wissensstand 26 Triben und 246 Gattungen untergeordnet. Deutliche morphologische Unterschiede finden sich beispielsweise zwischen den Triben Scolytini (Splintkäfer), Hylensinini, Hylastini, Hylurgini (Bastkäfer) und Ipini (echte Borkenkäfer) (Pistone et al., 2018).

Der Körper der Scolytinae ist walzenförmig. Die Flügeldecken (Elytren) der meisten Arten sind am Ende hin bogig abgestutzt und bei den Männchen zackenförmig. Die meisten Borkenkäferarten sind gelblich, bräunlich bis schwarz gefärbt (Bellmann et al., 2007). Der Kopf ausgewachsener Ipinen ist von oben kaum sichtbar, da der Halsschild ihn abdeckt. Die Fühler sind auffallend keulenförmig (Ebner & Scherer, 2001).

Innerhalb der Unterfamilie der Scolytinae werden rinden- und holzbrütende Arten unterschieden (Wolter, 2013). Holzbrütende Borkenkäferarten, auch Ambrosiakäfer genannt, betreiben im Gegensatz zu Rindenbrütern auch Brutfürsorge (Benz & Zuber, 1997). Ambrosiakäfer sind unter den Borkenkäfern neben wenigen rindenbrütenden Arten einzigartig, da sie über ein stark ausgeprägtes Sozialverhalten verfügen und zudem eine Symbiose mit Pilzen eingehen. Brutsysteme werden von den Weibchen im Splint- und Kernholz geschwächter oder abgestorbener Bäume angelegt. Diese Bruthabitate sind gut geeignet, um Pilze innerhalb der Gangsysteme zu züchten. Dabei steht jeder Ambrosiakäferart in den meisten Fällen nur eine Pilzart (Ordnungen der Ophiostomatales und Microascales) als Nahrung zur Verfügung, weshalb sie von den Insekten im Baum vermehrt und vor eindringenden schädlichen Mikroorganismen geschützt werden. Die Nesthygiene, die von adulten Käfern und Larven durchgeführt wird, wirkt sich positiv auf das Pilzwachstum aus. Zudem reinigen sich die Insekten gegenseitig, um keine Pathogene oder Parasiten wie Milben und Schimmelpilze in das Brutsystem einzuschleppen (Uhe & Biedermann, 2016)

Holzbrütende Arten legen ihre Gänge tiefer an als Rindenbrüter und bevorzugen Holzschichten weit unter der Rinde. Das Holz, in dem sich Ambrosiakäfer vermehren, wird

entwertet und ist für eine Weiterverarbeitung unbrauchbar. Holzbrüter sind daher technische Schädlinge (Wolter, 2013).

Rindenbrütende Borkenkäfer vollziehen ihren Fraß während des Larven- und Jungkäferstadiums im Bast. Die Mutter- und Larvengänge der Rindenbrüter sind artspezifisch verschieden angelegt, die Brutsysteme sind typisch für einzelne Arten und können als Erkennungsmerkmal herangezogen werden. Bei langlebigen adulten Käfern (Lebenserwartung maximal 1 Jahr) sind Weibchen in der Lage, mehrere Bruten in Folge (Geschwisterbruten) zu bewerkstelligen (Bellmann et al., 2007).

Rindenbrütende Borkenkäfer sind aus ökologischer Sicht ein wichtiger Bestandteil von Waldökosystemen, da sie vor allem verwundete oder geschwächte Bäume befallen (Sekundärbefall), die dadurch endgültig absterben (Wolter, 2013). Durch die Anlage von Muttergängen und dem Larven- und Reifungsfraß der Käfer werden Bast, Kambium und Teile des Splintholzes beschädigt. Dadurch können die befallenen Bäume einerseits ihre Kronen nicht mehr mit Wasser und Nährstoffen versorgen, andererseits können keine Assimilate transportiert werden und die Bäume sterben schließlich ab (Wolter, 2013). Die Rinde der befallenen Bäume gelangt teilweise in den Nährstoffkreislauf des Waldökosystems zurück und wird für Zersetzer der nächsten Stufe (Tertiärbefall) verfügbar (Benz & Zuber, 1997).

Zahlreiche Arten innerhalb der Unterfamilie der Scolytinae sind Nahrungsspezialisten und weisen ein enges, stenophages oder monophages Nahrungsspektrum auf (Ebner & Scherer, 2001). Viele Borkenkäferarten sind auf nur eine Baumart oder -gattung spezialisiert, bzw. ihr Befall konzentriert sich auf bestimmte Altersklassen oder Pflanzenteile (z.B. Wipfel und Äste). Durch die Besetzung diverser ökologischer Nischen kann es dazu kommen, dass mehrere Borkenkäferarten gleichzeitig ein Gehölz besiedeln (Benz & Zuber, 1997). Das ist vor allem beim Buchdrucker (*Ips typographus*) und seinem häufigen Begleiter, dem Kupferstecher (*Pityogenes chalcographus*), nach Dürreperioden und Waldschäden wie Sturmwurf oder Schneebruch zu beobachten (Benz & Zuber, 1997). Unter bestimmten Voraussetzungen, vor allem bei hohen Populationsdichten, können Borkenkäferarten, die zu Massenvermehrungen fähig sind, auch Bäume besiedeln, die vital sind und eine hohe Abwehrkraft haben (Wermelinger, 2004; Wolter, 2013).

1.3 Biologie und Ökologie des Buchdruckers (*Ips typographus*)

Der Buchdrucker ist eine rindenbrütende, polygame Borkenkäferart, d.h. ein Männchen pflanzt sich mit mehreren Weibchen fort (Ebner & Scherer, 2001). Während der Erstbesiedelung eines passenden Wirtsbaumes (vorwiegend *P. abies*) startet das Männchen mit der Anlage eines Brutsystems. Dabei bohrt es sich in die Rinde und baut auf diese Weise die Begattungskammer (Rammelkammer). Während der Einbohrung setzt das Männchen mit dem ausgeworfenen Bohrmehl ein Aggregationspheromon frei, das weitere arteigene männliche und weibliche Borkenkäfer anlockt. Durch die Anziehung beider Geschlechter und der Anlage weiterer Brutsysteme wird die Lockwirkung zusätzlich verstärkt, und es kommt zum Massenbefall des Baumes oder Stammes.

Nicht alle Weibchen, die am Stamm eintreffen, werden in die Rammelkammer eingelassen. Lediglich zwei bis drei paarungsbereite weibliche Käfer, die den Widerstand des Männchens, das die Einbohröffnung blockiert, brechen können, werden für die Fortpflanzung ausgewählt (Schopf et al., 2019). Die weiblichen Käfer werden anschließend in der Paarungskammer begattet. Nach der Begattung bohren die Weibchen einen einzelnen Muttergang in den Bast,

der den Splint schürft, entlang dessen die Eier platziert werden (vgl. Abb. 1) (Wolter, 2013). Die Muttergänge sind vertikal, parallel zur Stammachse angeordnet. Die Eiablage der begatteten Weibchen erstreckt sich über einen Zeitraum von etwa 2-3 Wochen. Im Anschluss verlassen die Adulten das Brutsystem, um weitere Bruten in nahegelegenen, unbeschädigten Teilen der Rinde anzulegen (Geschwisterbruten) (Schopf et al., 2019)

1.3.1 Morphologie und Brutsystem

Der Buchdrucker hat eine zylindrische Form, ist rot- bis dunkelbraun gefärbt und weist als wichtiges Erkennungsmerkmal beidseitig vier Zähne am Flügelabsturz auf. Die sich im Brutsystem befindlichen Jungkäfer sind noch hellbraun (Amann, 2003). Adulte Käfer sind etwa 5 Millimeter groß, gelblich-braun behaart und gut an das Leben in Brutgängen angepasst. Mit Hilfe des gezähnten Absturzes können sowohl Weibchen als auch Männchen eine größere Menge an Bohrmehl transportieren.

Die Larven des Buchdruckers haben eine madenähnlich weiße Färbung und Krümmung. Die Kopfkapsel ist bräunlich und verhärtet (Brauns, 1991). Zudem hat der Buchdrucker im Larvenstadium, so wie alle anderen Borkenkäferarten, keine Beine (Wolter, 2013). Nachdem die Larven geschlüpft sind, fressen sie quer zum Muttergang im Bast. Von den Einischen ausgehend werden die Larvengänge zunehmend breiter, bis sie schließlich mit einer Puppenwiege enden. (Schwenke, 1974; Wolter, 2013).

Solange die Käfer nicht geschlechtsreif sind, verlassen sie den Wirtsbaum nicht, sondern führen in der Umgebung des Brutsystems einen Reifungsfraß durch. Der arttypische Reifungsfraß kann sich, abhängig von den Witterungsbedingungen, über mehrere Wochen erstrecken und das ursprüngliche Brutsystem stark verändern (Schwenke, 1974; Ebner & Scherer, 2001).

Auch durch den Regenerationsfraß der weiblichen Parentalkäfer kann sich das typische Brutbild des Buchdruckers verändern. Während dieses Fraßes erholt sich das Weibchen von der Eiablage und verlängert den mit Einischen versehenen Muttergang (Schwenke, 1974; Brauns, 1991). Des Weiteren wird von „Schlechtwetterfraß“ gesprochen, wenn Jungkäfer und Altkäfer bei schlechten Wetterbedingungen den Wirtsbaum nicht verlassen, sondern fressend im Bast verbleiben. Unterhalb des Brutsystems werden dabei neue Gänge angelegt, häufig am Stammfuß (Ebner & Scherer, 2001; Amann, 2003).

1.3.2 Brutentwicklung und Anzahl an Generationen

In Stammteilen, die eine dicke Borke aufweisen, paart sich das Männchen mit ein bis drei Weibchen. Nach der Begattung legen die weiblichen Käfer etwa 15 cm lange Muttergänge an, die mit Luftlöchern ausgestattet sind (Amann, 2003). Angaben über die Anzahl der in den Gängen abgelegten Eier schwanken zwischen 30 bis 60 (Bellmann et al., 2007), 60 bis 100 (Ebner & Scherer, 2001) 80 bis 100 (Amann, 2003) oder 20 bis 100 Eiern (Brauns, 1991). Die Eier werden in zuvor von den Mutterkäfern angefertigte Nischen platziert. Während der Anlage des Brutsystems bohrt sich das Weibchen in den Bast und legt den Muttergang an, während das Männchen das anfallende Bohrmehl an die Rindenoberfläche transportiert, wodurch am liegenden Stamm braune Bohrmehlhäufchen entstehen. Für das Entfernen des dunklen Bohrmehls werden auch die Luftlöcher genutzt, um den Transportweg zu verkürzen (Ebner & Scherer, 2001).

Die Entwicklungszeit des Buchdruckers vom Ei bis zum adulten Käfer kann sich in Abhängigkeit von der Lufttemperatur bzw. Rindentemperatur über einen Zeitraum von 6 bis 22 Wochen erstrecken. Im Gebirge entwickelt sich oft nur eine Generation an Nachkommen, da die Brutbedingungen unvorteilhafter als in niederen Lagen sind. Die Entwicklungsgeschwindigkeit steigt mit zunehmenden Temperaturen. Wenn sich die Jungkäfer entwickelt haben, verlassen sie die Brutanlagen im Hochsommer und der zweite Hauptflug erfolgt (Brauns, 1991). Wenn die Witterungsbedingungen für das Schwärmen und die Brutentwicklung vorteilhaft sind (hohe Temperaturen, wenig Niederschlag), können bis zu drei Generationen an Nachkommen gebildet werden (Wolter, 2013; Amann, 2003).

Wermelinger und Seifert (1998) zeigten experimentell, wie sich unterschiedliche Temperaturbedingungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit des Buchdruckers auswirken. Innerhalb eines Bereichs von 15 ° bis 30 °C Dauertemperatur betrug die durchschnittliche Dauer des Eistadiums 2 bis 12 Tage, die der Larven 11 bis 30 Tage und im Puppenstadium verblieben die Insekten durchschnittlich zwischen 2 und 11 Tage. Bei einer hohen Lufttemperatur von 30 °C ist die Entwicklung von *I. typographus* binnen 2,5 Wochen abgeschlossen. Jene Stadien, in denen die Insekten unbeweglich sind (Ei- und Puppenstadium) werden durch erhöhte Temperaturen eher beschleunigt als beispielsweise das Larvenstadium. Bei einem Temperaturanstieg von 15 °C auf 30 °C wurden Ei- und Puppenstadium 4,2x bzw. 4,5x, das Larvenstadium hingegen 2,7x und die gesamte Entwicklung 2,8x schneller abgeschlossen.

Bei den Versuchsvarianten von 10 °C und 35 °C Dauertemperatur war die Entwicklung von *I. typographus* stark beeinträchtigt, da die Larven unter diesen Umständen nicht heranreifen konnten (Austrocknung der Rinde, Pilze). Bei Temperaturextremen wie 5 °C oder 40 °C war keine Entwicklung mehr möglich (Wermelinger & Seifert, 1998). Der obere Temperaturschwellwert für eine optimale Käferentwicklung beträgt 30,4 °C. Der untere Schwellenwert liegt bei 8,3 °C, der obere hingegen bei 38,9 °C. Unter- bzw. oberhalb dieser Grenzwerte ist keine Entwicklung möglich (Baier et al., 2007).

Im Durchschnitt verlassen etwa 50 Nachkommen mit einem Geschlechterverhältnis von 1:1 die Brutanlage eines Weibchens. Unter der Bedingung, dass sich 3 Käfergenerationen mit Geschwisterbrut entwickeln, ist ein einziger weiblicher Käfer in der Lage, bis zu 63.750 Jungkäfer hervorzubringen. Wenn hingegen unter denselben Voraussetzungen nur die Entwicklung einer Generation inklusive Geschwisterbrut möglich ist, werden von einem Weibchen lediglich 100 Jungkäfer produziert. Die Massenvermehrung von *I. typographus* wird daher von der exponentiell mit der Zahl der Generationen ansteigenden Nachkommenschaft begünstigt. Je geringer die Chance, dass sich eine zweite Käfergeneration entwickeln kann, desto unwahrscheinlicher ist ein Massenbefall in einem Waldbestand (Schopf et al., 2019)

Auf die Vermehrung von *I. typographus*-Populationen wirken sich in erster Linie die Geschwisterbruten und die Anzahl der sich entwickelnden Generationen im Jahr aus. Dabei spielt die Lufttemperatur, die die Entwicklungsgeschwindigkeit als abiotischer Faktor wesentlich beeinflusst, eine wichtige Rolle. Außerdem ist die Entwicklung der Käfer von der verfügbaren Nahrungsquantität und -qualität und der Feuchte im sekundären Phloem abhängig.

Bei Fichten stehen im oberen Stammbereich nahe der Baumkrone mehr Nährstoffe im Bast zur Verfügung als im unteren. Dadurch entwickeln sich die Larven und Jungkäfer in diesem Abschnitt auch schneller, solange eine ausreichende Bastdicke gegeben ist. Zwischen Muttergängen und Kohlehydratgehalt konnte ein signifikanter Zusammenhang festgestellt

werden. Die Bevorzugung von Stammteilen, die besser mit Nährstoffen versorgt sind, zeigt, dass *I. typographus* hohe Ansprüche an die Nahrungsqualität stellt (BFW, 2019).



Abbildung 1: Brutsystem von *I. typographus* mit zwei vertikal (parallel zur Stammachse) angelegten Muttergängen, Larvengängen und der verdeckten Paarungskammer (Bachlehner 2019)

1.3.3 Primär- und Sekundärattraktion

In der Schwärmphase spielen für Borkenkäfer vor allem chemische Signale potenzieller Wirtsbäume (Kairomone) eine wichtige Rolle (Primärattraktion). Rindinhaltstoffe wie Mono-, Di- und Sesquiterpene sind als wichtige Komponenten im Abwehrsystem von Nadelhölzern im Baumharz enthalten, beeinflussen aber auch die Wirtsbaumfindung der Käfer. Monoterpene wie α -Pinen, Camphen oder Limonen werden auch als flüchtige Stoffe abgegeben („volatile organic compounds, VOCs“). Bei erhöhten Lufttemperaturen oder wenn Pionierkäfer die Rinde anbohren und Verletzungen an den Leitbündeln (etwa Tracheiden) verursachen, werden flüchtige Monoterpene verstärkt emittiert und damit die Lockwirkung für weitere Individuen erhöht (Bellmann et al., 2007).

Die stärkste Lockwirkung geht von den Aggregationspheromonen aus, die von den Käfern selbst synthetisiert werden (Sekundärattraktion). Das Monoterpen α -Pinen wird mit den Harzdämpfen aufgenommen und erreicht nach einem stofflichen Umbau den Verdauungstrakt der Käfer. Im Enddarm wird daraus ein arteigenes Pheromon gebildet, das gemeinsam mit den Exkrementen freigesetzt wird. Diese sekundären Lockstoffe wirken anziehend auf männliche und weibliche Individuen derselben Art und zurückweisend (repellent) auf artfremde Konkurrenten (Bellmann et al., 2007; Schwenke, 1974).

Das Aggregationspheromon von *I. typographus* beinhaltet zahlreiche Substanzen, darunter cis-Verbenol und Ipsdienol, beide Monoterpenalkohole. Die Käfer synthetisieren das cis-Verbenol aus dem im Wirtsbaum enthaltenen Monoterpen α -Pinen, welches während der

Nahrungsaufnahme bzw. Atmung aufgenommen wird. In Fraßversuchen hat sich gezeigt, dass sich α -Pinen in hohen Dosen toxisch auf die Käfer auswirkt (Baier & Netherer, 2019).

Während der Einbohrung steigt die Abgabe des Lockstoffes deutlich an und erhöht sich bei den Männchen auf das 10-100 fache. Je höher die Konzentration des Aggregationspheromons, desto eher werden arteigene Männchen auf Stammbereiche abgelenkt, die noch nicht befallen sind. In späterer Folge wird der Befall benachbarter Wirtsbäume initiiert. Die Produktion des Lockstoffes wird von den Männchen erst dann vermindert, wenn die Abwehr des Baumes überwunden und das Brutsystem mit einer ausreichenden Zahl an Weibchen angelegt ist. Wenn das der Fall ist, werden stattdessen verstärkt ablenkende Substanzen abgesondert (v.a. Verbenon), um die Konkurrenz der Nachkommenschaft rund um das Brutsystem zu minimieren und um angrenzende Bereiche, etwa benachbarte Wirtsbäume, attraktiver für den Massenbefall zu machen (Baier & Netherer, 2019).

Das Erreichen der Geschlechtsreife ist für die Käfer eine Voraussetzung, um eine sekundäre Attraktion auslösen zu können. Nahrungsaufnahme und Nahrungsqualität spielen bei der Pheromonproduktion ebenfalls eine Rolle (Dajoz, 2000). Der Erfolg des arteigenen Aggregationspheromons und des Borkenkäferbefalls ist abhängig von der Reaktionszeit der Baumabwehr bzw. von der Anzahl nachfolgender Käfer (Baier & Netherer, 2019). Um das Abwehrsystem vitaler Bäume überwinden zu können und eine erfolgreiche Reproduktion des Buchdruckers zu ermöglichen, müssen viele Pionierkäfer den Baum gleichzeitig angreifen. Die Populationsdichte ist daher ausschlaggebend dafür, wie viele Bäume erfolgreich befallen werden (Christiansen et al, 1987).

1.3.4 Überwinterung

Ips typographus zählt zu den gefrierintoleranten Insekten, d.h. die Käfer sterben, sobald die Lufttemperatur unter den Gefrierpunkt soweit sinkt, dass sich Eiskristalle in Körperflüssigkeiten bilden können. Der Temperaturwert, bei dem die initiale Eisbildung im Körperinneren erfolgt (Unterkühlungspunkt / Supercooling Point – SCP), ist beim Buchdrucker nicht gleichbleibend, sondern schwankt je nach Jahreszeit und den vorherrschenden Umweltbedingungen. Im Winter ist der Unterkühlungspunkt deutlich niedriger als etwa von Frühling bis Herbst. Die niedrigsten in Mitteleuropa gemessenen Unterkühlungspunkte betragen in den Monaten Dezember und Jänner -27 °C und -29 °C . Im Vergleich dazu waren die ermittelten SCPs im August (-6 °C) und April (-8 °C) deutlich höher (Schopf et al., 2019).

Die Absenkung des SCPs erfolgt über Einlagerung von Substanzen wie Zucker oder Zuckeralkohol. Vor Kälteperioden wird die Nahrungsaufnahme von *I. typographus* eingestellt und der Verdauungstrakt entleert, um mehr Substanzen, die als Frostschutzmittel wirken, im Körper anreichern zu können. Je länger Kälteperioden andauern und je niedriger die Temperaturen sind, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum stirbt. Die Wintermortalität des Buchdruckers ist hoch und gewährleistet im Normalfall, dass die Populationsgrößen reguliert werden. Die Überlebenschance adulter Käfer liegt bei etwa 50%. Solch hohe Mortalitätsraten sind in erster Linie auf Infektionen durch Pathogene oder eine mangelhafte Nahrungsqualität zurückzuführen, nicht auf eine unzureichende Frostresistenz. Auch milde Winter können Buchdruckerpopulationen schaden, da der Stoffwechsel der Käfer erhöht ist und Energiereserven rascher aufgebraucht werden (Schopf et al., 2019).

Beim Buchdrucker überstehen die adulten Käfer die Winterperiode, indem sie in der Rinde oder in der Bodenstreu Schutz suchen und ihre Frostresistenz erhöhen. In den meisten Fällen

bleiben die Käfer in den zuvor angelegten Brutsystemen an stehenden und liegenden Stämmen. Ausgeflogene Individuen überwintern in neu angelegten Brutgängen, in der Streuschicht oder in Baumstümpfen mit fortgeschrittenem Zersetzungsgrad. Eine erfolgreiche Überwinterung als Larve oder im Puppenstadium ist kaum möglich. Larven sind viel kälteempfindlicher als adulte Käfer und überstehen Frostperioden nicht (Brauns, 1991; Wemeling et al., 2007).

1.3.5 Prädisponierende Faktoren für Borkenkäferbefall

Fichtenbestände sind bei Massenvermehrungen des Buchdruckers gefährdet, da die Larven und Jungkäfer den Bast beschädigen und den Assimilationsstrom der Wirtsbäume unterbrechen. Im Zuge eines Befalls wird auch das lebende Splintholz zerstört und die Rinde und der Stamm vertrocknen. In älterer Literatur findet sich daher auch den Begriff „Wurmtrocknis“ (Benz & Zuber, 1997; Amann, 2003). Bei starkem Befall können die Käfer hunderte Brutsysteme pro Quadratmeter Rinde eines Brutbaumes anlegen (Bellmann et al., 2007). Der Buchdrucker ist forstwirtschaftlich bedeutsam, da er durch Umwelteinflüsse gestresste Fichten mühelos besiedeln kann. Bäume, die sich grundsätzlich wieder regenerieren könnten, werden so abgetötet. Bei einer Kombination von Sturmkalamitäten, bei denen große Mengen an Brutmaterial anfallen, und darauffolgenden Massenvermehrungen des Buchdruckers können die Marktpreise für Fichtenholz einbrechen. Zusätzlich sind Borkenkäfer mit Pilzen, die zu den Ascomyceten-Gattungen *Ophiostoma*, *Grosmannia*, *Leptographium*, *Endoconidiophora* und anderen gehören, vergesellschaftet, die sich über das Brutsystem ausbreiten und das Splintholz durch Blaufärbung entwerten (Wermeling et al., 2007; Schopf et al., 2019).

Klimatische Faktoren

Massenvermehrungen von *I. typographus* werden durch bestimmte klimatische Bedingungen begünstigt. Das sind vor allem lange Wärme- und Trockenperioden, die Wirtsbäume für Befall prädisponieren und die Brutentwicklung beschleunigen. Dadurch kann die Populationsdichte in einem kurzen Zeitraum deutlich ansteigen (Postner, M., 1974 in Schwenke; Baier et al., 2007).

Die Temperaturbedingungen wirken sich auf das Schwärmverhalten und die Flugaktivität des Buchdruckers aus. Grundvoraussetzung für den Flugbeginn ist eine Mindesttemperatur von 16,5 °C (Lobinger, 1994). Ab Temperaturen über 30 °C nimmt die Flugaktivität hingegen deutlich ab. Je höher die Luftfeuchtigkeit, desto stärker ist die Flugaktivität beeinträchtigt (Baier, 2019). Häufig auftretender Borkenkäferbefall lässt sich auf eine unzureichende Wasserversorgung der Wirtsbäume, Windwurf durch Sturmereignisse und überdurchschnittlich hohe Temperaturen zurückführen. Nach Sturmwurf ist die Entwicklung bzw. Abundanz des Buchdruckers vom Feuchtigkeitsgrad der Rinde abhängig. Auch die Wirkung direkter Sonneneinstrahlung kann die Rindentemperatur exponierter Stämme im Vergleich zur Umgebungslufttemperatur erheblich beeinflussen (Baier et al., 2007).

Je stärker die Sonneneinstrahlung, desto eher wird das Schwärmverhalten der Käfer stimuliert. Jungkäfer reagieren auf Licht, indem sie sich darauf zubewegen und sich vom Wind forttragen lassen, solange sie flugunerfahren sind. Nachdem die Käfer genügend Flugerfahrung gesammelt haben, werden sie hingegen von Duftsignalen beeinflusst (Baier, 2019).

Auch Windverhältnisse beeinflussen den Flug von Borkenkäfern. Wind wirkt sich auf die Flugdistanz und den Energieaufwand für den Flug aus. Zudem beeinflusst er die Ausbreitungs-

richtung und das Suchverhalten der Käfer. Bei Windgeschwindigkeiten ab 1 m/s wird das Lokalisieren von Duftquellen für den Buchdrucker deutlich erschwert. Bei höheren Windgeschwindigkeiten stellen die Käfer den Flug entweder vollständig ein oder lassen sich vom Wind tragen (Baier, 2019).

Bestandes- und Standortfaktoren

Auch forstwirtschaftliche Maßnahmen können zu einer unkontrollierten Borkenkäfervermehrung führen. Wenn Sturmschäden nicht aufgearbeitet oder Rücke- und Fällungsschäden verursacht werden, finden die ausschwärmenden Pionierkäfer eine hohe Zahl potenzieller Brutbäume (Brauns, 1991). Bäume können zudem durch Schneestürme, Hagel, Wind oder Schneebruch beschädigt und damit anfälliger für Befall werden. Durchforstungen können die Licht- und Wärmeverhältnisse im Bestand verändern und zu verbesserten Bedingungen für die Vermehrung von Borkenkäfern führen. Auch der oft im Forst liegende gelassene Schlagabraum bietet verschiedenen Borkenkäferarten (v.a. *Pityogenes chalcographus*) die Möglichkeit eines Befalls (Schwenke, 1974).

Die verfügbare Menge an bruttauglichem Material sowie die vorherrschenden Witterungsbedingungen bestimmen den weiteren Verlauf einer Massenvermehrung. Bei langanhaltendem Regen und durchschnittlich niedrigen Temperaturen während der Vegetationsperiode sind potenzielle Schwärmzeiten eingeschränkt, die Entwicklung von Präimaginalstadien werden verzögert und die Bäume sind generell weniger gestresst und befallsgefährdet. Bei überdurchschnittlich hohen Temperaturen wiederum kann es im Kambium von Brutbäumen zu letalen Temperaturen kommen, was zu einer erhöhten Sterblichkeit der Bruten führen kann (Schwenke, 1974; Baier et al., 2007).

Sonnenexponierte Hänge bzw. Bestandesgrenzen, die südlich und westlich exponiert sind, können deutlich anfälliger für Borkenkäferbefall sein (Wermelinger, 2004). Andere Modelle zeigen, dass die höchste Wahrscheinlichkeit für akuten Borkenkäferbefall bei nach Osten exponierten Standorten mit großem Gefälle gegeben ist. Zu den standortabhängigen Faktoren zählen die Hangneigung, die Bodentextur und der Geländetyp (Blomqvist et al. 2018).

Die Baumartenmischung und das Alter von Beständen stehen mit der Anfälligkeit für Borkenkäferbefall in Zusammenhang. Ein höherer Fichtenanteil im Bestand erhöht die Wahrscheinlichkeit für Borkenkäferangriffe, ebenso wie das Alter der Bäume. *I. typographus* befallt vorzugsweise Fichten, die älter als 70 Jahre sind, wobei 100jährige Bäume am anfälligsten sind (Wermelinger, 2004). Zahlreiche Erhebungen zeigen, dass 96% der von Borkenkäfern befallenen Bestände, die untersucht wurden, einen Fichtenanteil von über 70% aufwiesen. Die meisten Schäden konnten bei Bäumen mit einem Alter von über 60 Jahren festgestellt werden (Netherer & Nopp-Mayr, 2005).

Regressionsanalysen zeigen, dass auch Bodennährstoffe wie Stickstoff, Magnesium und Phosphor sich auf die Anfälligkeit für Buchdruckerbefall auswirken. Borkenkäferbefall hängt zudem vom radialen Wachstum der Bäume ab und dem Anteil an Fichten mit Kernfäule (Wermelinger, 2004).

Auch der Standort eines Baumes und dessen Bodenbedingungen können sich auf Borkenkäferbefall auswirken. Staunässe oder sandige Böden mit geringer Wasserspeicherkapazität machen Fichten anfälliger für Borkenkäferangriffe. Weitere Faktoren, die sich auf die Wasserversorgung und damit die Abwehrkapazität von Fichten auswirken, sind Bodentiefe und Bodenart (Baier & Netherer, 2019).

1.4 Die Gemeine Fichte (*Picea abies*)

Die Gemeine Fichte (*P. abies*) zählt zu der Gattung der Fichten (*Picea*), die ausschließlich in der nördlichen Hemisphäre beheimatet ist. Die Gattung hat sich an das kalte, gemäßigte Klima angepasst und ist ein wichtiger Bestandteil der borealen Nadelwälder. Zudem haben sich Fichten auf verschiedenen Höhenstufen etabliert und wachsen beispielsweise in Ost-Tibet auf einer Seehöhe von bis zu 4700 m (Schmidt-Vogt, 1977).

Die Gattung der Fichten (*Picea*) zählt wiederum zu der Familie der Kieferngewächse (Pinaceae), die etwa 200 Arten enthält. Die Pinaceae, die u.a. Gattungen wie *Pinus*, *Picea*, *Abies* und *Larix* beinhalten, zeichnen sich durch nadelförmige, geschraubte Blätter und zapfenförmige Blüten aus (Frohne & Jensen, 1998). In der Familie der Kieferngewächse sind alle Gattungen, mit Ausnahme von *Larix*, mit immergrünen Nadeln ausgestattet. Zudem vereinigen die Pinaceae drei Unterfamilien: die Pinoidae mit der Gattung *Pinus*, die Laricoideae mit den Gattungen *Larix* und *Cedrus* und die Abietoidae, die Tannen, Fichten und andere, nicht europäische Gattungen beinhaltet (Schmidt-Vogt, 1977).

Die Gemeine Fichte, auch Rottanne genannt, ist in niederen Lagen in Nord- und Osteuropa, im Gebirge zudem auch in Süd-, Mittel- und Westeuropa beheimatet. Vor allem im Alpenraum ist *P. abies* eine vorherrschende Baumart. Die Gemeine Fichte ist ein wichtiger Nutzholzlieferant und wurde seit dem 18. Jahrhundert durch umfangreiche Aufforstungsmaßnahmen auch außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes stark gefördert (Kremer, 2010; Roloff & Bärtels, 2014).

In Europa kommt die Fichte im zentralen Alpen- und Voralpenraum, in den Karpaten, in Fennoskandinavien und dem Norden Russlands, im Bayrischen Wald und Schwarzwald, im Harz, im Schweizer Jura und dem Thüringer Wald vor. Im Gebirge ist sie ab der Bergstufe Teil der natürlichen Waldgesellschaft und ihr Areal reicht bis zur Baumgrenze. Je nach geographischer Lage, Seehöhe und Exposition und klimatischen Bedingungen kommt die Fichte potenziell in Misch- (z.B. Fichten-Tannen-Buchenwald) oder Reinbeständen vor (Kremer, 2010; Leibundgut, 1991).

Die gemeine Fichte hat ein Senkerwurzelsystem, von dem waagrechte Starkwurzeln ausgehen. Bei verdichteten und schlecht durchlüfteten oder staunassen Böden können die Bäume lediglich ein flaches Wurzelwerk ausbilden, und sind deshalb stärker sturmgefährdet. Bei genügend Licht können die Sämlinge auch auf nährstoffarmen Böden keimen, da die Baumart geringe Ansprüche an ihren Standort hat. Die Fichte fördert die Entstehung von Auflagehumus, da die herabfallenden Nadeln schwer zersetzbar sind. Sie beinhalten wenig Kalzium und Stickstoff und haben einen hohen Polyphenolanteil. Auflagehumus entsteht vor allem auf sauren Böden (Härdtle, 2004).

1.4.1 Anatomie von Holz und Rinde

Die evolutionsgeschichtlich älteren Nadelgehölze haben einen einfacheren Holzaufbau als Laubhölzer. Koniferen haben ein Gewebe entwickelt, das sich aus Parenchymzellen und Tracheiden zusammensetzt. Durch den regelmäßigen Aufbau des Holzes sind diese zwei Zellarten sich abwechselnd rechtwinklig angeordnet. Unterschieden wird bei den Tracheiden zwischen Längs- und Quertracheiden, bei den Parenchymzellen zwischen Strahlen- und Längsparenchym (Grosser, 2007).

Die Gefäße (Tracheen), die im Großteil der Laubbäume enthalten sind, fehlen im Holz von Nadelbäumen. Zudem weisen Nadelgehölze einen wesentlich geringeren Anteil an Parenchymzellen auf. Die Tracheiden sind vor allem an ihren Enden, die sich mit anderen Tracheiden überlappen, miteinander durch Tüpfel verbunden. In einer Tracheide können von 50 bis 300 Tüpfel enthalten sein (Evert, 2009).

Die Zellwände können zwei Typen von Tüpfeln bilden. Einfache Tüpfel verbinden Parenchymzellen miteinander, Hoftüpfel können sich bei möglichen Druckänderungen verschließen (Roloff, 2010). Wenn die Tracheiden verholzen, beinhalten sie keine protoplasmatischen Zellteile mehr, sie transportieren lediglich Luft oder Wasser.

Durch die Hoftüpfel wird nicht nur eine vertikale Wasserversorgung sondern auch ein tangentialer Transport ermöglicht. Dies führt zu einer ausgewogenen und umfangreichen Wasserlieferung in den gesamten Stamm. Zusätzlich befinden sich Tüpfel an den Jahrringgrenzen und gewährleisten einen radialen Wassertransport. Die Tracheiden können in ihrem Gewebe das Wasser in alle Richtungen weiterleiten. Um den hohen Wasserbedarf in der Baumkrone zu decken, können so mehrere Jahrringe in die Leitung einbezogen werden. Die Ringe werden zur Krone hin immer weniger, dabei wird das Wasser in jüngere, äußere Schichten gedrückt. Das Wasser im Tracheidengewebe fließt mit einer Geschwindigkeit von 1,2 bis 1,4 m/h (Braun, 1998).

Das sekundäre Abschlussgewebe (Periderm) von Koniferen ist komplexer aufgebaut als das von Laubgehölzen. Nach dem sekundären Dickenwachstum von Sprossachse und Wurzeln übernimmt es die Funktion der Epidermis. Das Periderm ist in drei Bestandteile gegliedert: den Kork (Phellem), das Korkkambium (Phellogen) und die Korkrinde (Phelloderm). Der Begriff „Rinde“ ist kein wissenschaftlicher Terminus, viel eher werden damit alle Gewebe, die sich außerhalb des Kambiums befinden, zusammengefasst. Während des sekundären Dickenwachstums beinhaltet die Rinde das sekundäre Phloem, das Periderm, restliche primäre Zellgewebe und tote Zellen, die außerhalb des Periderms liegen (Braun, 1998; Evert, 2009). Die Borke, die aus abgestorbenen Zellen und Kork besteht, bildet in sekundärem Zustand der Pflanze die äußerste Schicht. Sie ist Bestandteil der nicht lebenden äußeren Rinde, Rhytidom genannt. Innerhalb der Rinde befindet sich der lebende Anteil der Rinde, Bast genannt, der aus Leitbast und Speicherbast besteht. Der Bast ist bei älteren Bäumen der lebende Teil der Rinde, innerhalb des innersten Periderms. Im Bastgewebe, das auch sekundäres Phloem genannt wird, werden gelöste Nährstoffe transportiert (Evert, 2019).

Das Phellem der Koniferen besteht aus unterschiedlichen Korkarten, wobei zwei davon wichtige Schutzfunktionen übernehmen: der Phlobaphenkork und der Steinkork. Ersterer hat Zellwände, die Gerbstoffe beinhalten und mit Suberin imprägniert sind. Die darin befindlichen sekundären Pflanzenstoffe, die dem Kork seine braune Färbung geben, sind nicht wasserlöslich und wirken Pilzen entgegen. Steinkork besteht zum größten Teil aus Lignin und Zellulose. Seine dickwandigen Zellen helfen verletzten Pflanzen bei entstandenen mechanischen Schäden. Das sekundäre Abschlussgewebe von Nadelgehölzen in der Sprossachse und den Wurzeln hat qualitativ betrachtet den gleichen Aufbau. Aus quantitativer Sicht gibt es jedoch entscheidende Unterschiede: Phlobaphenkork und Steinkork sind im Stamm zu gleich großem Anteil enthalten. Im Wurzelraum hingegen bestehen junge Wurzelteile hauptsächlich aus Steinkorkzellen (Braun, 1998).

1.4.2 Harzkanäle

Die Fichte, ebenso wie viele andere Nadelgehölze, bildet axiale und radiale Harzkanäle aus. Bei Schäden wie offene Wunden, Schäden durch Druck, Wind- und Kälteschäden der Rinde oder Befall durch rindenbrütende Insekten können außerdem zusätzliche, traumatische Harzkanäle gebildet werden (Evert, 2009; Baier & Netherer, 2019). Harzkanäle entstehen, indem sich Parenchymzellen auseinanderweiten und im Inneren mit harzausscheidenden Epithelzellen überzogen sind (Grosser, 2007).

Je nach Entstehung und Baumart werden zwei Arten von Harzkanälen unterschieden: Die Gattungen *Picea*, *Larix* und *Pseudotsuga* haben schmale Kanäle mit dickwandigen Epithelzellen. *Pinus*-Arten entwickeln dünnwandige Epithelzellen, die weit mehr Harz produzieren als die dickwandigen Zellen anderer Arten. Je dicker die Begleitzellen, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass sich die Harzkanäle verschließen (Grosser, 2007; Evert, 2009).

Die Entwicklung des Kambiums und Umweltfaktoren beeinflussen die Häufigkeit von Harzkanälen in der Sprossachse. *Picea abies* bildet beispielsweise ab dem 10. Jahrring den Großteil der Harzkanäle entlang der Längsachse im Bereich zwischen Früh- und Spätholz aus. Bei jüngeren Exemplaren finden die Harzkanäle vorwiegend im Spätholz. Diese axialen Harzkanäle sind mit den radialen Harzkanälen verbunden, die Xylem und Bast durchdringen (Evert, 2009).

1.4.3 Das Abwehrsystem der Fichte

Das Abwehrsystem schützt Fichten vor eindringenden Organismen, die den nährstoffreichen Bast (sekundäres Phloem) beschädigen und zerstören und den Transport von Nährstoffen und Wasser unterbinden. Die lebenswichtigen Funktionen der Rinde, des vaskulären Kambiums und des Splintholzes müssen aufrechterhalten werden. Organismen, die allein nicht imstande dazu wären, den Baum erfolgreich zu befallen, können über Wunden in den Baum eindringen (Franceschi et al., 2005).

Fichten verfügen grundsätzlich über konstitutive Abwehrmechanismen, auf die sie bei Bedarf sofort zurückgreifen können. Die induzierte Abwehr erfolgt dagegen in Reaktion auf externe Einflüsse wie Verletzungen, Insektenbefall oder Infektionen von Krankheitserregern. Die erworbene oder systemische Abwehr aktiviert sich zeitlich versetzt nach einem Befallsereignis und schützt den Baum vor weiteren Angriffen. Welche Abwehrstrategien aktiviert werden, hängt von der Art des Befalls und der Art des angreifenden Organismus ab (Franceschi et al., 2005).

Bei konstitutiven Abwehrmechanismen hat der Baum bereits Nährstoffe investiert und muss dafür keine weiteren Energiereserven aufbrauchen, falls es zu einem Käferbefall kommt. Bei der induzierten Abwehr oder der Wundreaktion benötigt der Baum die Nährstoffe erst nach einem Befallsereignis. Abwehrreaktionen des Baumes zehren letztlich an den vorhandenen Kohlenstoffreserven (Raffa et al., 2016).

Der wichtigste Bestandteil der konstitutiven Abwehr von *P. abies* sind die radial und axial verlaufenden Harzkanäle (siehe Kap. 1.4.2). Je weiter das sekundäre Dickenwachstum des Baumes entwickelt ist, desto dichter und größer werden die sich darin befindlichen Harzkanäle. Bei Einbohrungen von Borkenkäfern oder anderen Verletzungen tritt Harz aus und dessen

volatile Bestandteile (z.B. Monoterpene) verflüchtigen sich. Jene Anteile, die nicht verdampfen, kristallisieren und verschließen die Wunde (Baier & Netherer, 2019).

Die Wirkung induzierter Abwehrmechanismen ist variabel, wobei das Ausmaß der Abwehr von der Art des Befalls und den genetischen Eigenschaften des Baumes abhängig ist. Induzierte Verteidigungsstrategien sind kostenintensive, rasche Antworten auf einen plötzlich auftretenden Angriff. Die Intensität ist u.a. von der Schwere des Befalls abhängig. Diese Mechanismen verbessern die gesamte Schutzkapazität des betreffenden Baumes. Verwundetes Gewebe kann dabei versiegelt und von vitalen Teilen des Gehölzes abgeschottet werden. Die induzierte Abwehr setzt sich aus anatomischen und biochemischen Reaktionen zusammen (Franceschi et al., 2005).

Ein wichtiger Bestandteil der induzierten Abwehr ist die sogenannte „hypersensitive Wundreaktion“, die an Befalls- und Infektionsstellen auftritt. Dabei werden Zellen beschleunigt abgetötet, um eindringende Pathogene abzuschotten und ihnen die Nahrungsgrundlage zu entziehen. Auf diese Weise können eindringende Organismen eingeschlossen werden. Neben dieser lokalen Reaktion gibt es einen weiteren Abwehrmechanismus, bei dem Kallusgewebe (Teil des Wundperiderms) verholzt bzw. mit Phenolen imprägniert wird, um eine wirkungsvolle Barriere zu schaffen (Franceschi et al., 2005).

Bei der induzierten Abwehr spielt das Wundperiderm eine wichtige Rolle. Es wird rund um befallene oder beschädigte Teile der Rinde geformt, um das betreffende Gewebe abzuschließen. Neben dem Kallusgewebe sind auch polyphenolische Parenchymzellen (PP-Zellen) ein wichtiger Bestandteil des Wundperiderms. Sie sind auf die Speicherung von Phenolen spezialisiert und wahrscheinlich werden phenolische Substanzen in diesen Strukturen auch synthetisiert. Phenole haben bei Borkenkäferangriffen eine fraßhemmende Wirkung und bieten Schutz vor Pilzinfektionen. PP-Zellen entwickeln dicke Zellwände, die Plasmodesmen beinhalten. Polyphenolische Parenchymzellen ermöglichen einen axialen und tangentialen Informationsaustausch und somit eine Abwehrsignalisierung (Franceschi et al., 2005).

Bei der induzierten Abwehr werden Abwehrstoffe wie Terpene und Polyphenole in der Wundreaktionszone angereichert. Polyphenole werden zudem auch von PP-Zellen gebildet. Induzierte Abwehrmechanismen von Fichten umfassen auch die vermehrte Produktion von Terpenen. Die Produktion wird durch eine Behandlung mit Methyljasmonat angeregt. Die Produktion dieses Hormons ist über die Reprogrammierung der kambialen Zone für die Produktion traumatischer Harzkanäle verantwortlich. Das darin enthaltene Ethylen kann die Aktivierung von radialen Harzkanälen aktivieren, um zusätzliches Harz zu produzieren. Bei Wassermangel und daraus resultierendem Trockenstress wird die Monoterpensynthese der betroffenen Fichten reduziert (Franceschi et al., 2005; Baier & Netherer, 2019).

Unabhängig davon, welcher Organismus einzudringen versucht, reagiert ein Baum schrittweise auf einen Angriff. Eine effektive, konstitutive Abwehr kann in vielen Fällen den Befall des Gewebes bereits hemmen oder gar verhindern. Falls nicht, wird die zweite Phase der Abwehr eingeleitet, bei welcher der eindringende Organismus eingeschlossen oder abgetötet werden soll. In weiterer Folge werden neu entstandene Schäden abgedichtet und teilweise versiegelt, damit der Baum seine Grundfunktionen aufrechterhalten kann und Pilzinfektionen vermieden werden. Die letzte Phase der Abwehr beugt zukünftigen Angriffen vor (systematische Abwehr, „Priming“) und hält den Baum in Bereitschaft. Wenn ein eindringender

Organismus einmal identifiziert wurde, können spezifische, induzierbare Abwehrreaktionen ausgelöst werden, um entsprechend zu reagieren (Franceschi et al., 2005).

1.5 Baumphysiologie und Trockenstress

1.5.1 Definition von Trockenstress

Der Begriff „Stress“ ist eine spezielle, zeitlich begrenzte Überanstrengung, die in zahlreichen Fällen zu irreparablen Schädigungen führt, die nicht sichtbar sind. Die stressverursachenden Komponenten können biotisch oder abiotisch bedingt sein. Wenn bestimmte Schwellwerte überschritten werden, die eine Pflanze nicht langfristig ohne Schädigungen ertragen kann, wird diese Veränderung als Stress bezeichnet (Hoque, 1990).

„Trockenstress“ ist eine Art des Wasserstress, bei dem Schäden entstehen können, wenn Wurzeln zu wenig Wasser zur Verfügung haben. Anhaltende Staunässe führt wiederum zu Sauerstoffmangel im Wurzelraum. Im Gegensatz dazu steht Trockenstress für einen anhaltenden Wassermangel, der durch Trockenperioden ausgelöst wird (Schopfer & Brennicke, 2010).

Die Ursache für die Trockenheit und die daraus resultierenden Dürreschäden ist eine geringe Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode kombiniert mit hohen Temperaturen in den Sommermonaten und starkem Wasserverlust infolge von Transpiration. Durch das Ausbleiben von Regen sinkt die Menge an pflanzenverfügbarem Wasser im Boden (Prien, 2016).

Stress wirkt sich auf biochemische und physiologische Prozesse in der Pflanze aus. Kurze Stressperioden haben nicht unbedingt negative Auswirkungen auf die Pflanze und können etwa zu stärkerem Wachstum von Bäumen unter Konkurrenzdruck oder erhöhter Abwehrkapazität führen. Diese Anpassung an Stresssituationen erfordert jedoch einen zusätzlichen Energieaufwand für die Pflanze. Je länger die stressverursachende Periode dauert, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass es zu irreparablen Schäden oder gar zum Absterben des Baumes kommt (Altenkirch et al., 2002).

Pflanzenarten, die sich an trockene Standorte angepasst haben, besitzen eine erhöhte Stressresistenz. Diese sogenannten Xerophyten verändern sich physiologisch, indem sie eine dicke Cuticula, vertiefte Spaltöffnungen (Stomata) oder sukkulente Blätter und Sprosse bilden. Bei wechselfeuchten Pflanzen, etwa Moosen und Flechten, ist die Überlebensstrategie eine vorübergehende Dormanz. Dabei wird der Stoffwechsel in Trockenperioden stark reduziert und der Wassergehalt um bis zu 95% reduziert. Die Pflanzen nehmen dabei keinen dauerhaften Schaden und kehren bei Wasserverfügbarkeit wieder in den ursprünglichen Zustand zurück. Mesophyten reagieren empfindlicher auf langanhaltende Trockenperioden, da ein Wasserverlust von mehr als 30% für sie lebensgefährlich sein kann (Schopfer & Brennicke, 2010).

1.5.2 Auswirkungen von Trockenstress auf die Physiologie von *Picea abies*

Schäden infolge von Trockenstress an Fichten treten vor allem dann ein, wenn während der Vegetationsperiode monatlich weniger als 40 mm Niederschlag anfallen bzw. weniger als 600 mm Niederschlag im gesamten Jahr (Dengler, 1912, in Schmidt-Vogt, 1989). Bei Dürreperioden ist nicht nur deren Dauer ausschlaggebend, sondern auch die Jahreszeit, in denen sie stattfinden. Wenn die Wasserreserven bereits im Frühjahr erschöpft sind, können Schäden in Kulturen und Jungbeständen entstehen. Trockenperioden in den Sommermonaten

Juli und August wirken sich negativ auf den Höhenzuwachs des Folgejahres aus (Schmidt-Vogt, 1989).

Wenn das Wasser, das durch Transpiration abgegeben wird, nicht über Wiederaufnahme durch die Wurzeln ersetzt werden kann, fällt die Turgeszenz der Pflanze ab. Dadurch entsteht ein Wassermangel, der Trockenstress verursacht. Zahlreiche Stresssymptome sind bei mesophytischen Pflanzen erkennbar. Die Photosynthese wird gehemmt und ab einem Wassermangel von mindestens 15% kommt es zu einer Verformung von Zellen durch hyperosmotische Belastung. Wenn das Austrocknen des Bodens langsam vonstattengeht, können Pflanzen die Trockenheitsresistenz adaptiv erhöhen. Langfristige Schäden entstehen daher oft nur bei rascher Bodenaustrocknung. Pflanzen, die unter langsam eintretendem Stress leiden, investieren mehr Energie in das Wurzelwachstum, während sie das Wachstum der Sprosse reduzieren. Die Wurzeln dringen in tiefere Bodenschichten ein und können die Pflanzen mit zusätzlichem Wasser versorgen. Ein wichtiges Hormon zur Anpassung an längere Trockenperioden ist die Abscisinsäure, die den Wasserhaushalt reguliert und den Verschluss der Stomata induziert. Dadurch kann die Wasserverdunstung entscheidend reduziert werden. Zudem hängen zahlreiche durch den Trockenstress ausgelöste Reaktionen mit dem Abfall des Turgordruckes zusammen. In erster Linie ist das Zellwachstum direkt vom Turgor abhängig. Ein weiteres Stresssymptom ist die Hemmung der Photosynthese, die dann eintritt, wenn der relative Wassergehalt unter 75% liegt. Wenn sich der Trockenstress der Pflanze verstärkt, erhöht sich der osmotische Druck und es kommt zur so genannten „osmotischen Anpassung“ (Schopfer & Brennicke, 2010).

Massenvermehrungen durch *I. typographus* können mit plötzlich auftretenden Niederschlagsdefiziten in Zusammenhang gebracht werden. Da die Fichte flache Senkerwurzeln ausbildet und spezielle klimatische Ansprüche hat (mindestens 360 mm Niederschlag zwischen April und Oktober), ist sie besonders anfällig für Wasserdefizite (Baier & Netherer, 2019).

Wenn Fichten über genügend Nährstoffkapazitäten verfügen, können sie die Resistenz gegenüber rindenbrütenden Insekten bei Wasserdefizit erhöhen. Dabei wird gespeicherter Kohlenstoff in unterschiedliche Abwehrmechanismen investiert. Wenn Trockenperioden länger andauern und wenn sämtliche Kohlenstoffreserven aufgebraucht sind, lässt die Abwehrkapazität der Bäume nach. Gleichzeitig wirken sich Wärme und Trockenheit positiv auf die Käferentwicklung aus (Baier & Netherer, 2019).

Das Wasserleitsystem der Fichte kann bei anhaltender Trockenheit irreversibel beschädigt werden, indem der Baum versucht, das im Boden fehlende Wasser in die oberirdischen Organe zu pumpen. Dabei wird von den Wurzeln vermehrt Luft aufgenommen, die die Wassersäule im Splintholz blockiert. Die Stomata werden bereits nach den ersten Embolien geschlossen, lange bevor es zu größeren Blockaden im Wasserfluss kommt, um mechanische Schäden zu minimieren und die Transpiration zu reduzieren. Damit ist er nicht mehr in der Lage, Photosynthese zu betreiben und Kohlenstoff einzulagern (Baier & Netherer, 2019).

Als ein aussagekräftiges Maß für den physiologischen Zustand von Bäumen gilt der Vitalitätsindex (tree vigour index). Er zeigt das Verhältnis zwischen der Fläche des jüngsten Jahrrings und der Gesamtfläche des wasserführenden Splints. Die rindenbrütenden Borkenkäfer *I. typographus* und *P. chalcographus* bevorzugen Fichten, die über einen längeren Zeitraum günstige Wuchsbedingungen hatten (hoher tree vigour index) und danach aufgrund von

kurzfristig auftretenden physiologischen Belastungen geschwächt wurden (Baier & Netherer, 2019).

Ein weiterer wichtiger baumphysiologischer Parameter ist das Zweigwasserpotential, das vor Sonnenaufgang gemessen wird (pre dawn twig water potential). Dessen Wert gibt Informationen zu der Speicherfüllung des Baumes und der Wasserverfügbarkeit für den Blattwasserhaushalt. Zusätzlich ist dieser Indikator als Schätzwert für das Bodenwasserpotential anzusehen. Somit ist das Zweigwasserpotential ein wichtiger Zeiger für den Wasserstress eines Baumes, da es anzeigt, ob das Gehölz über den Boden und die Wurzeln mit Wasser versorgt wird. Während starker, langanhaltender Trockenperioden kann es aufgrund von Tau und oder Niederschlag durch die Wasseraufnahme in der Baumkrone zu einem leichten Anstieg des Zweigwasserpotentials kommen. Durch diese Fähigkeit kann darauf geschlossen werden, dass *P. abies* mit Hilfe dieser ökologischen Anpassung längere Trockenstressperioden überwinden kann (Rothe et al., 2002).

Während der Untersuchung „Rosalia Roof Study I“ wurde zudem das osmotische Potential des sekundären Phloems gemessen, ein Parameter, mit dessen Hilfe ebenfalls die Veränderungen des Wasserstatus von *P. abies* ermittelt werden können. Das osmotische Potential wird durch radiale und vertikale Unterschiede innerhalb des Baumes und durch saisonale Umweltbedingungen beeinflusst.

Der jüngste jährliche sekundäre Holzzuwachs ist ein verlässlicher Parameter zur Beschreibung der Vitalität von *P. abies*. Bei der Messung des osmotischen Potentials ist die Position der Probenahme entscheidend, da die radialen und vertikalen Verläufe im sekundären Phloem sich je nach Position im Gehölz ändern. Auch die Altersklasse der untersuchten Bäume muss gleich sein. Zusätzlich zeigt das sekundäre Phloem saisonale Unterschiede im osmotischen Potential bei voller Sättigung (Rosner et al., 2001; Netherer et al., 2015).

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Rosaliengebirge, den östlichen Ausläufern der Alpen, in Niederösterreich, im Lehrforst der Universität für Bodenkultur Wien. Die Versuchsfläche mit den bodennahen Dachkonstruktionen zur Rückhaltung des Niederschlags wurden in einem 90- bis 100-jährigen Fichtenbestand errichtet. Der Bestand ist mit Rotbuche (*Fagus sylvatica*) und Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) gemischt. Beide Arten sind zu Anteilen unter 10 Prozent beigemischt. Die Fläche befindet sich im Bereich „Auerberg“ auf einer Seehöhe von etwa 650 m und einem nordwestlich ausgerichteten Hang. Acht der Versuchsbäume stocken im unteren Hangbereich der Versuchsfläche, während die anderen 12 Fichten im Oberhangbereich wachsen (Abb. 2).

In dieser Region fallen 60% des gesamten Niederschlags zwischen Mai und September. Während der Wintermonate fällt nur wenig Niederschlag und die Schneedecke hält nicht länger als 5 bis 6 Wochen (Netherer et al, 2015).

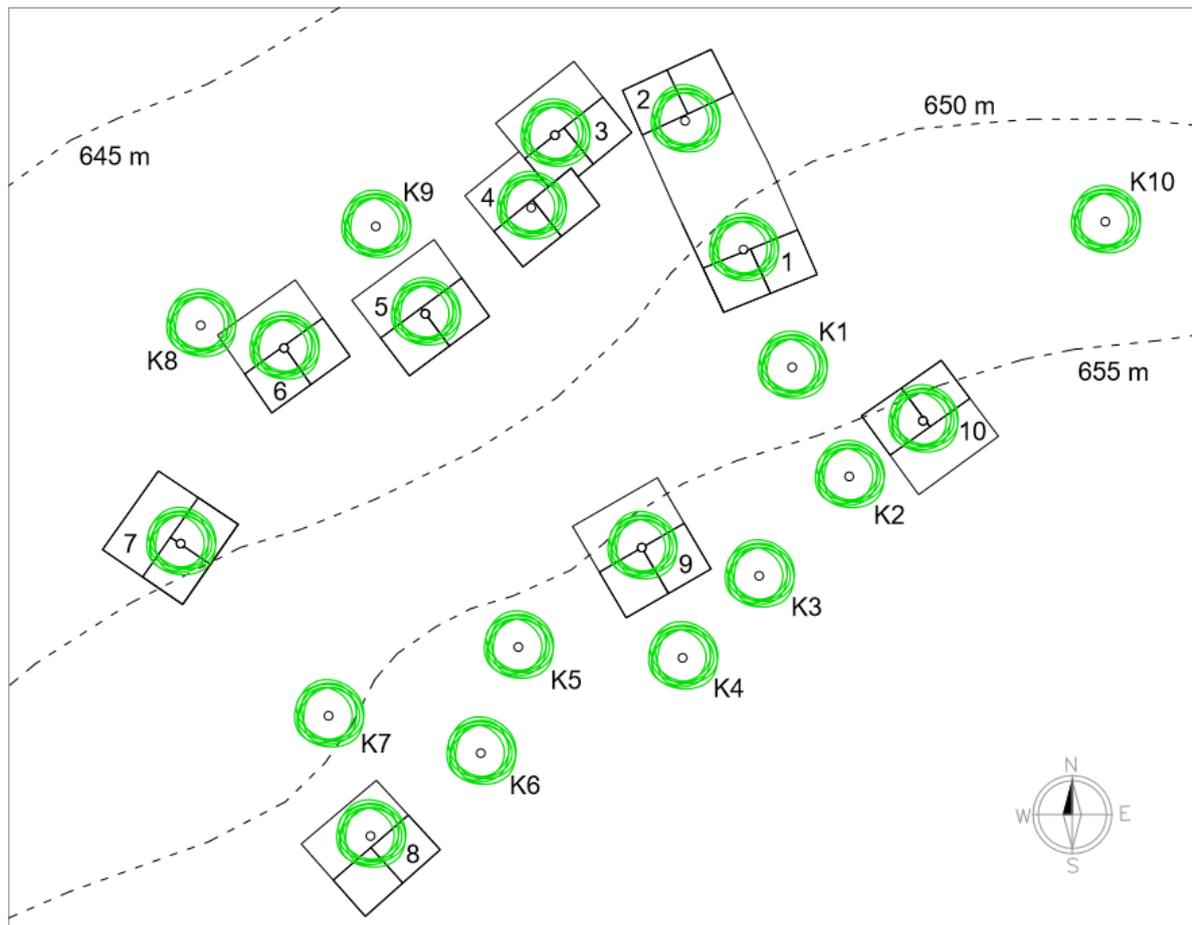


Abbildung 2: Grundriss der Versuchsfäche mit den Versuchsbäumen 1-10 mit Dachkonstruktion und den Kontrollbäumen K1-K10

2.2 Untersuchungs- und Messmethoden

2.2.1 Dachkonstruktionen

Um den Niederschlag vom Boden zurückzuhalten, wurden zwischen August und Dezember 2018 insgesamt zehn bodennahe Dachkonstruktionen aufgebaut, die jeweils einen Versuchsbäum (Fichte) umschließen (vgl. Abb. 3). Jede Überdachung hat eine Fläche von 8x8m und eine Höhe von etwa 1,2m.

Die Abdeckungen bestehen aus lichtdurchlässigem Wellpolyester auf einem Holzunterbau (Netherer et al, 2015). Lücken rund um die Fichten, zwischen Stamm und Dachkonstruktion, wurden mit wasserundurchlässiger Teichfolie abgedichtet. Um direkt zu den Bäumen zu gelangen, kann ein Zugang geöffnet werden, der zu einer Plattform rund um den Baum führt. Als Kontrollbäume dienten zehn weitere Fichten, die in zufälligem Muster rund um die abgedeckten Flächen verteilt sind (vgl. Abb. 2).



Abbildung 3: Versuchsbaum mit 8x8 m großer Abdeckung (S. Netherer, 2019)

2.2.2 Klimadaten

Die Lufttemperatur im Untersuchungsgebiet wurde von einer Klimastation der Bogner & Lehner OG, die sich auf einer nahen Freifläche befindet, aufgezeichnet. Diese Klimastation ist auch mit einem Niederschlagsmesser ausgestattet, der im Untersuchungszeitraum aufgrund einer Verstopfung des Kipplöffels (Wippe) nicht funktionsfähig war. Mittels Datenloggern (Tinytag Plus, Gemini Dataloggers Ltd. Chichester, UK) wurde die Lufttemperatur auch an zwei Positionen direkt auf der Versuchsfläche gemessen. Die Messgeräte wurden am 21.05.2019 aufgestellt und am 04.09.2019 abgebaut. Im Zuge mehrerer Befallsexperimente wurde an jeweils zehn Versuchsbäumen die Lufttemperatur jeweils in den Befalls-Boxen gemessen.

2.2.3 Volumetrischer Bodenwassergehalt

Der volumetrische Bodenwassergehalt wurde im Abstand von 2 Wochen in den Monaten April bis September 2019 mittels *Time Domain Reflectometry* (TDR, 6050X1 Trace System, Soil Moisture Equipment Corp. Kalifornien, USA) durchgeführt. Eine erste Probemessung erfolgte im Dezember 2018. Obwohl die Untersuchungen im September 2019 endeten, wurde der volumetrische Bodenwassergehalt auch im Oktober und November 2019 gemessen.

An insgesamt 30 Positionen, jeweils an einer in unmittelbarer Nähe (ca. 1 m Abstand) zu den Kontrollbäumen und an je einer Position links und rechts vom Zugang (ca. 2,5 m Abstand) zu den überdachten Bäumen, wurden TDR Messfühler, sogenannte „wave-guides“ in der Länge von 30 cm installiert. Bei der Messung werden elektromagnetische Wellen in den Boden gesendet und entsprechend der Laufzeit des Impulses entlang der Metallstäbe wird die Bodenfeuchte in % ermittelt.

2.2.4 Harzfluss

An allen 20 Versuchsbäumen wurde in regelmäßigen Abständen über den Untersuchungszeitraum der Harzfluss gemessen. Messungen fanden am 20./21. Mai, 04./05. Juni, 02./03. Juli, 30./31. Juli und 27./28. August 2019 statt. Die Dauer der Messung betrug in etwa 12 Stunden im Zeitraum von ca. 19:00 bis 7:00. Damit wurde der Einfluss einer direkten Sonneneinstrahlung auf die Menge des austretenden Harzes ausgeschlossen.

Mit Hilfe eines Korkbohrers (Durchmesser 3 mm) wurden an den gegenüberliegenden Stammseiten der Versuchsbäume in Brusthöhe (ca. 1,3 m) zwei Löcher gebohrt, die bis zum

Kambium reichten. Glasröhrchen mit einem Innendurchmesser von 3 mm und einer Länge von 12 cm wurden in die so entstandene Öffnung gesteckt, um das austretende Harz aufzufangen. Am nächsten Morgen wurden die Röhrchen entfernt und die Länge der Harzsäule gemessen.

*(Länge der Harzsäule pro Stunde: (Harzfluss (mm³) / Zeiteinheit (min)) *60)*

2.2.5 Dämmerungszweigwasserpotential

An jedem der Messtermine wurden Zweigproben mit Hilfe einer Schrotflinte vom unteren Drittel der Baumkrone vor Sonnenaufgang heruntergeschossen. Die Messung des Zweigwasserpotentials erfolgte mittels einer Scholander-Bombe direkt am Untersuchungsstandort. In Summe wurden pro Versuchsbaum bei jedem Untersuchungstermin vier Zweigproben geworben, um die Messungen durchzuführen.

Die Scholander-Bombe setzt sich aus einem Manometer, einem Druckbehälter und einer Pressluftflasche mit Reduzierventil zusammen. Bei den von der Baumkrone geworbenen Zweigen wird die rissige Oberfläche mit einem Skalpell glatt geschnitten. Die Proben werden anschließend einzeln mit der Schnittfläche nach oben hermetisch in die Einspannvorrichtung im Deckel des Druckbehälters befestigt. Mit Hilfe der Druckluftflasche wird Luft in den Behälter geleitet, um den Druck so lange zu erhöhen, bis der Xylemsaft aus der Schnittfläche des Zweiges austritt. Das Manometer zeigt den Druck im Behälter in Bar an und gibt somit Auskunft über das Wasserpotential im Xylem, das direkt vom Bodenwasserpotential abhängig ist. Je stärker negativ das Wasserpotential in MPa, desto stärker ist der Baum durch Trockenheit bzw. Wassermangel gestresst.

*(Wasserpotential in MPa: gemessene Bar / 10 *(-1))*

2.2.6 Relativer Wassergehalt im Bast der Zweige

Die Zweigproben wurden nach der Messung mit der Scholander-Bombe bei 4°C gelagert und am nächsten Tag mit Hilfe einer Abisolierzange entrindet. Aus den Zweigen wurde jeweils eine Holzprobe, insgesamt vier Proben pro Baum, entnommen, etikettiert und mit einer Feinwaage abgewogen, um deren Frischgewicht zu ermitteln. Nach dem Abwiegen wurden die Proben in Wasser mit gelöstem Micropur (Katadyn Products, Wallisellen, Schweiz) eingelegt und über Nacht gekühlt in einen Exsikkator gestellt. Nach etwa 12 Stunden im Vakuum wurden die Proben aus dem Wasser genommen und erneut abgewogen, um das Sättigungsgewicht zu ermitteln. Im Anschluss wurden die Proben eingefroren (-20°C) und an direkt nach der Messung oder zu einem späteren Zeitpunkt für 24 Stunden gefriergetrocknet. Abschließend wurden die Zweigproben ein drittes Mal gewogen, um auch das Trockengewicht zu ermitteln. Mit den Messergebnissen konnten einerseits der relative Wassergehalt (in %) und der relative Wasserverlust (in %) berechnet werden.

*(relativer Wassergehalt in %: [(Frischgewicht – Trockengewicht) / (Sättigungsgewicht – Trockengewicht) *100])*

2.2.7 Borkenkäfer-Befallsversuche mittels Befalls-Boxen

Um das Einbohrverhalten von *I. typographus* an den Versuchsbäumen zu testen, wurden sogenannte „Befalls-Boxen“, das sind Holzboxen in der Größe von 43 x 23 x 25 cm verwendet. Die Boxen mit einer Vorderseite aus transparentem Acrylglas wurden aus Fichtensperrholz zusammengebaut (vgl. Abb. 4). Mit der offenen Rückseite zum Stamm wird die Befalls-Box auf etwa 5 m Höhe mit Gurten an den Versuchsbäumen befestigt, wo zuvor Holzrahmen

angebracht wurden. Die Befalls-Boxen wurden während der Versuche immer an derselben Stelle am Stamm befestigt. Borkenkäfer können sich durch einen seitlichen Eingang, an den die Ansatzflasche angeschraubt werden kann, in die Box hineinbewegen. In einer Ausgangs-(Exit) -Box werden Käfer, die die Befalls-Box verlassen wollen, gesammelt (Netherer et al., 2015).

Die Befallsversuche wurden zwischen den Monaten April und September insgesamt neun Mal an folgenden Terminen durchgeführt: 20./21. Mai, 04./05. Juni, 18./19. Juni, 02./03. Juli, 08./09. Juli, 30./31. Juli, 05./06. August, 20./21. August und 27./28. August 2019. Die Holzboxen wurden zwischen 12 und 14 Uhr an den Versuchsbäumen montiert und über einen Zeitraum von 24 Stunden dort belassen. Für insgesamt neun Befallsversuche wurden pro Versuchsbäum je 20 frischgeschlüpfte Buchdrucker aus der institutseigenen Borkenkäferzucht abgesammelt und später in den Ansatzdosen platziert. Lediglich für die Befallsversuche am 20./21. Mai, 4./5. Juni und 8./9. Juli konnten nicht genügend Käfer aus den Zuchtbehältern abgesammelt werden (18, 13 und 16 Buchdrucker pro Versuchsbäum). Innerhalb der 24 Stunden konnten sich die Käfer im Ansatz-System frei bewegen. Nach Entfernen der Befalls-Boxen von den Fichtenstämmen wurde die Anzahl an Käfern in der Ansatzflasche, in der Befalls-Box und in der Exit-Box gezählt. Zusätzlich wurde die Rinde im Bereich des Rahmens nach sich darauf aufhaltenden Borkenkäfern, neuen Einbohrungen und Einbohrversuchen kontrolliert. Dabei wurde genau dokumentiert, ob es sich bei erfolgten Einbohrungen um erfolgreiche (Bohrmehl, kein Harzaustritt) oder abgewehrte (Harzaustritt, eventuell verklebter Käfer) Angriffe handelt. Zudem wurden Spuren von Bohrmehl, denen kein Bohrloch zugeordnet werden konnte bzw. Nagestellen an der Rinde, als Bohrversuch notiert. Neue Bohrlöcher wurden mit Stecknadeln markiert.

Abbildungen 21 und 22 zeigen das Befallsmuster aller Versuchsbäume während der 9 Ansatzversuche im Untersuchungszeitraum zwischen Mai und September. Bei der Auszählung der Borkenkäfer wurden diese in 8 Kategorien eingeteilt (Erfolgreiche Einbohrung – ohne Harzreaktion, abgewehrte Einbohrung – mit Harzreaktion, Bohrversuch – mit gefundenem Bohrmehl, Käfer auf der Rinde, Käfer in der Ansatzdose, Käfer in der Befalls-Box, Käfer in der Exit-Box und verlorengegangene Käfer), zusammen mit den gefundenen Bohrlöchern am Stamm der Versuchsbäume. Da nicht nur die Position der wiedergefundenen Borkenkäfer notiert wurde, sondern auch deren Aktivität während des Ansatzversuchs (Bohrung oder Bohrversuch), besteht die Möglichkeit, dass die Summe (gefundene Käfer und Käferaktivität) nach bestimmten Terminen bei mehreren Versuchsbäumen höher als 20 beträgt (bzw. mehr als die Anzahl angesetzter Buchdrucker). Beispielsweise kann ein einzelner Käfer mehrere Bohrversuche starten, ehe er nach dem Versuch von der Rinde abgesammelt wird.

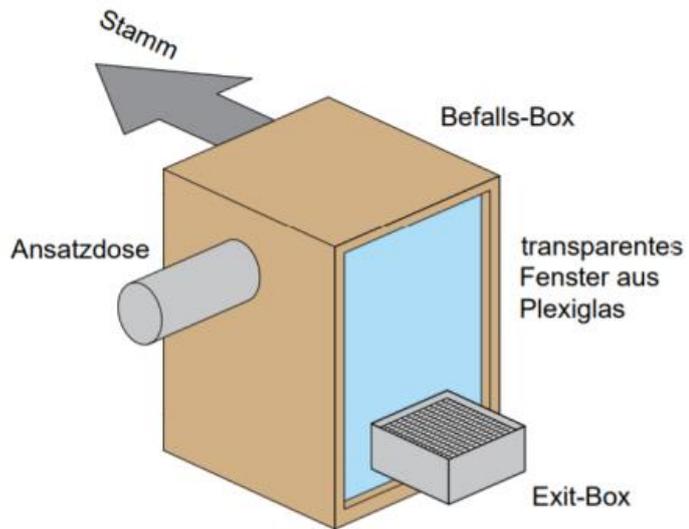


Abbildung 4: An einem Fichtenstamm im BOKU Lehrforst festgebundene Befalls-Box (links oben); schematische Darstellung einer Befalls-Box (rechts oben); Abbildung einer abgewehrten Bohrung (links unten); Abbildung einer erfolgreichen Bohrung (rechts unten)(Fotos: S. Netherer, 2019; Grafik: A. Bachlehner, 2020)

2.2.8 Borkenkäfer-Monitoring mittels automatischer Pheromonfalle

Während des Untersuchungszeitraumes April bis September 2019 wurde eine automatisierte Pheromonfalle in etwa 150 m Entfernung von der Versuchsfläche auf einer angrenzenden Freifläche aufgestellt. An der Falle ist eine Scheibe mit 14 Kunststoffdosen angebracht, die sich alle 24 Stunden um eine Position weiterdreht. Über der sich drehenden Scheibe ist eine Prallvorrichtung und ein Trichter befestigt, womit anfliegende Käfer abgefangen und in die Dosen befördert werden. Die Behälter wurden im 14-tägigen Abstand geleert und die Käfer ausgezählt. Auf diese Weise konnte die tägliche Borkenkäfer-Flugaktivität ermittelt werden. Als Lockstoff wurde das synthetische Pheromonpräparat *Pheroprax* verwendet, welches alle sechs Wochen erneuert wurde. Die automatisierte Pheromonfalle wurde am 24. April 2019 aufgestellt und bis 3. September 2019 genutzt.

2.2.9 Statistische Analysen

Exakter Test nach Fisher:

Um zu untersuchen, ob die Variante (Abdeckung und Kontrolle) Einfluss auf das Einbohrverhalten der Käfer (erfolgreiche oder abgewehrte Einbohrung) hat, wurde ein Exakter Test nach Fisher durchgeführt. Dieser Test wird ebenso wie der Chi-Quadrat-Test für nominalskalierte Variablen verwendet, im Gegensatz zum t-Test (Intervallskala). Für die Durchführung wurde eine 2 x 2-Kontingenztafel (Kreuztabelle) erstellt, die die tatsächliche und die erwartete Anzahl erfolgreicher und abgewehrter Borkenkäfer-Bohrungen beider Varianten beinhaltet. Wenn die erwarteten Häufigkeiten in den einzelnen Zellen größer als 5 sind, kann der Chi-Quadrat-Test angewendet werden. Falls diese Werte hingegen kleiner als 5 sind (was hier der Fall war), kann bzw. soll der Fisher-Exakt-Test gerechnet werden (Raab-Steiner & Benesch, 2012).

Einfaktorielle Varianzanalyse:

Da bei jedem Messtermin für das Zweigwasserpotential neue Zweigproben aus den Baumkronen gewonnen wurden, wurde keine einfache Varianzanalyse (ANOVA) mit Messwertwiederholung durchgeführt. Obwohl die Proben von denselben Bäumen gewonnen wurden, wurden sie als unabhängig voneinander betrachtet, da das Werben der Zweige keinen Einfluss auf das gemessene Wasserpotential verschiedener Zweige hat.

Um mögliche signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten beider Varianten (Abdeckung und Kontrolle) feststellen zu können, wurde mit den Ergebnissen des Zweigwasserpotentials (Mittelwerte der vier Messungen pro Termin), des Harzflusses und des relativen Wassergehalts des Basts jeweils für jeden Termin separat eine einfaktorielle Varianzanalyse berechnet. Die einfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) wird, wenn der Einfluss einer unabhängigen Variable bei zwei unterschiedlichen Gruppen untersucht wird, auch als t-Test bezeichnet. Dabei wird die Varianz zwischen den Gruppen mit der Varianz innerhalb der Gruppen verglichen (Raab-Steiner & Benesch, 2012).

Korrelation:

Mit den Messergebnissen aller Termine wurde jeweils die Korrelation von Harzfluss und Dämmerungszweigwasserpotential untersucht. Der Korrelationskoeffizient nach Pearson (r^2) kann dabei im Bereich von -1 bis +1 liegen und gibt an, wie stark der Zusammenhang zwischen zwei Variablen ist und in welche Richtung er geht (positiv oder negativ). Je näher der Wert bei +1 liegt, desto größer der positive lineare Zusammenhang (Raab-Steiner & Benesch, 2012). Sämtliche statistische Analysen wurden mit dem Programm SPSS (IBM SPSS Statistics 2019) durchgeführt.

3 Ergebnisse

3.1 Klimadaten

3.1.1 Lufttemperaturverlauf

Die Lufttemperaturen auf der nahen Freifläche (Klimastation) und die im Bestand (auf der Versuchsfläche) gemessenen Temperaturen (Datenlogger) unterschieden sich im Untersuchungszeitraum kaum (Abb. 5). Auffällig sind die deutlich niedrigeren Lufttemperaturen im Mai 2019, der im Vergleich zu den Folgemonaten relativ kühl ausfiel (Monatsmittel: 12,5°C). Zeitweilig niedrige Temperaturen wurden auch im Juli verzeichnet (Monatsmittel: 19,56°C). Die mittleren Temperaturen im Juni betragen hingegen 20,43°C und im August 19,86°C.

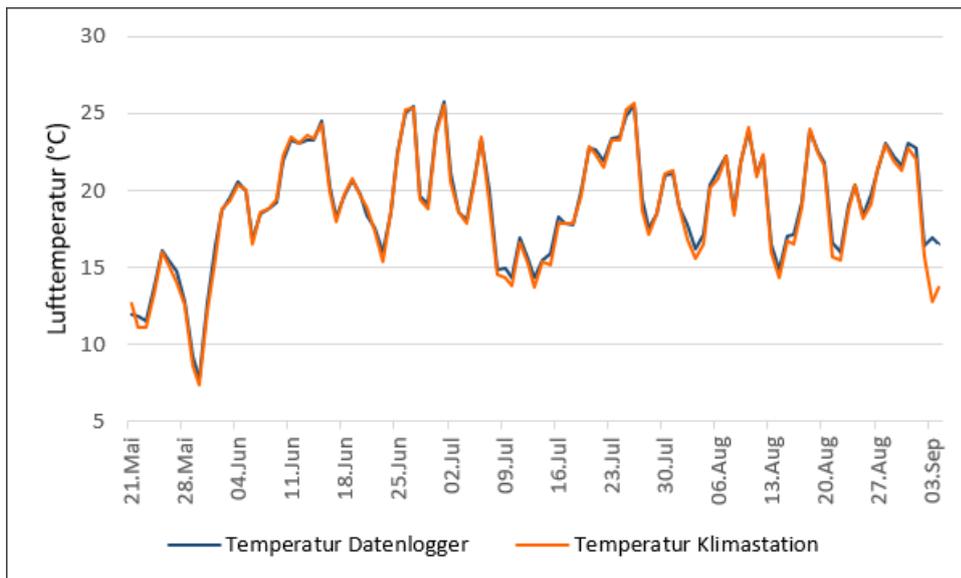


Abbildung 5: Verlauf der mittels Datenloggern auf der Versuchsfläche (im Bestand) gemessenen Lufttemperaturen und der mit der Klimastation auf der benachbarten Freifläche (Auerberg) gemessenen Lufttemperaturen vom 21. Mai bis zum 4. September 2019

3.1.2 Temperatur in den Befalls-Boxen

Die Lufttemperatur in den Befalls-Boxen unterschied sich nur geringfügig von der Bestandstemperatur. Abbildung 6 zeigt exemplarisch den Temperaturverlauf im Inneren von vier verschiedenen Boxen und im Bestand von Beginn bis Ende des Befallsversuchs am 18./19. Juni 2019.

Dabei ist zu beachten, dass die abgedeckten Bäume 2, 4 und 5 innerhalb des Bestands liegen und Baum 9 am Rand des Bestands wächst. Da sich die verglichenen Temperaturverläufe nur minimal unterscheiden, ist ein Einfluss direkter Sonneneinstrahlung auf das Mikroklima in den Befalls-Boxen auszuschließen.

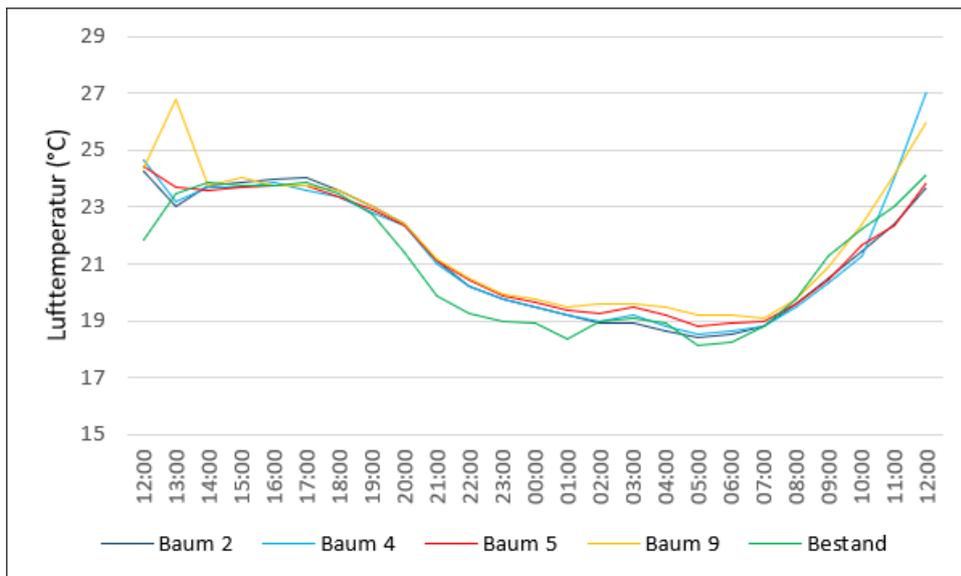


Abbildung 6: Verlauf der Lufttemperatur am 18./19. Juni 2019 - Temperatur im Bestand und in vier Befalls-Boxen im Vergleich

3.1.3 Niederschlagsdaten

Aufgrund einer Verstopfung des Kipplöffels der Klimastation auf der nahen Freifläche konnten diese Niederschlagsmessungen nicht herangezogen werden. Stattdessen wurden Messdaten, die beim 2 km entfernten Lehrforstgebäude am Heuberg aufgezeichnet wurden, vom Leiter des Lehrforstzentrums, Josef Gasch, zur Verfügung gestellt (Gasch, unveröffentlichte Daten). Abbildung 7 zeigt, dass die Monate April, Juli und August 2019 deutlich niederschlagsärmer waren als Mai und Juni 2019. Die größten Niederschlagsmengen wurden im Mai und im dritten Quartal des Monats Juni registriert. Die trockensten Phasen traten Anfang Juli und im zweiten und vierten Quartal des Monats Juni 2019 auf.

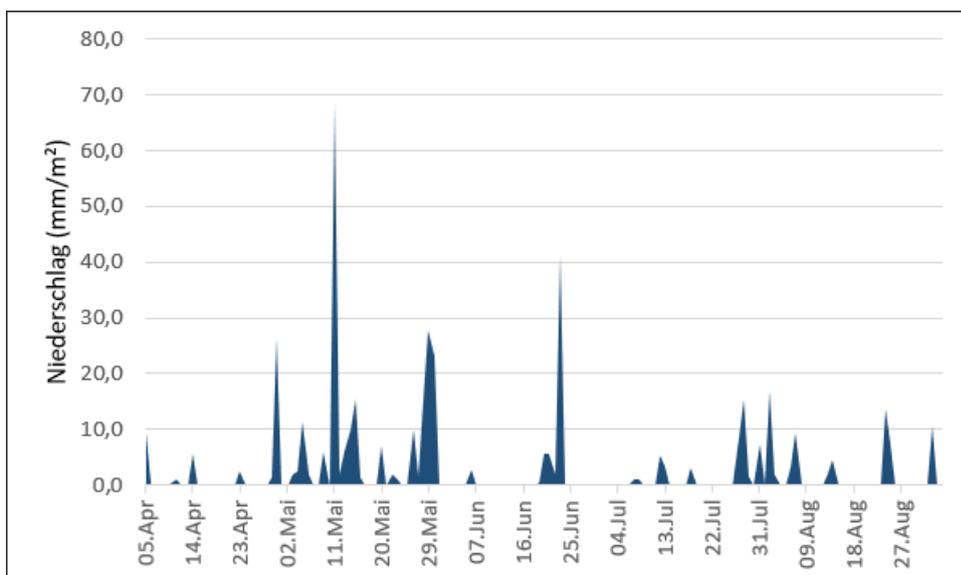


Abbildung 7: Niederschlagsmengen (Heuberg) zwischen April und September 2019

3.1.4 Automatische Pheromonfalle - Fangergebnisse

Aufgrund der vergleichsweise niedrigen Fangzahlen in der automatischen Borkenkäferfalle (durchschnittlich 120 Borkenkäfer pro Tag) wurden alle gefangenen Käfer ausgezählt. Die höchste Anzahl an Individuen (1992) wurde am 1. Juli gezählt. In den Monaten Mai, August und September befanden sich besonders wenige Borkenkäfer in den Auffangbehältern der automatischen Pheromonfalle. Im Juni und Juli gab es mehrere Tage, an denen etwa 500 Käfer gezählt wurden (Abb. 8).

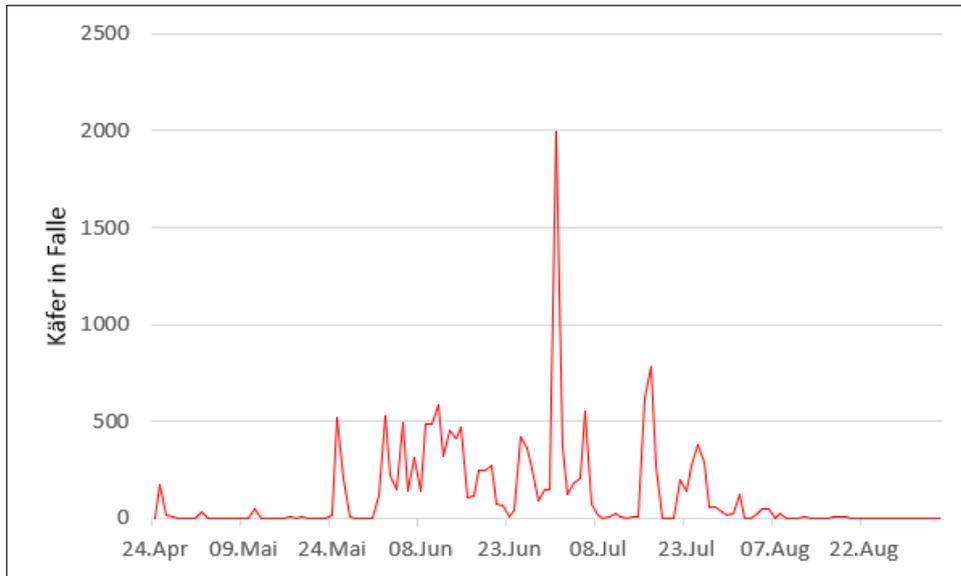


Abbildung 8: Anzahl der mit Hilfe der automatischen Pheromonfalle gefangenen Buchdrucker (April bis September 2019)

3.2 Volumetrischer Bodenwassergehalt

Die mittleren volumetrischen Bodenwassergehalte unterschieden sich im Saisonverlauf deutlich zwischen den Varianten (Abb. 9). Bereits die ersten Messungen am 4. Dezember 2018 ergaben feuchtere Bodenverhältnisse im Bereich der Kontrollbäume als unter den Dachkonstruktionen. Bis April 2019 sank der Bodenwassergehalt bei beiden Varianten ab, wobei der genaue Verlauf nicht dokumentiert wurde, da zwischen Dezember 2018 und April 2019 keine Messungen stattfanden.

Ab Mai 2019 dokumentieren die zweiwöchentlichen Messungen die Schwankungen des volumetrischen Bodenwassergehalts im Bereich der Kontrollbäume in Abhängigkeit von den Niederschlagsmengen, während die Bodenfeuchte unter den Abdeckungen auf relativ stabilem Niveau verblieb (Abb. 9). Die feuchtesten Bodenbedingungen mit 25,4% mittlerem volumetrischem Bodenwassergehalt rund um die Kontrollbäume wurden am 21. Mai 2019 gemessen.

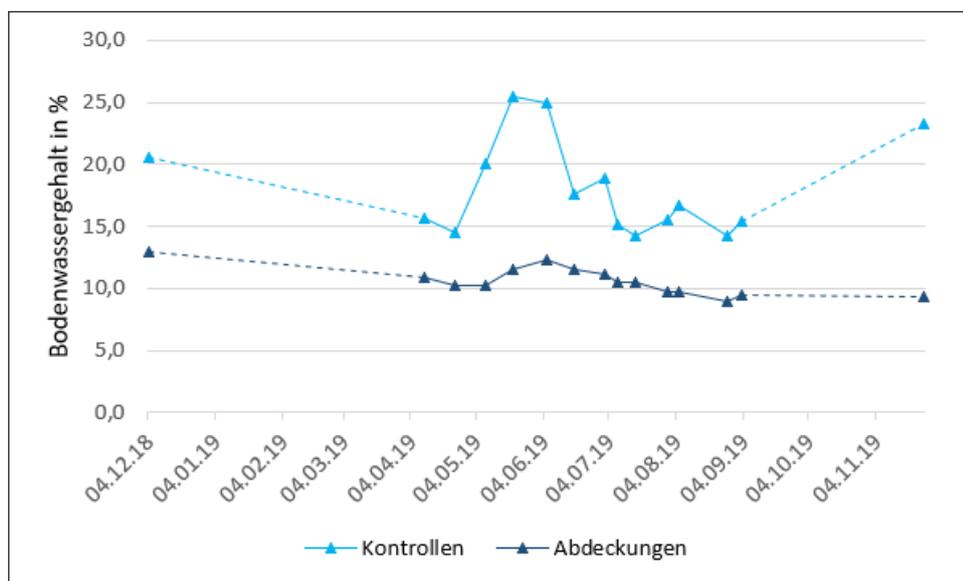


Abbildung 9: Volumetrischer Bodenwassergehalt für die beiden Versuchsvarianten: Mittelwerte der Ergebnisse aller Messtermine von abgedeckten Bäumen (10) und Kontrollen (10)

Ab Ende Juli sanken die mittleren Bodenwassergehalte im Bereich der abgedeckten Bäume unter 10%. Die trockensten Bodenbedingungen, mit 8,9% im Bereich der abgedeckten Bäume, wurden am 27. August ermittelt. Die zweiwöchentlichen Messungen endeten am 3. September 2019. Die letzten Kontrollmessungen fanden am 26. November statt. Der mittlere Bodenwassergehalt im Bereich der Kontrollbäume lag zu diesem Zeitpunkt bei 23,3%, während der Mittelwert im Bereich der Abdeckungen vergleichsweise konstant unter 10% blieb.

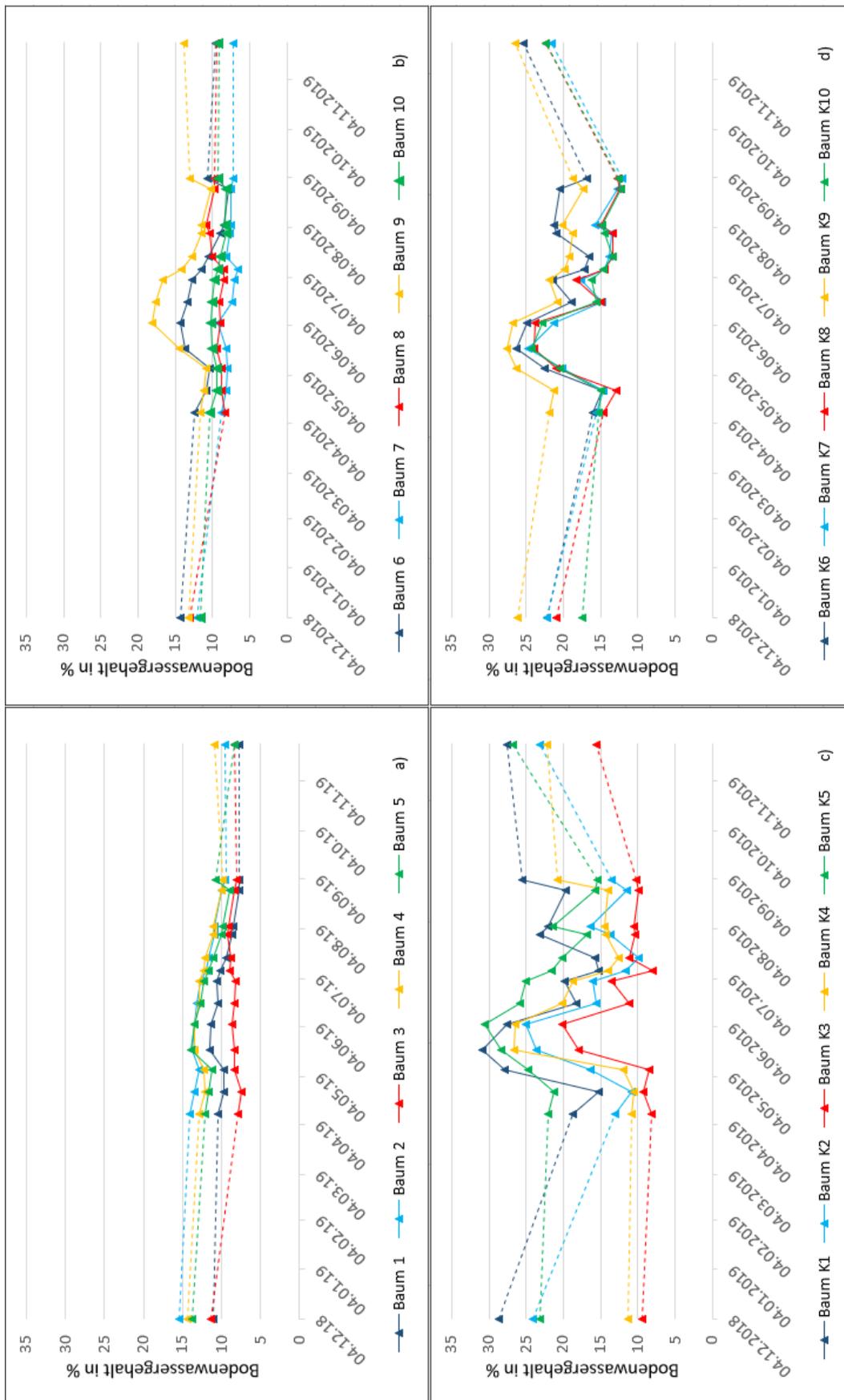


Abbildung 10: (a-d) Volumetrischer Bodenwassergehalt: Mittelwerte (in %) der Einzelmessungen pro Termin und Versuchsbaum (Bäume 1 bis 10: abgedeckte Fichten, Bäume K1 bis K10: Kontroll-Fichten); a (abgedeckte Fichten 1 bis 5), b (abgedeckte Fichten 6 bis 10), c (Kontroll-Fichten K1 bis K5), d (Kontroll-Fichten K6 bis K10)

Die Abbildungen 10 und 11 zeigen, wie unterschiedlich die Bodenfeuchtebedingungen auf der Versuchsfläche waren, sowohl im zeitlichen Verlauf als auch in Bezug auf die Kleinstandorte der Versuchsbäume. Große Differenzen in der Bodenwasserversorgung waren vor allem bei den Kontrollbäumen zu beobachten, unter denen der Baum K3 besonders trockenen Bodenverhältnissen ausgesetzt war und die Bäume K1, K5 und K9 verhältnismäßig feuchten Bedingungen. Im Bereich der Bäume 6 und 9 wurden die im Durchschnitt höchsten, im Bereich der Bäume 3, 7 und 8 die niedrigsten Bodenfeuchtwerte gemessen.

Die Bäume im nordwestlichen Bereich der Versuchsfläche (2, 3, 4, 5, 6, 7, K8 und K9) befinden sich aufgrund der Hangneigung auf tieferem Niveau als die restlichen Versuchsbäume. Somit stockt eine Gruppe an Fichten im mittleren Hangbereich und die andere Gruppe im Bereich des Oberhangs. Dabei ist zu beachten, dass sich hangoberseits mehr Kontrollbäume befinden als hangabwärts. Trotz dieser standörtlichen Unterschiede war primär die Versuchsvariante (Dachfläche oder Kontrolle) ausschlaggebend für die Unterschiede und Schwankungen im Bodenwassergehalt (Abb. 10 und 11).

Am Kontrolltermin 10. April 2019 waren die Bodenbedingungen im Bereich der abgedeckten Bäume 3, 7 und 8 bereits sehr trocken (<10% Bodenwassergehalt). Auch die Fichten K3 und K4 waren im Vergleich zu anderen Kontrollbäumen sehr trockenen Bedingungen ausgesetzt (K3 mit 8,2% und K4 mit 10,9% Bodenwassergehalt), während die Bodenverhältnisse im Umfeld von K5 (22%) und K9 (21,9%) vergleichsweise sehr feucht waren. Die Unterschiede im mittleren Bodenwassergehalt für Bäume im unteren (13,08%) und oberen Hangbereich (13,38%) waren aber im Frühjahr sehr gering.

Aufgrund der hohen Niederschlagsmengen im Mai stieg die Bodenfeuchte im Umkreis aller Kontrollbäume am 21. Mai 2019 deutlich an, und auch unter mehreren Dachflächen hat sich der volumetrische Bodenwassergehalt im Vergleich zum April erhöht. Maximalwerte zu diesem Zeitpunkt wurden für die Bäume K1 (30,9%) und K5 (28,3%) ermittelt, Minimalwerte für die Versuchsbäume 3 (8,3%), 7 (8,1%), 8 (9,4%) und 10 (10,0%). Die Bäume 5 (13,9%), 6 (13,7%) und 9 (14,4%) waren deutlich feuchteren Bedingungen als im April ausgesetzt. Hangabwärts betrug der mittlere Bodenwassergehalt 15,3%, im Oberhangbereich 20,7%.

Ende Juli betrug der durchschnittliche volumetrische Bodenwassergehalt im Bereich der abgedeckten Fichten 9,7%, der Mittelwert für die Kontrollbäume lag hingegen bei 15,6%. Dies korrespondiert mit einem Rückgang von 1,9% bzw. 9,8% seit der Messung im Mai. Insgesamt sank die mittlere Bodenfeuchte aller 20 Bäume von 18,5% im Mai auf 12,7% Ende Juli ab. Die geringsten Bodenwassergehalte wurden im Bereich der Bäume 7 (7,7%), 10 (8,2%) und 1 (8,7%) gemessen bzw. im Umfeld des Kontrollbaums K3 (10,4%). Die höchsten Bodenfeuchtwerte wurden für die Fichten K1 (23,1%) und K6 (21%) ermittelt, bzw. unter den Abdeckungen der Versuchsbäume 9 (11,4%) und 4 (11,1%). Im Mittel waren die Bodenwassergehalte am 31. Juli 2019 im unteren Hangbereich mit 11,25% etwas geringer als hangaufwärts (13,83%).

Am 28. August 2019 wurden die geringste volumetrischen Bodenwassergehalte im Bereich der Bäume 7 (7,6%), 1 (7,8%) und 6 (7,9%) gemessen und wiederum im Bereich des Kontrollbaums K3 (9,9%). Sehr feuchte Bodenbedingungen wurden für die Fichten K6 (20,4%) und K1 (19,7%) ermittelt. Die Unterschiede im mittleren Bodenwassergehalt zwischen den Versuchsvarianten waren mit 14,2% (Kontrollbäume) und 8,9% (abgedeckte Bäume) größer

als zwischen der Lage der Standorte im Gelände: Mittelhangstandort 10,31%, Oberhangstandort 12,68%.

Die letzten Messungen des Jahres, am 26. November 2019 (Abb. 9), zeigen, dass der volumetrische Bodenwassergehalt im Bereich der Kontrollbäume im Vergleich zu den Werten im September deutlich zugenommen hat. Die feuchtesten Bodenbedingungen wurden bei K1 (27,5%), K5 (26,8%) und K9 (26,4%) ermittelt. Der Anstieg des mittleren Bodenwassergehalts der Kontrollbäume im Vergleich zu September 2019 betrug 7,9% (von 15,4% auf 23,3%). Die Bodenfeuchtebedingungen im Bereich der abgedeckten Bäume blieben praktisch konstant (Änderung um -0,1%).

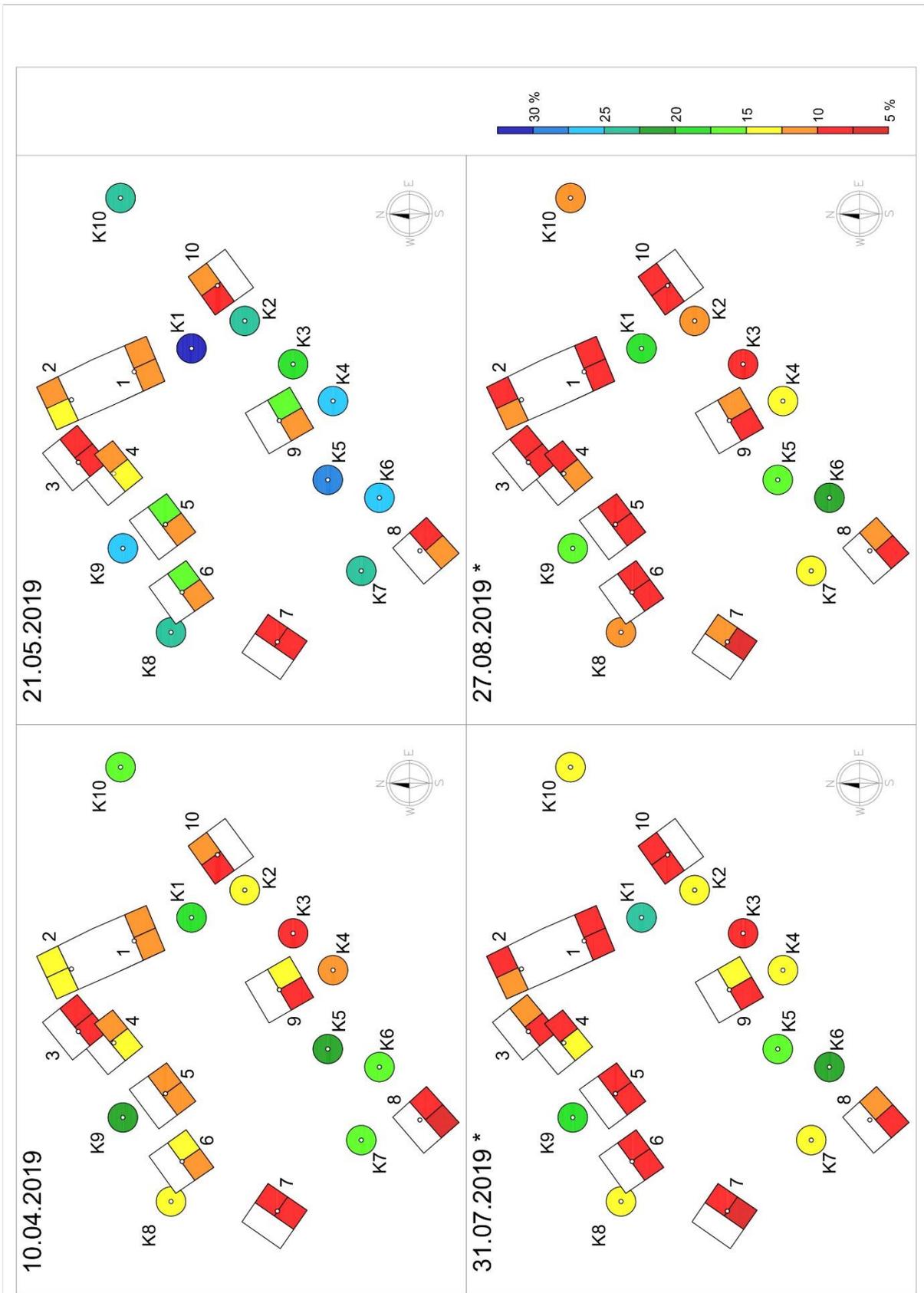


Abbildung 11: Volumetrischer Bodenwassergehalt (Angaben in %) aller 20 Versuchsbäume (1 bis 10: abgedeckte Versuchsbäume, K1 bis K10: Kontroll-Fichten) an 4 Messterminen im Grundriss der Versuchsfläche dargestellt

3.3 Zweigwasserpotential

Das Zweigwasserpotential wurde während des gesamten Untersuchungszeitraums viermal gemessen. Abbildung 12 zeigt die Mittelwerte aller Bäume pro Versuchsvariante für die Termine 21. Mai, 3. Juli, 31. Juli und 28. August 2019. Ende Mai waren die Unterschiede im Zweigwasserstatus zwischen abgedeckten und Kontrollbäumen sehr gering. Abgedeckte Fichten wiesen mittlere Zweigwasserpotentiale von -0,65 MPa, Kontrollbäume von -0,63 MPa auf. Im Gegensatz zum unveränderten Mittelwert bei abgedeckten Bäumen stieg das mittlere Zweigwasserpotential der Kontrollbäume einen guten Monat später auf -0,47 MPa an. In Folge fiel das mittlere Zweigwasserpotential der abgedeckten Bäume deutlich auf -0,84 MPa (niedrigster Wert Ende Juli), bei den Kontrollbäumen erreichte es Ende August mit -0,60 MPa den niedrigsten Wert. Die Unterschiede im Zweigwasserpotential zwischen abgedeckten Fichten und Kontrollbäumen waren an allen Terminen außer im Mai statistisch signifikant ($p < 0,05$).

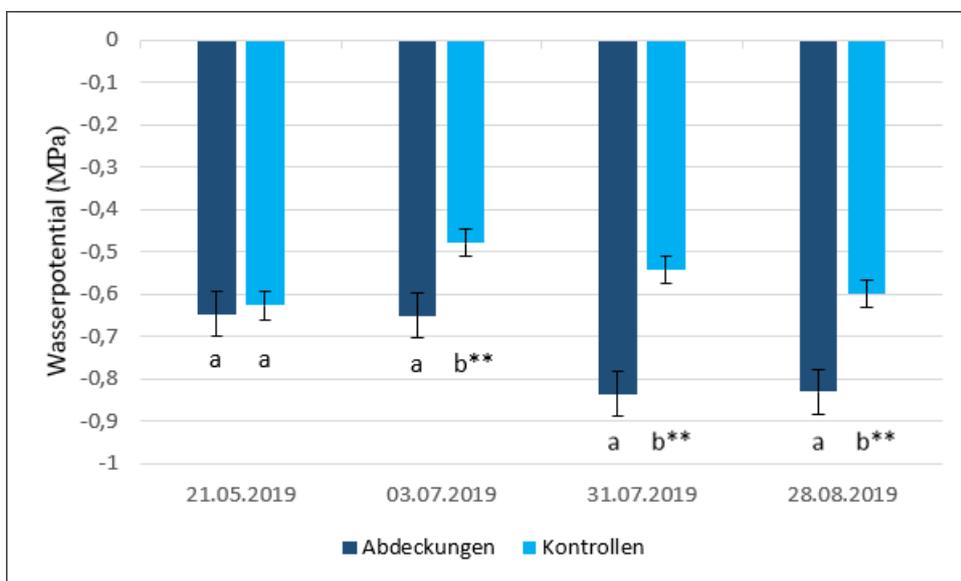


Abbildung 12: Dämmerungszweigwasserpotential: Mittelwerte und Standardfehler der Messergebnisse in MPa pro Variante (Abdeckungen und Kontrollen mit je 10 Versuchsbäumen) und Messtermin (pro Messtermin wurden vier Zweige jedes Versuchsbaums untersucht); Kennzeichnung der mit Hilfe der ANOVA ermittelten statistischen Unterschiede zwischen den Versuchsvarianten separat für jeden Termin: a = kein signifikanter Unterschied ($p > 0,05$), b* = signifikanter Unterschied ($p < 0,05$), b** = hochsignifikanter Unterschied ($p < 0,01$)

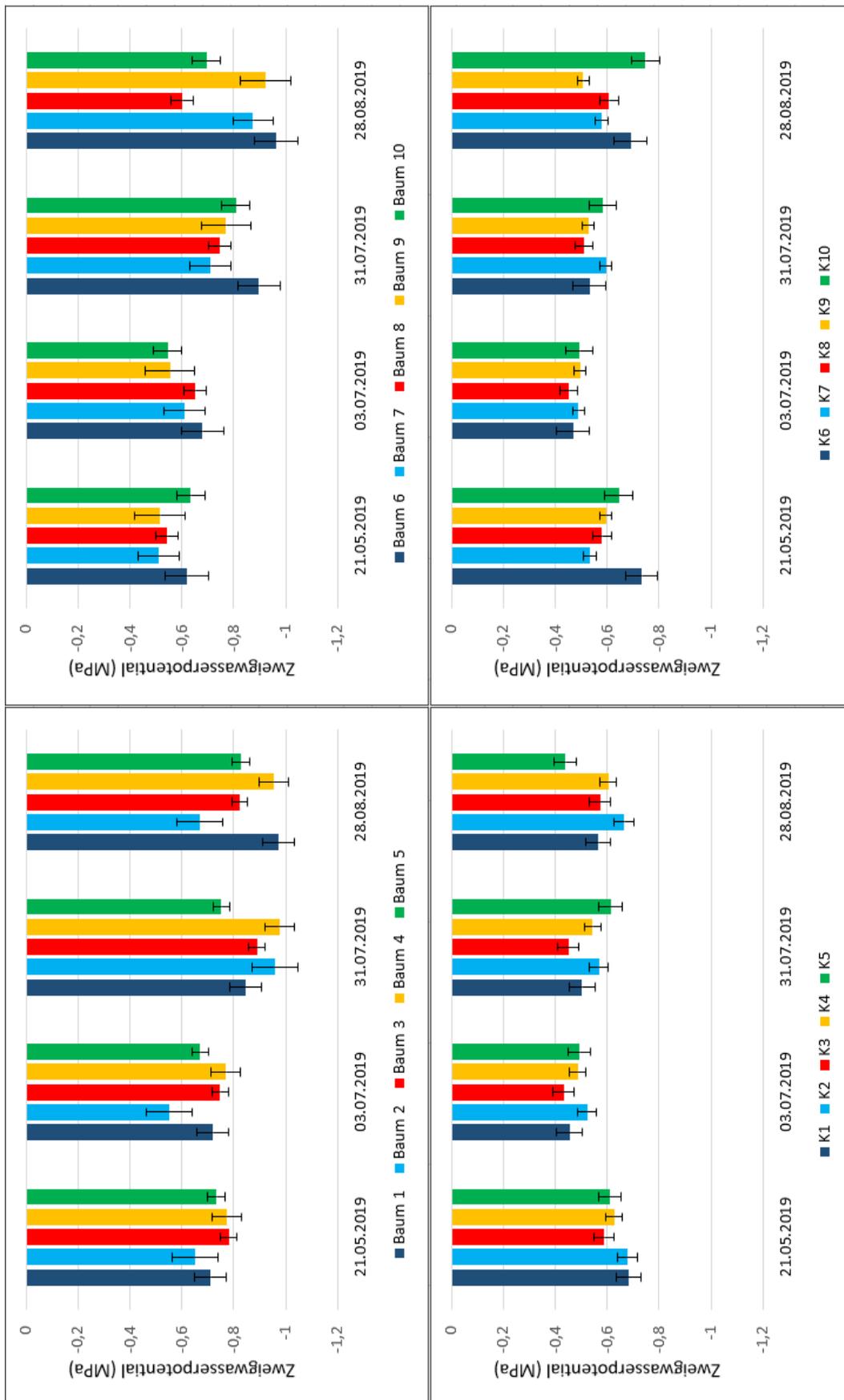


Abbildung 13: Dämmerungszweigwasserpotential: Mittelwert und Standardfehler in MPa pro Einzelbaum (1 bis 10: abgedeckte Fichten, K1 bis K10: Kontroll-Fichten; vier Messungen pro Einzelbaum) und Versuchstermin

Pro Versuchsbaum und Termin wurde die Messung des Zweigwasserpotentials an vier Zweigen durchgeführt. Die Ergebnisse der wiederholten Messungen pro Baum waren relativ einheitlich (erkennbar an den kleinen Standardfehlern in Abb. 13), was zeigt, dass das Zweigwasserpotential in allen Bereichen der Baumkrone ähnlich ist. Die Wasserversorgung der einzelnen Versuchsbäume war beim ersten Messtermin Ende Mai grundsätzlich sehr gut (Abb. 13 und 15). Die am geringsten negativen Zweigwasserpotentiale und die damit beste Wasserversorgung im Mai wiesen die Versuchsbäume Nr. 7 (-0,51 MPa), 8 (-0,54 MPa), 9 (-0,52 MPa), K3 (-0,59 MPa), K7 (-0,53 MPa), K8 (-0,58 MPa) und K9 (-0,60 MPa) auf.

Die Fichten mit dem verhältnismäßig geringsten Wasserpotential waren die Bäume Nr. 1 (-0,71 MPa), 3 (-0,78 MPa), 4 (-0,77 MPa) sowie 5 und K6 (beide -0,73 MPa). Der Unterschied zwischen Maximal- und Minimalwert des Zweigwasserpotentials der Fichten betrug im Mai 0,27 MPa. Die Position der Fichten auf der Versuchsfläche (unterer bzw. oberer Hangbereich) spielte in Bezug auf die gemessenen Zweigwasserpotentiale im Mai keine Rolle (-0,66 im Vergleich zu -0,62 MPa).

Anfang Juli ist die deutliche Verbesserung im Zweigwasserstatus der Kontrollbäume um im Mittel 0,16 MPa und an den Messergebnissen aller Einzelbäume erkennbar. Das geringste Zweigwasserpotential wurde bei den abgedeckten Bäumen Nr. 1 (-0,72 MPa) 3 (-0,75 MPa) und 4 (-0,77 MPa) gemessen. Zu den am besten wasserversorgten Bäumen zählten Anfang Juli die Fichten K1 (-0,46 MPa), K3 (-0,43 MPa) und K8 (-0,45 MPa). Während dieses Messtermins betrug der Unterschied zwischen Minimal- und Maximalwert des Zweigwasserpotentials der Versuchsbäume 0,34 MPa.

Die Position der Einzelbäume auf der Versuchsfläche (unterer bzw. oberer Hangbereich) hatte im Vergleich zur Messung Ende Mai einen größeren Einfluss: Der Mittelwert des Zweigwasserpotentials der Fichten im oberen Hangbereich betrug -0,52 MPa, jener bei den Bäumen am Unterhang hingegen -0,62 MPa. Ende Juli konnte ein signifikanter Unterschied im Zweigwasserpotential zwischen abgedeckten Fichten und Kontrollbäumen festgestellt werden. Zudem waren die abgedeckten Bäume zu diesem Zeitpunkt deutlich gestresster als bei der vorigen Messung Anfang Juli. Die Differenz zwischen Minimal- und Maximalwert im Wasserstatus der untersuchten Fichten betrug Ende Juli 0,52 MPa.

Am besten wasserversorgt waren die Versuchsbäume K3 (-0,45 MPa) und K8 (-0,51 MPa). Das geringste Zweigwasserpotential wurde bei den Versuchsbäumen Nr. 2 (-0,96 MPa) und 4 (-0,98 MPa) festgestellt. Die trotz Abdeckung vergleichsweise weniger gestressten Fichten, die Bäume Nr. 7 (-0,71 MPa), 8 bzw. 5 (beide -0,75 MPa) und 9 (-0,77 MPa) waren zu diesem Zeitpunkt schlechter wasserversorgt als die Kontrollbäume mit den verhältnismäßig geringsten Zweigwasserpotentialen (K5 mit -0,61 MPa und K7 mit -0,60 MPa). Die Fichten im unteren Hangbereich hatten Ende Juli ein mittleres Dämmerungszweigwasserpotential von -0,78 MPa. Bei den Bäumen im Oberhangbereich ergab sich ein durchschnittliches Zweigwasserpotential von -0,63 MPa (Abb. 15).

Den vergleichsweise ungünstigsten Wasserstatus wiesen Ende August die abgedeckten Fichten Nr. 1 (-0,97 MPa), 4 (-0,95 MPa), 6 (-0,96 MPa) und 9 (-0,92 MPa) auf, die am besten wasserversorgten Individuen waren die Kontrollbäume K5 (-0,44 MPa) und K9 (-0,51 MPa). Das Zweigwasserpotential von Baum 10 erhöhte sich innerhalb von einem Monat von -0,90 auf -0,70 MPa, von Baum K5 von -0,61 auf -0,44 MPa. Die Differenz zwischen den gemessenen Minimal- und Maximalwerten der Einzelbäume betrug am 27. August 0,53 MPa.

Das mittlere Zweigwasserpotential in Abhängigkeit von der Position der Bäume am Versuchstandort zeigte keine Veränderung im Vergleich zum Vortermin, mit im Mittel -0,78 MPa für die Versuchsbäume im unteren Hangbereich und im Mittel -0,67 MPa für die Fichten am oberen Hangbereich (Abb. 15).

Die Ergebnisse der einfaktoriellen Varianzanalyse mit den Mittelwerten der Zweigwasserpotential-Messungen beider Varianten zeigen (Abb. 12), dass am 21. Mai 2019 kein signifikanter Unterschied festgestellt werden konnte ($p=0,611$). Bei allen anderen Terminen (3. Und 31. Juli bzw. 28. August 2019) zeigten die Ergebnisse hingegen einen signifikanten Unterschied zwischen abgedeckten Versuchsbäumen und Kontroll-Fichten ($p<0,05$).

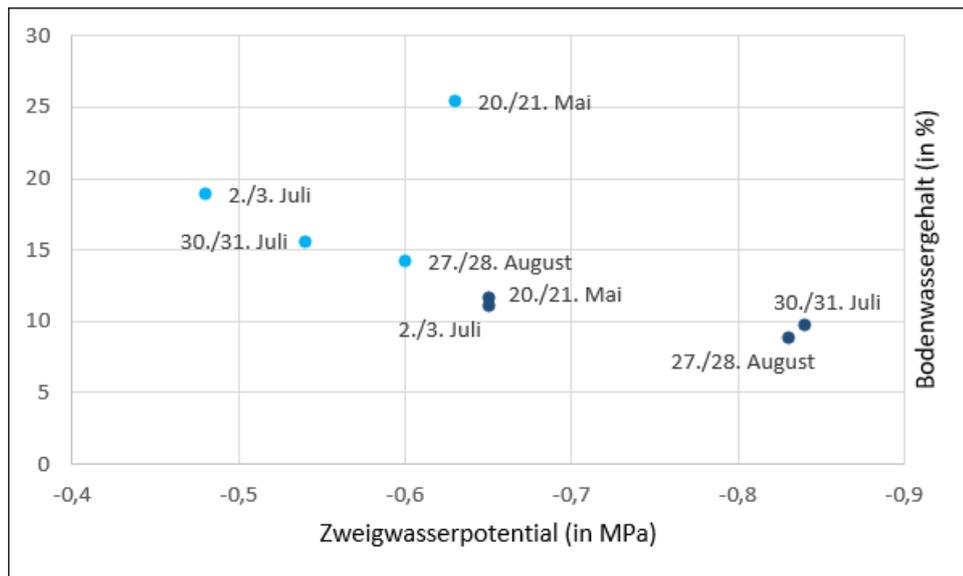


Abbildung 14: Zusammenhang zwischen durchschnittlichem volumetrischen Bodenwassergehalt und Zweigwasserpotential an 4 Messterminen (20./21. Mai, 2./3. Juli, 30./31. Juli und 27./28. August) bei beiden Versuchsvarianten (dunkelblau – abgedeckte Fichten, hellblau – Kontroll-Fichten)

Abbildung 14 verdeutlicht den Zusammenhang zwischen dem volumetrischen Bodenwassergehalt und dem Zweigwasserpotential beider Versuchsvarianten (abgedeckte Fichten und Kontroll-Fichten) an vier Versuchsterminen. Die Grafik zeigt, dass die Kontrollbäume im Mittel sowohl höhere Zweigwasserpotentiale als auch höhere Bodenwassergehalte aufwiesen als abgedeckte Fichten.

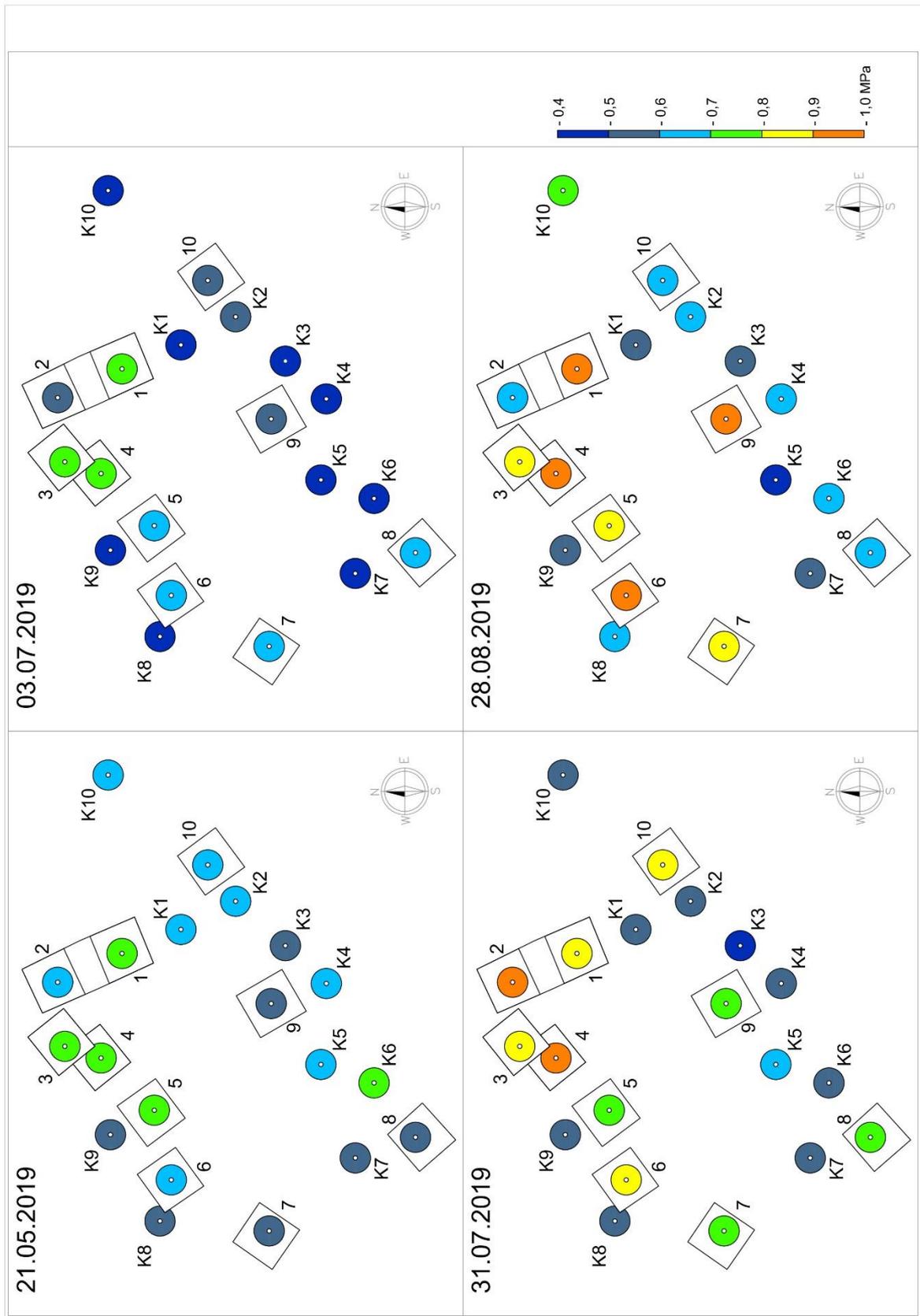


Abbildung 15: Dämmerungszweigwasserpotential (Angaben in MPa) der 20 Versuchsbäume (1 bis 10: abgedeckte Fichten, K1 bis K10: Kontroll-Fichten) an 4 Messterminen im Grundriss der Versuchsfäche dargestellt

3.4 Relativer Wassergehalt

Abbildung 16 zeigt die Mittelwerte der Messergebnisse des relativen Wassergehaltes der Zweige pro Variante und Messtermin. Die Probenentnahmen auf der Versuchsfläche fanden am 21. Mai, 3. und 31. Juli bzw. 28. August statt, an den gleichen Tagen wie die Messung des Zweigwasserpotentials vor Ort.

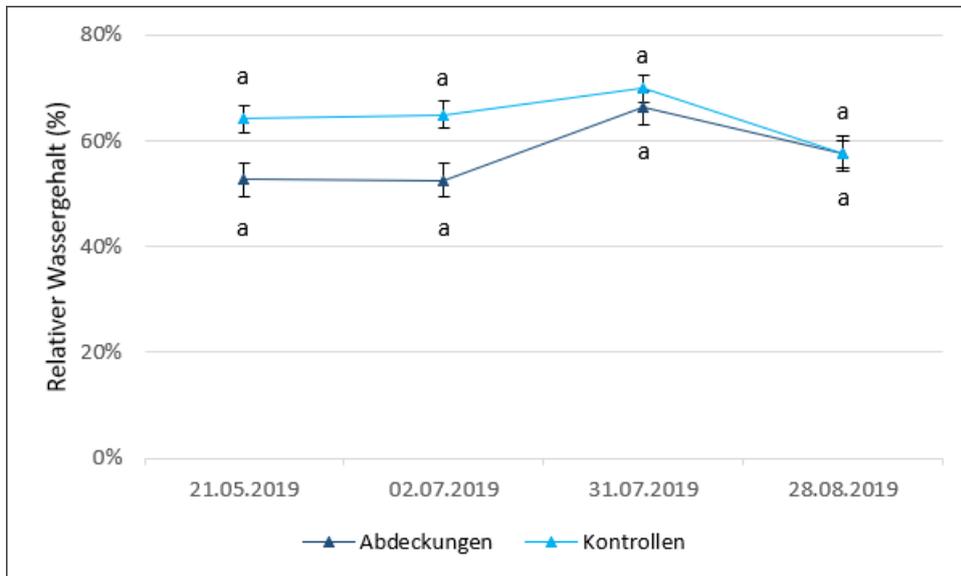


Abbildung 16: Relativer Wassergehalt der Zweige: Mittelwerte und Standardfehler der Messergebnisse in Prozent pro Variante (Abdeckungen und Kontrollen mit je 10 Versuchsbäumen) und Messtermin (pro Messtermin wurden vier Zweige jedes Versuchsbauums untersucht); a = kein signifikanter Unterschied ($p > 0,05$), b* = signifikanter Unterschied ($p < 0,05$), b** = hochsignifikanter Unterschied ($p < 0,01$)

Der mittlere relative Wassergehalt der Zweige der Kontrollbäume war Ende Mai und Anfang Juli höher als jener der abgedeckten Versuchsbäume. Der Unterschied im relativen Wassergehalt zwischen den Varianten war am 2. Juli beinahe signifikant ($p = 0,05$). Dieser Trend setzte sich jedoch nicht fort. Die Mittelwerte der beiden Varianten unterschieden sich Ende Juli und Ende August kaum voneinander.

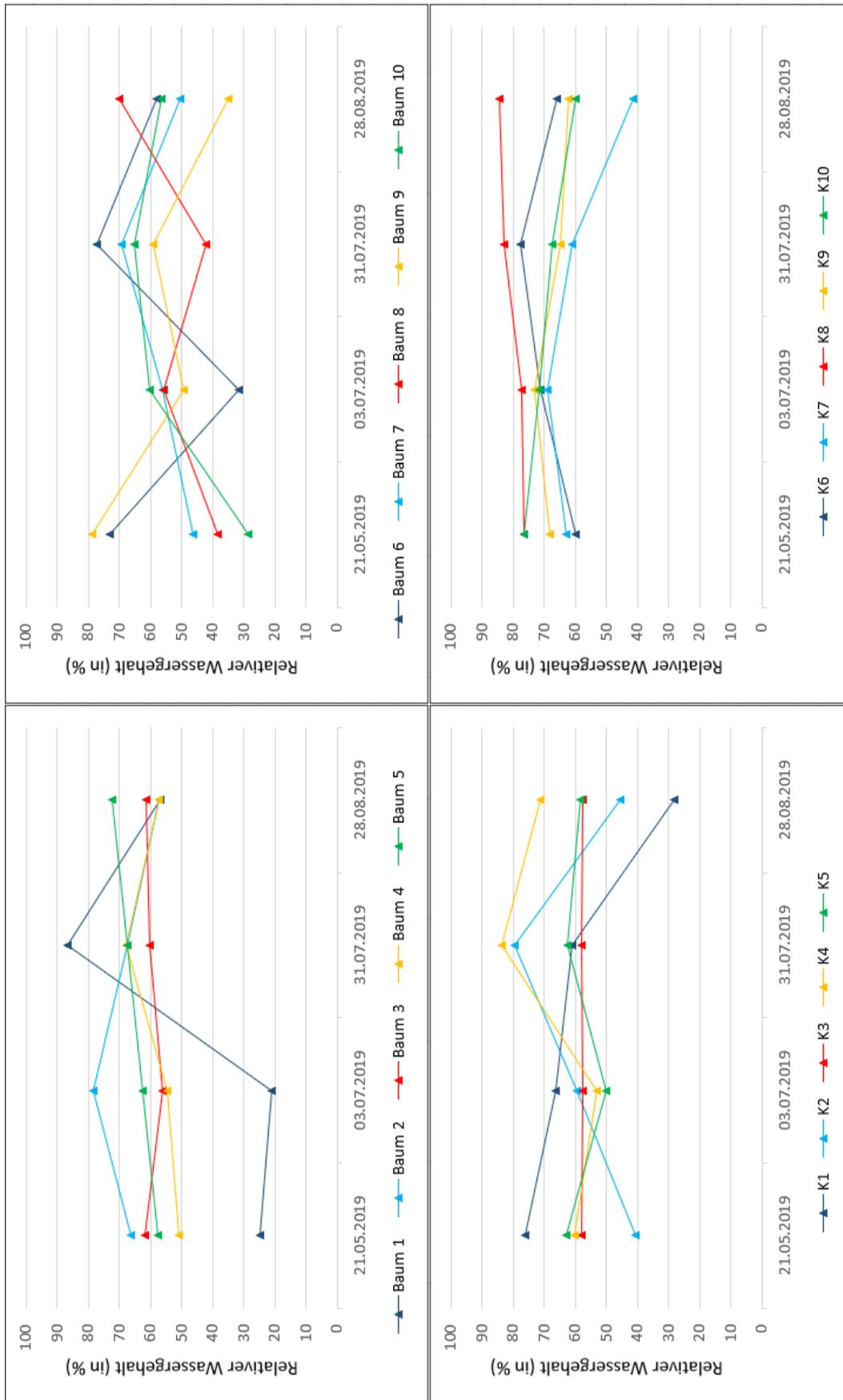


Abbildung 17: Relativer Wassergehalt der Zweige – Mittelwert in Prozent pro Einzelbaum (Bäume 1 bis 10: abgedeckte Fichten, Bäume K1 bis K10: Kontroll-Fichten) und Versuchstermin

Abbildungen 17 und 18 zeigen die Ergebnisse des relativen Wassergehalts der Zweige aller Versuchsbäume von insgesamt vier Messungen während des Untersuchungszeitraums, die insgesamt sehr heterogen ausfielen. Besonders bei Baum Nr. 1 waren die Schwankungen im relativen Wassergehalt sehr groß, mit 21,0% und 86,9% an den beiden Juliterminen und 57% im August. Auch bei Baum Nr. 6 waren die Messergebnisse sehr uneinheitlich. Der relative Wassergehalt der Zweige dieses Versuchsbaums betrug am 21. Mai 73% und sank bis zur ersten Messung im Juli auf 31,5%. Ende Juli stieg der gemessene Wert erneut auf 77,1%, um im August wieder auf 58,1% zu fallen. Ebenso wurden bei den Kontrollbäumen starke Schwankungen der Messergebnisse im Saisonverlauf festgestellt. Der relative Wassergehalt von Fichte K1 sank beispielsweise von Mai bis August von 76,1% auf 28,1%. Bei Baum K2 stieg der Wert von 40,8% (Mai) auf 79,6% Anfang Juli an und sank im August erneut auf 45,4% ab. Jener Baum, bei dem der gemessene Parameter stets konstant blieb, war K3. Über den Untersuchungszeitraum veränderten sich die Werte von Mai (57,89%) bis August (57,55%) fast nicht.

Abbildung 17 verdeutlicht, wie stark die Werte des relativen Wassergehalts der Zweige bei bestimmten Versuchsbäumen im Versuchszeitraum schwankten. Zwischen den Varianten sind jedoch keine auffälligen Unterschiede im Saisonverlauf bemerkbar.

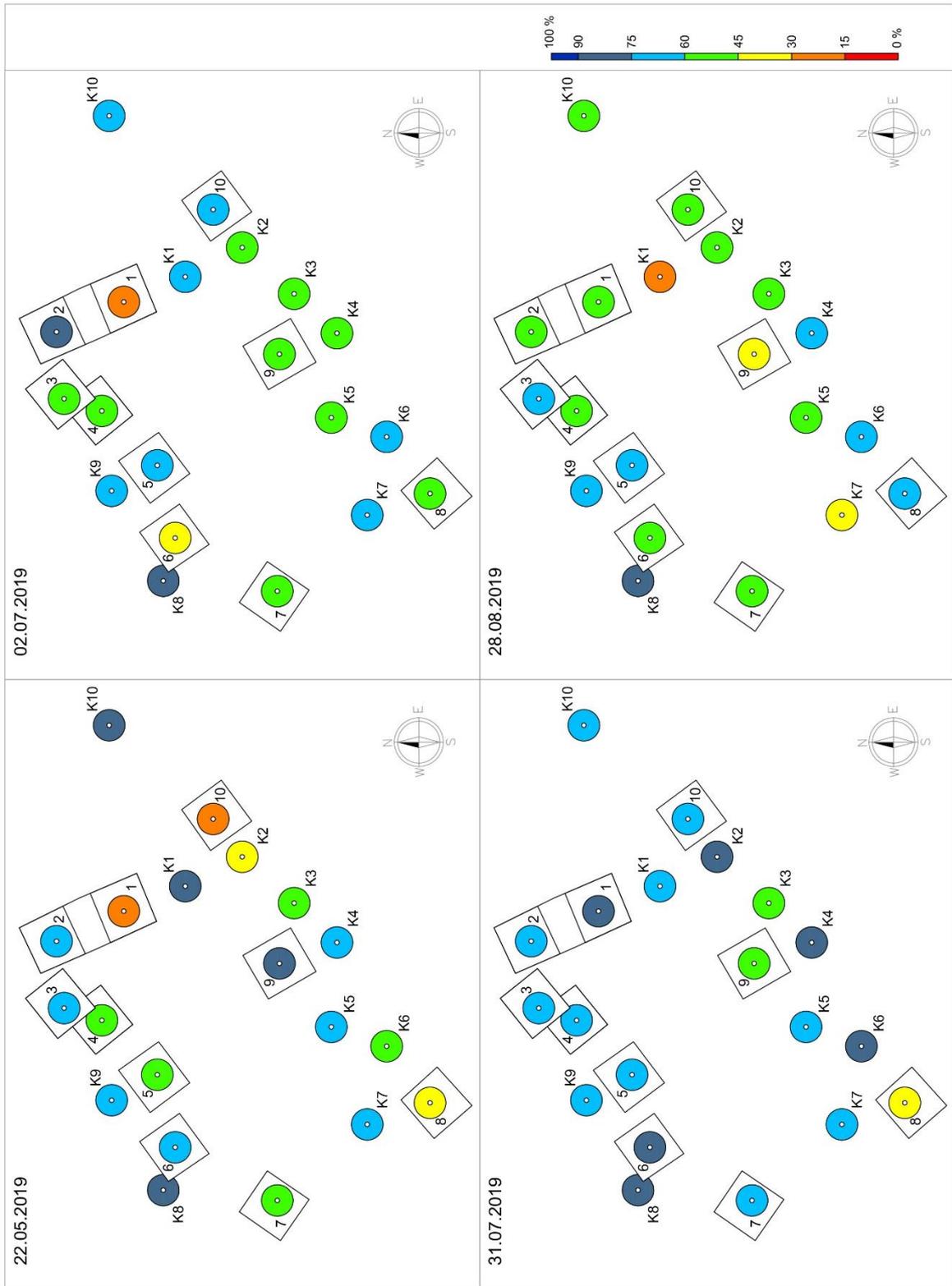


Abbildung 18: Relativer Wassergehalt der Zweige (Angaben in Prozent) der Versuchsbäume (Bäume 1 bis 10: abgedeckte Fichten; Bäume K1 bis K10: Kontroll-Fichten) an 4 Messterminen - im Grundriss der Versuchsfläche dargestellt

3.5 Harzfluss

Abbildung 19 zeigt den Mittelwert des gemessenen Harzflusses beider Varianten und den Verlauf der Lufttemperatur auf der Versuchsfläche während der Harzflussmessungen (Tagesmittelwerte vom 21. Mai, 3. und 31. Juli bzw. 28. August 2019). Im Mai waren die Harzflussraten sehr gering, ebenso wie die Lufttemperatur. Der Mittelwert der abgedeckten Fichten betrug 8,8 mm³ Harz / h, das Mittel der Kontrollbäume hingegen 4,2 mm³ Harz / h. Mit Zunahme der Lufttemperatur stiegen die Harzflussraten bei den nachfolgenden Terminen deutlich an. Die abgedeckten Bäume gaben im Juni im Mittel 25,9 mm³ Harz / h ab, die Kontrollbäume 21,2 mm³ Harz / h. Auch nach der ersten Messung im Juli waren die Harzflussraten der abgedeckten Fichten höher als die der Kontrollbäume (37,0 und 25,1 mm³ Harz / h).

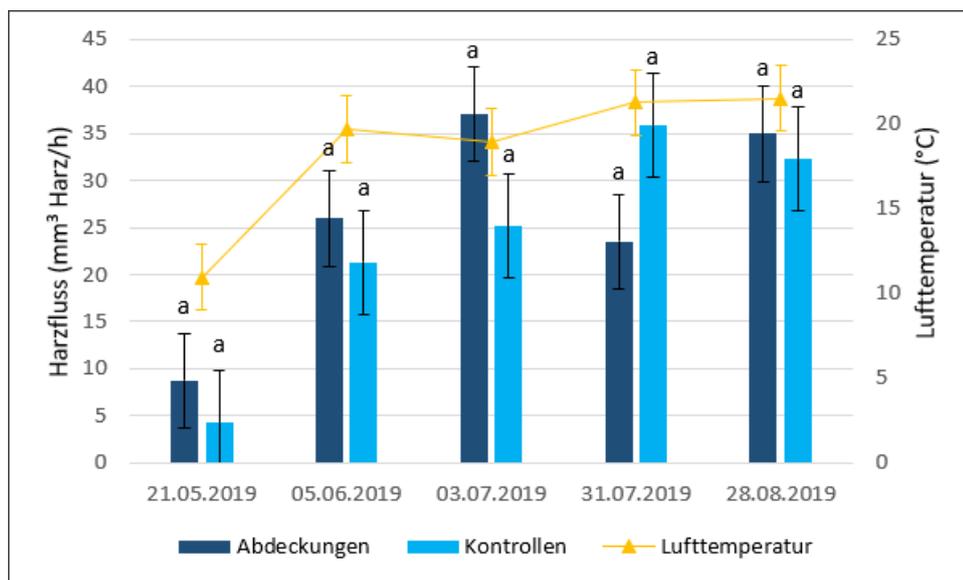


Abbildung 19: Harzfluss (in mm³ Harz pro Stunde): Mittelwerte und Standardfehler der Ergebnisse von abgedeckten Bäumen und Kontrollen (je 10 Versuchsbäume) an allen Messterminen (21. Mai / 5. Juni / 3. Juli / 31. Juli / 28. August 2019); a = kein signifikanter Unterschied ($p > 0,05$)

Nur Ende Juli war der Harzfluss der abgedeckten Bäume geringer als bei den Kontrollbäumen (23,5 im Vergleich zu 35,8 mm³ Harz / h). Am 28. August unterschieden sich die mittleren Harzflussraten zwischen den Versuchsvarianten minimal voneinander (abgedeckte Fichten 35 mm³ Harz / h, Kontrollbäume 32,3 mm³ Harz / h).

Abbildung 20 zeigt die Harzflussraten der einzelnen Versuchsbäume an allen fünf Messterminen. Auffällig ist, dass der Parameter stark baumabhängig und deshalb äußerst heterogen ist. Die Ergebnisse des Messtermins am 21. Mai zeigen bei allen Bäumen eine niedrige Harzflussrate. Im Vergleich zu der ersten Messung steigt die Harzflussrate während des Termins am 5. Juni bei allen Fichten an. Auch die Ergebnisse der ersten Juli-Messung zeigen, dass der Harzfluss sich bei beinahe allen Bäumen weiter erhöht hat. Lediglich bei den Probebäumen 8, K1, K5 und K7 waren die Werte niedriger als bei der Messung im Juni. Ende Juli waren die Harzflussraten bei den abgedeckten Fichten tendenziell niedriger als bei den Terminen davor. Lediglich bei den Bäumen 2 und 5 konnte ein höherer Wert festgestellt werden.

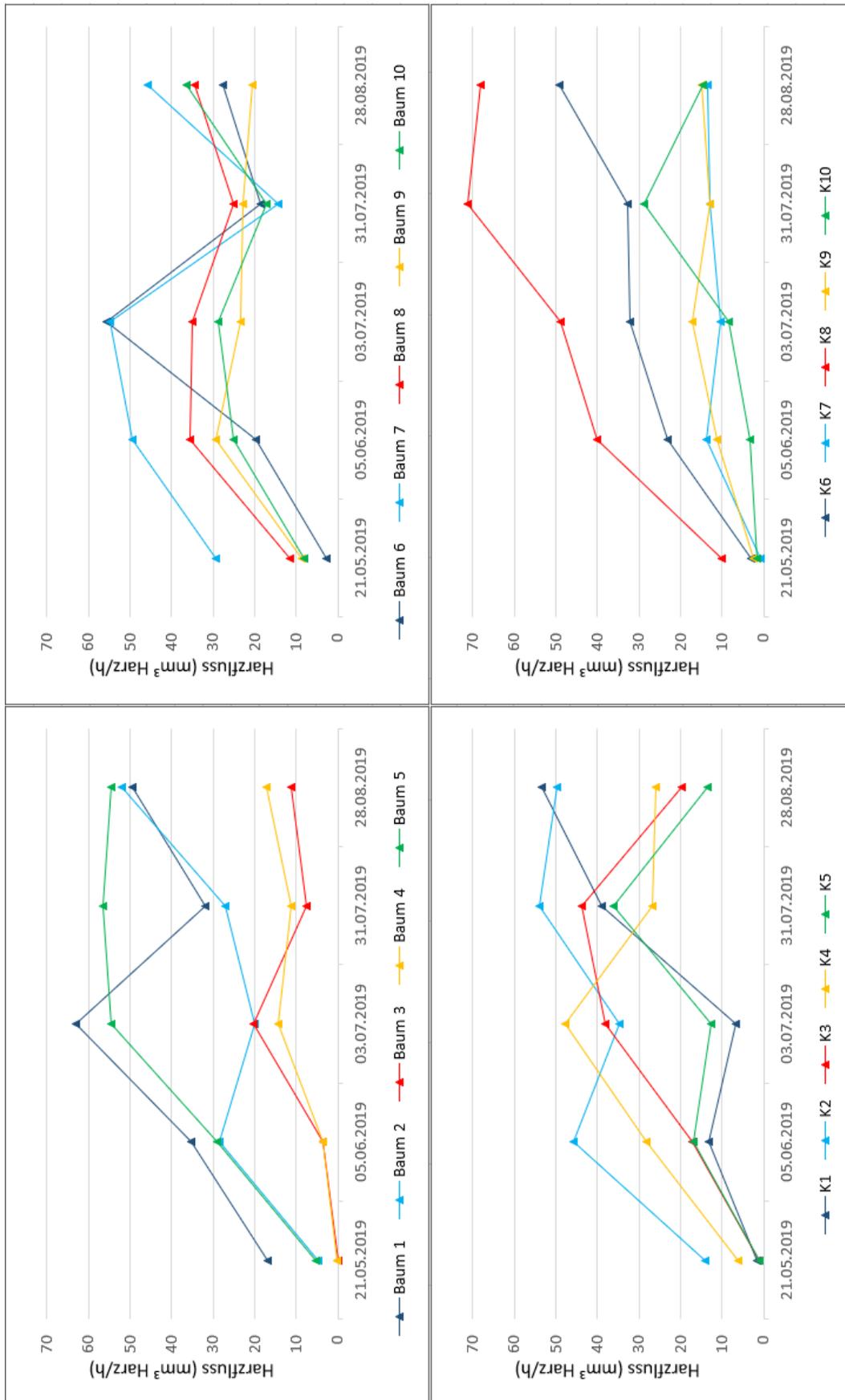


Abbildung 20: Harzflussraten (Angaben in $\text{mm}^3 \text{ Harz} / \text{Stunde}$) aller 20 Versuchsbäume (Bäume 1 bis 10: abgedeckte Fichten, Bäume K1 bis K10: Kontroll-Fichten) im Saisonverlauf; Messungen am: 21.05. / 05.06. / 03.07. / 31.07. / 28.08.2019

Bei allen 20 Versuchsbäumen wurden pro Termin zwei Messungen durchgeführt, eine nordöstlich (straßenseitig), die andere südwestlich ausgerichtet (waldseitig) (Abb. 21). In der Grundrissdarstellung ist gut ersichtlich, dass die Bäume 3, 4, K7, K9 und K10 am 5. Juni auffällig niedrige Harzflussraten aufwiesen, während die Versuchsbäume 7, 8, K2 und K8 sehr viel Harz abgaben. Die Lage der Versuchsbäume wirkte sich nicht auf die Harzflussraten aus. Auch benachbarte Fichten, egal ob abgedeckte oder Kontrollen, hangabwärts oder am Oberhang, wiesen sehr unterschiedliche Harzflussraten auf.

Anfang Juli waren die Harzflussraten bei den abgedeckten Bäumen 1, 5, 6 und 7 besonders hoch. Bei den Kontrollen war die Harzflussrate hingegen bei den Bäumen K2, K3, K4 und K8 vergleichsweise hoch. Sehr niedrige Harzflussraten wurden hingegen an den Versuchsbäumen 4, K1, K5, K7 und K10 gemessen. Starke Unterschiede im Vergleich zu den Ergebnissen am 3. Juli sind bei den Bäumen 1, 6, 7, K1 und K5 zu erkennen. Bei den Fichten 5, 9, K6 und K7 hat sich die Harzflussrate im Vergleich zu der vorherigen Messung kaum verändert.

Am 31. Juli wurden die höchsten Werte bei den Fichten 5, K2, K3 und K8 gemessen. Die Harzflussraten waren hingegen bei den Bäumen 3, 4 und K9 am geringsten. Am 28. August wiesen die Fichten 2, 5, 10, K1 und K8 den stärksten Harzfluss auf. Jene Bäume, die die niedrigste Harzflussrate hatten, waren die Fichten 3, 4, K5, K7 und K9. Die Grundrissdarstellung zeigt, dass die Bäume im unteren Hangbereich einen geringeren Harzfluss als jene am Oberhang aufwiesen.

Die Ergebnisse der einfaktoriellen Varianzanalysen, die mit den Mittelwerten des Harzflusses beider Varianten berechnet wurde, zeigen, dass zwischen den Varianten bei allen fünf Messungen kein statistisch signifikanter Unterschied besteht. Bei allen Ergebnissen ist die Nullhypothese verworfen worden ($p > 0,05$, Abb. 19).

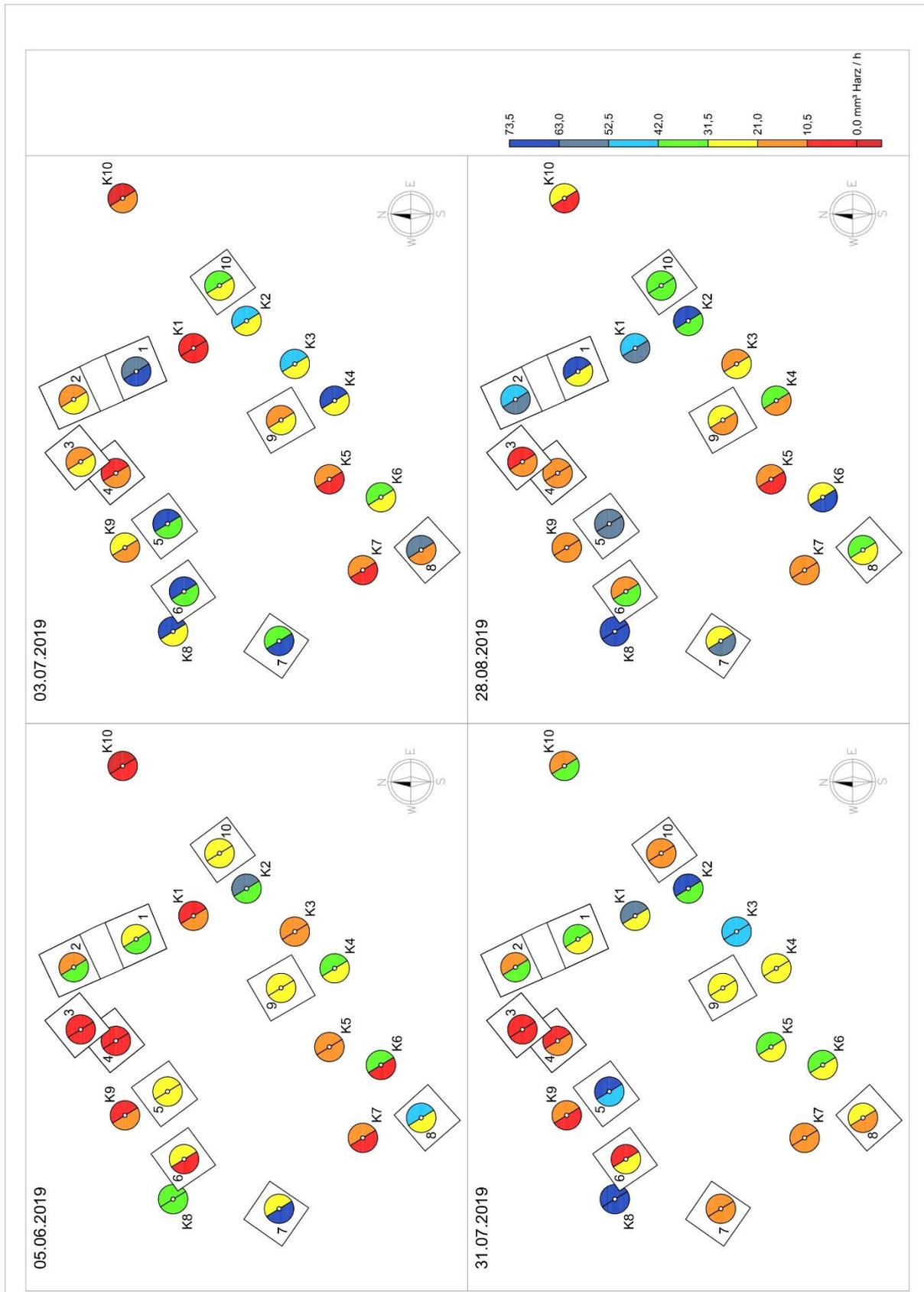


Abbildung 21: Harzflussraten (Angaben in mm³ Harz / Stunde) aller 20 Versuchsbäume (Bäume 1 bis 10: abgedeckte Fichten, Bäume K1 bis K10: Kontroll-Fichten) an 4 Messterminen im Grundriss der Versuchsfläche dargestellt; 2 Messungen pro Baum - straßenseitig (NO) und waldseitig (SW)

3.6 Befallsversuche

3.6.1 Aufenthalt der Käfer bei der Kontrolle der Befallsexperimente

Abbildung 22 zeigt die Summe aller gefundenen Käfer und deren Aufenthaltsort zum Zeitpunkt der Wiederabnahme der Befalls-Boxen, abzüglich der Individuen, die sich bei Versuchsbäumen eingebohrt haben oder auf deren Rinde saßen. Die Gesamtzahl der angesetzten Borkenkäfer variierte bei den meisten Messterminen. Ursprünglich sollten bei jedem Befallsversuch pro Versuchsbäum 20 Käfer angesetzt werden. Da aber nicht immer 400 Borkenkäfer vor jedem Termin in der Käferzucht der Universität für Bodenkultur Wien eingesammelt werden konnten, kommt es zu unterschiedlichen Zahlen.

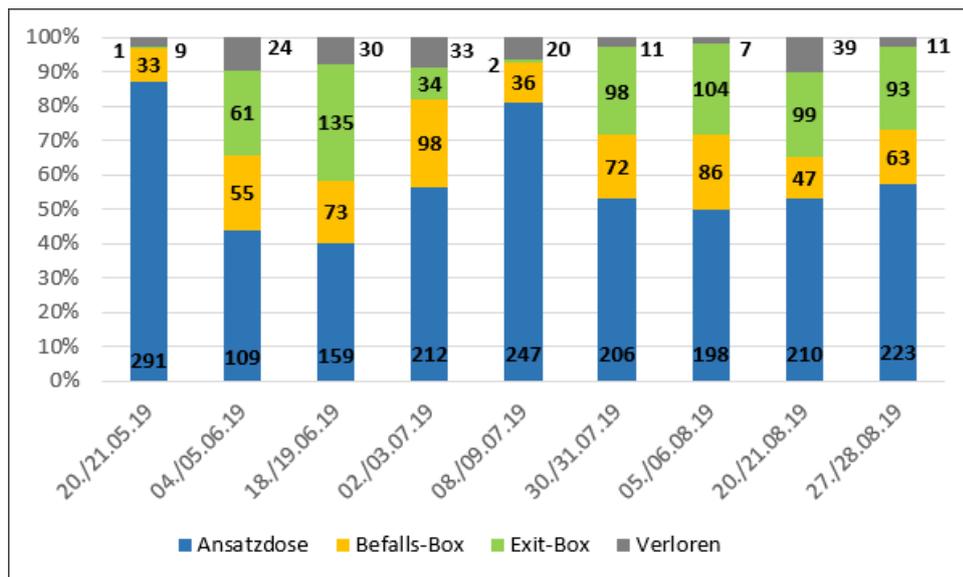


Abbildung 22: Über alle Bäume zusammengefasste Verteilung des Aufenthalts der Käfer in den verschiedenen Teilen der Befalls-Box bzw. Anzahl nicht wiedergefundener Käfer (ohne Einbohrungen oder Bohrversuche) im Saisonverlauf (die Gesamtzahl an angesetzten Käfern war bei jedem Messtermin unterschiedlich: 361 am 20./21. Mai; 260 am 4./5. Juni; 403 am 18./19. Juni; 400 am 2./3. Juli; 319 am 8./9. Juli; 400 am 30./31. Juli; 400 am 5./6. August; 401 am 20./21. August; 400 am 27./28. August)

Beim ersten Ansatzversuch am 21. Mai befanden sich in Summe 291 Borkenkäfer (80,6%) in den Ansatzdosen – die höchste Anzahl während des gesamten Zeitraums. 33 Käfer kletterten in die Befalls-Box und nur ein Individuum befand sich in der Exit-Box. Während des ersten Befallsversuchs gingen 9 Käfer verloren. Beim Ansatzversuch am 4./5. Juni blieben im Vergleich zum ersten Termin deutlich weniger Insekten in den Ansatzgefäßen. Auffällig ist, dass im Juli wieder mehr Borkenkäfer in den Ansatzdosen verharrt sind. Am 20./21. August sind die meisten Individuen verlorengegangen. Der letzte Ansatzversuch fand am 27./28. August statt.

3.6.2 Einbohrverhalten der Käfer

Beim ersten Ansatzversuch am 20./21. Mai wurden in Summe 27 Käfer auf der Rinde der Bäume (jener Bereich, an dem die Box angebracht war) abgesammelt (Abb. 23). Bohrungen oder Bohrversuche wurden nicht festgestellt. Beim Befallsversuch am 4./5. Juni wurden deutlich weniger Käfer auf der Rinde gefunden (11) und eine erfolgreiche Bohrung und 4 Bohrversuche entdeckt. Auffällig ist, dass beim Befallsexperiment Anfang Juli die Käferaktivität im Hinblick auf Bohrungen und Bohrversuche deutlich zugenommen hat. In Summe kam es während dieses Ansatzversuchs zu 25 Bohrungen durch *I. typographus*, wobei die Bäume 21 davon abwehren konnten. 4 Einbohrungen waren erfolgreich. Am 8./9. Juli wurden 9 Bohrungen festgestellt, wobei die Versuchsbäume acht davon erfolgreich abwehren konnten. Von Ende Juli bis Ende August gab es bei jedem Termin Einbohrungen, die von den Bäumen erfolgreich abgewehrt wurden. Lediglich ein Angriff während des Experiments am 27./28. August war erfolgreich.

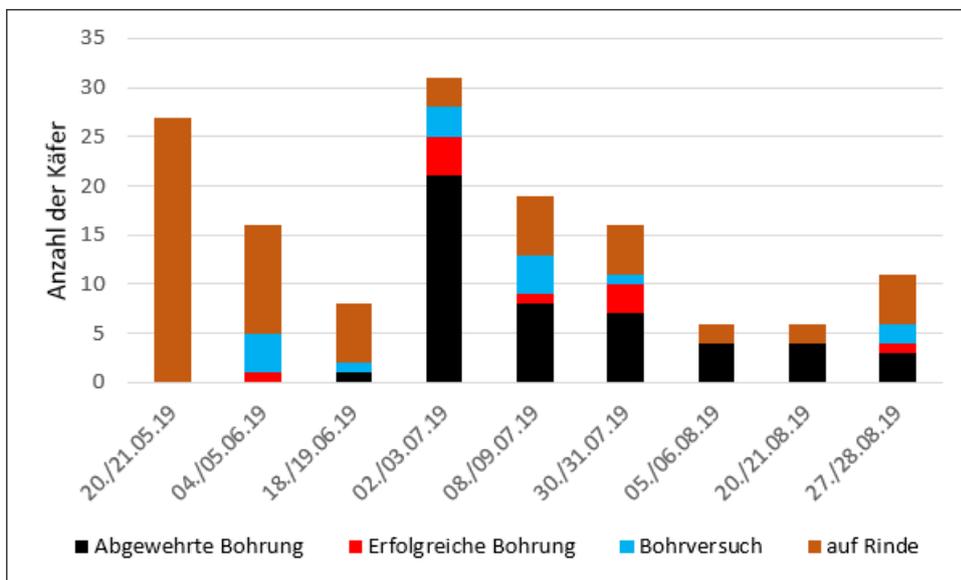


Abbildung 23: Über alle Bäume zusammengefasste Anzahl an abgewehrten (Harzfluss) und erfolgreichen (Bohrmehl, deutliches Loch) Einbohrungen, Bohrversuchen (wenig Bohrmehl, kein deutliches Loch) und Käfern auf der Rinde pro Versuchstermin

3.6.3 Einfluss der Versuchsvariante auf das Einbohrverhalten der Käfer

In Summe wurden an den Kontrollbäumen deutlich mehr Einbohrungen (38) festgestellt als an den abgedeckten Fichten (20; Abb. 24). Davon waren sieben Einbohrungen erfolgreich, an den abgedeckten Versuchsbäumen hingegen nur drei. Die Kontrollbäume wehrten 31 Angriffe durch *I. typographus* mittels Harzfluss ab, das sind 81,6% aller Einbohrungen innerhalb dieser Variante. Die abgedeckten Fichten wehrten 17 oder 85,0% aller Borkenkäferangriffe (20) ab. Laut Exaktem Test nach Fischer gab es keinen signifikanten Einfluss der Varianten auf das Einbohrverhalten der Käfer. Insgesamt wurden von 58 Einbohrungen an allen Versuchsbäumen 82,8% abgewehrt.

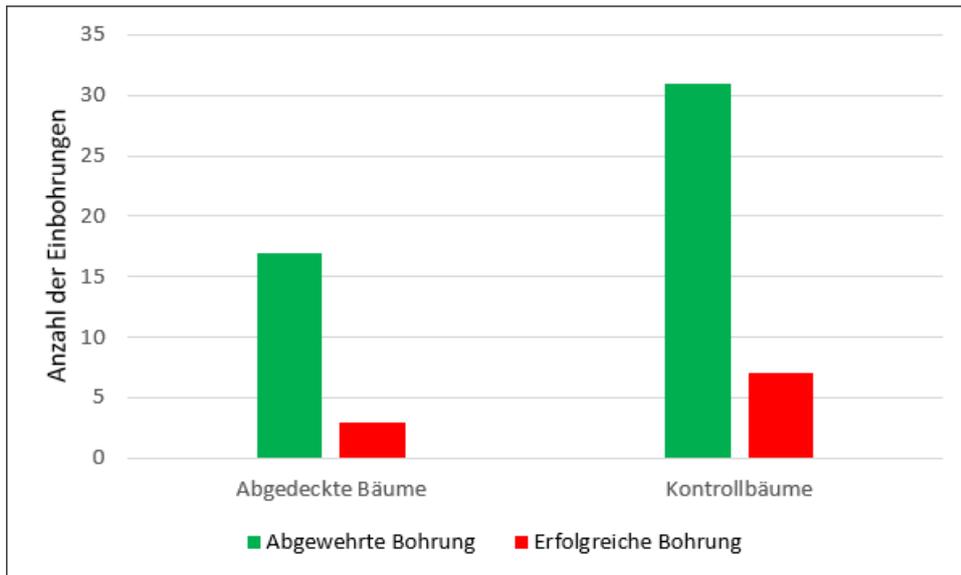


Abbildung 24: Summe aller erfolgreichen und vom Baum mittels Harzfluss abgewehrten Einbohrungen von *Ips typographus* auf der Rindenoberfläche im Bereich der Befalls-Boxen von abgedeckten Fichten und Kontroll-Fichten

3.6.4 Borkenkäfer-Befallsmuster an den Versuchsbäumen

Bei Einzelbaumbetrachtung ist ersichtlich, dass die meisten erfolgreichen Einbohrungen (jeweils 3) an den Kontrollbäumen K3 und K4 erfolgten (Abbildungen 25 und 26). An den Versuchsbäumen 2, 7, 10 und K1 wurde je eine erfolgreiche Einbohrung festgestellt. In Summe wurde an allen Versuchsbäumen 10 erfolgreiche Einbohrungen durch *I. typographus* während des gesamten Untersuchungszeitraums gezählt.

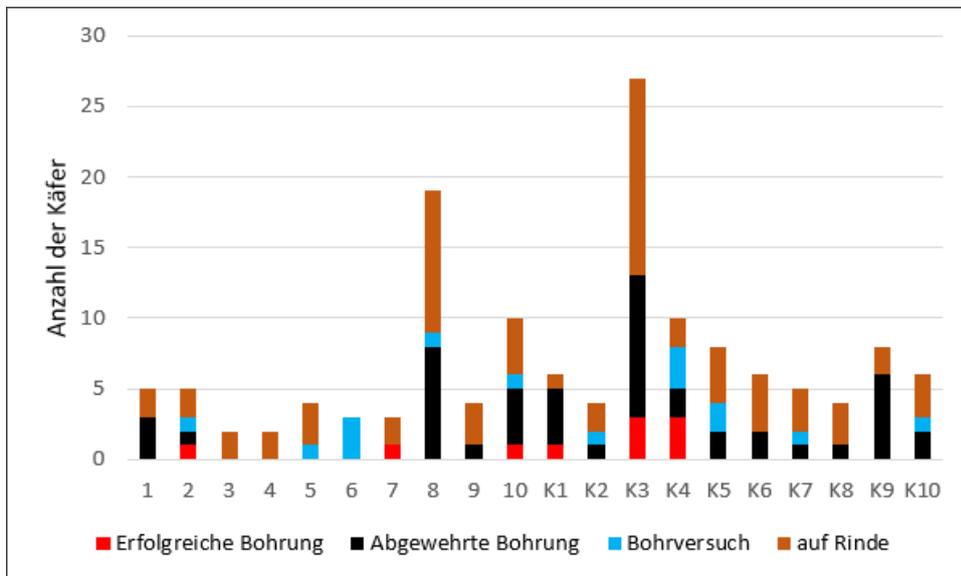


Abbildung 25: Befallsmuster an den einzelnen Versuchsbäumen über alle Ansatzversuche

Der Großteil jener Einbohrungen, die mittels Harzfluss erfolgreich abgewehrt werden konnten, fanden an den Bäumen 8 und K3 statt. Von Baum K3 wurden in Summe 10 Einbohrungen abgewehrt (77,0% aller Angriffe an diesem Baum). Versuchsbaum 8 konnte während des Untersuchungszeitraums insgesamt 8 Angriffe erfolgreich abwehren. Kontrollbaum K9 konnte insgesamt 6 Einbohrungen durch *I. typographus* abwehren. An den Versuchsbäumen 8 und K9 fand keine erfolgreiche Einbohrung statt. An den Fichten 3, 4, 5 und 6 wurden während des Untersuchungszeitraums weder erfolgreiche noch abgewehrte Einbohrungen entdeckt (Abb. 25 und 26).

Das in den Befalls-Boxen gefundene Bohrmehl deutete auf zahlreiche Bohrversuche von Käfern hin, die auch detailliert erfasst wurden. Bei den Fichten 6 und K4 wurden die meisten Bohrversuche pro Baum gezählt, nämlich jeweils 3. Anzeichen für Bohrversuche wurden zudem bei Versuchsbaum 5 gefunden. Im Vergleich dazu fanden an den abgedeckten Fichten 3 und 4 weder Einbohrungen noch Bohrversuche statt. Insgesamt wurden an den 20 Versuchsbäumen 15 Bohrversuche gezählt.

Schließlich wurde zusätzlich zu den gefundenen Bohrlöchern und Bohrversuchen die Anzahl der Borkenkäfer, die sich auf der Rinde der Versuchsbäume befanden, gezählt. Der Großteil an Käfern auf der Rinde wurde an den Fichten 8 und K3 gezählt, jene Bäume mit den meisten Einbohrungen (Abb. 25).

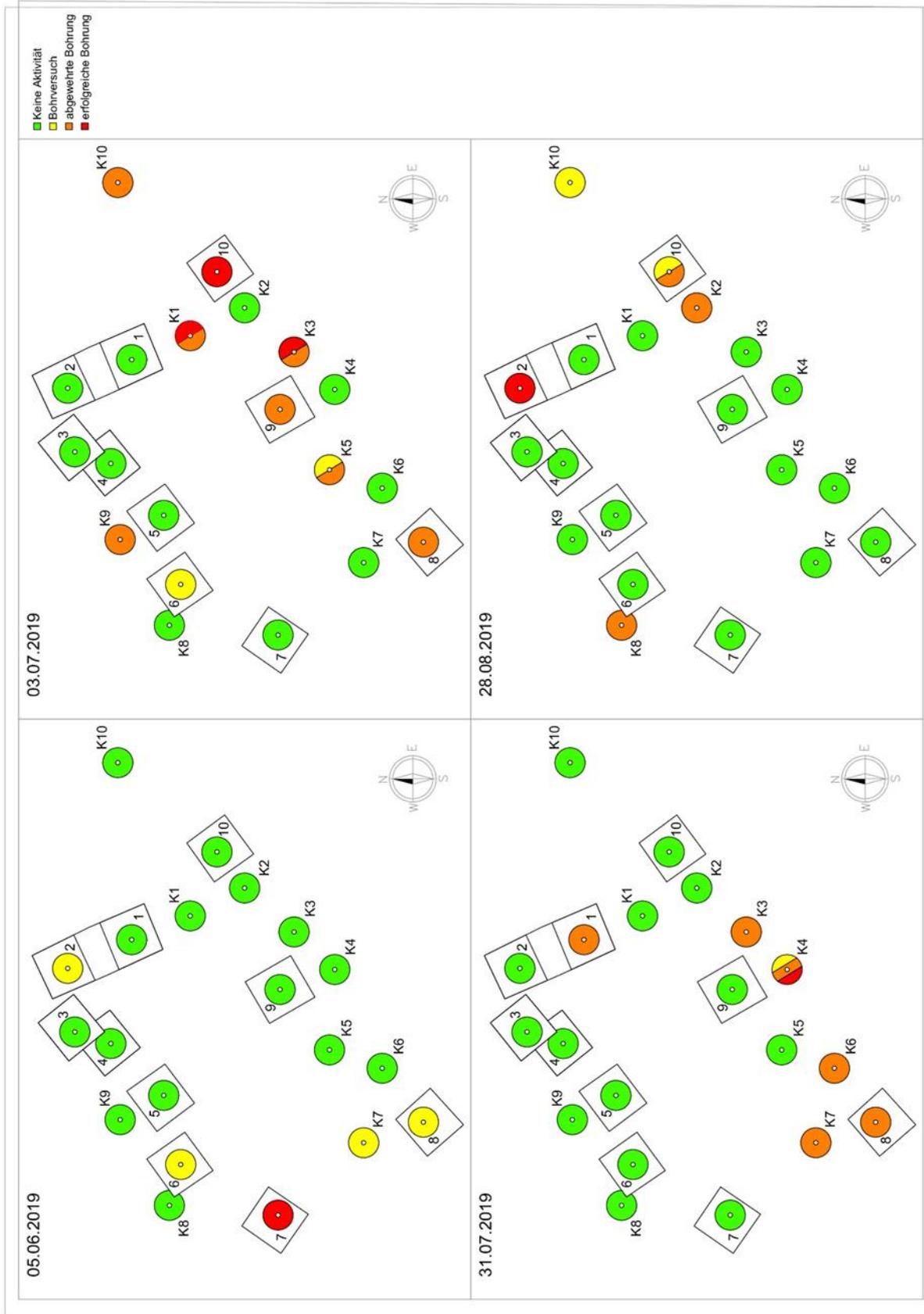


Abbildung 26: Borkenkäfer-Befallsmuster aller Versuchsbäume (Bäume 1 bis 10: abgedeckte Fichten, Bäume K1 bis K10: Kontroll-Fichten) an 4 Terminen im Grundriss der Versuchsfäche

Die Grundrissdarstellungen in Abb. 26 zeigen, dass die Käferaktivität während der Befallsversuche im Oberhangbereich, wo mehr Kontrollbäume standen, deutlich höher war als bei den Fichten im unteren Hangbereich.

3.6.5 Käferaktivität und Einbohrverhalten pro Versuchsbaum

Die Befallsexperimente erbrachten baumindividuelle Ergebnisse bezüglich Käferaktivität und Einbohrverhalten, die in diesem Kapitel dargestellt werden.

Abgedeckte Bäume

Baum 1

Bei Baum 1 (Abb. 27), der sich im höhergelegenen Bereich der zwei Bäume umfassenden Dachkonstruktion im nördlichen Teil der Versuchsfläche befindet, wurden insgesamt 3 Einbohrungen (1,8%) von *I. typographus* beobachtet. Zwei Einbohrungen fanden Ende Juli statt, die dritte am 20./21. August. Sämtliche Angriffe konnten mit Harz abgewehrt werden. Erfolgreiche Bohrungen ohne Harzreaktion des Baumes konnten nicht festgestellt werden, ebenso keine Bohrversuche, bei denen Käfer zu finden waren. Im Juni und August wurde bei der Kontrolle der Befallsversuche jeweils ein Käfer von der Rinde abgesammelt (in Summe 1,2%).

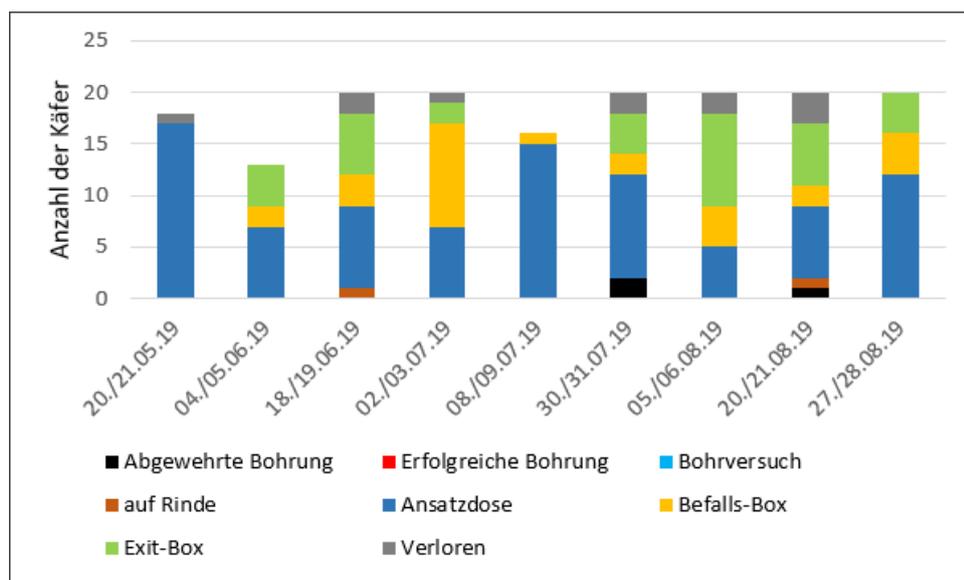


Abbildung 27: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 1

Die meisten Borkenkäfer blieben bei den Versuchen im Mai, am 8./9. Juli und Ende August in der Ansatzdose (jeweils 17, 15 und 12 Käfer). In Summe waren es 88 Individuen (52,7% aller angesetzten Käfer), die nicht in die Befalls-Box geklettert sind. Insgesamt wurden nach allen neun Versuchsterminen 28 Borkenkäfer (16,8%) in der Befalls-Box gezählt. Die größte Anzahl an Käfern in der Befalls-Box wurde Anfang Juli gezählt (10 Stück), wobei der Großteil der Tiere auf dem Rahmen der Befalls-Box saß. Insgesamt wurden 35 Individuen (21,0%) in der Exit-Box gefunden, die meisten Anfang August (9 Käfer). Bei Baum 1 gingen während des Untersuchungszeitraumes insgesamt 11 Borkenkäfer (6,6%) verloren.

Baum 2

Die abgedeckte Fichte Nr. 2 (Abb. 28) befindet sich im Unterhangbereich innerhalb der Dachkonstruktion, die auch Baum 1 umschließt. Von den insgesamt zwei Borkenkäfer-Angriffen (1,2%) konnte der Baum eine abwehren (5./6. August), und eine war erfolgreich (27./28. August). Anfang Juni wurde ein Bohrversuch (0,6%) festgestellt. Zu diesem Zeitpunkt saß auch ein Käfer auf der Rinde, der sich unter der Borke versteckt hatte. Auch am 21. August wurde ein Borkenkäfer von der Rinde abgesammelt. Bei den Befallsversuchen im Mai, am 2./3. Juli und 20./21. August blieb ein Großteil der Käfer in der Ansatzdose (jeweils 16, 16 und 14 Stück).

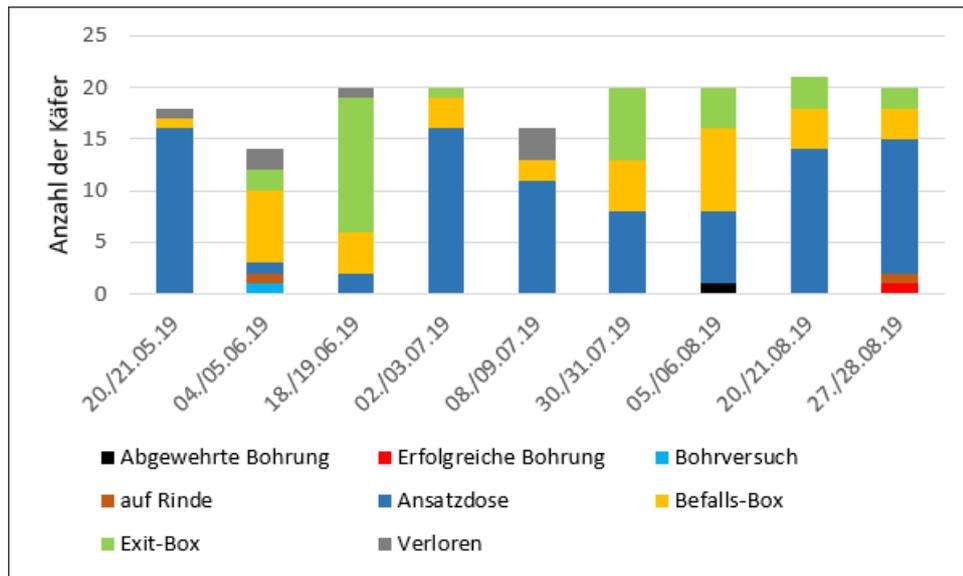


Abbildung 28: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 2

Während des Untersuchungszeitraumes blieben 88 Insekten (52,4%) im Ansatzgefäß. In Summe konnten 37 Käfer (22,0% aller angesetzten Individuen) in der Befalls-Box gezählt werden, die meisten am 7. August. Am 19. Juni befanden sich die meisten Borkenkäfer in der Exit-Box (13 Stück), insgesamt waren es über den gesamten Untersuchungszeitraum 32 Käfer (19,0%). In Summe wurden 7 Borkenkäfer (4,2%) nicht wiedergefunden.

Während des Befallsversuchs am 4./5. Juni wurde ein Bohrversuch von einem Käfer gezählt, der später in der Befalls-Box abgesammelt wurde (daher die Summe 14). Am 20./21. August wurden bei Versuchsbaum 2 in Summe 21 Borkenkäfer in der Ansatzdose platziert.

Baum 3

Bei Baum 3 (Abb. 29), der sich am Unterhang im nördlichen Teil der Versuchsfläche neben Baum 2 befindet, wurden keine Bohrungen oder Bohrversuche festgestellt. Am 9. Juli und am 28. August wurden in Summe zwei Käfer (1,2%) auf der Rinde gefunden. Am inaktivsten waren die Käfer im Mai und Ende August, als die meisten Borkenkäfer (13 und 15 Individuen) in der Ansatzdose blieben. In Summe über alle Ansatzversuche waren es 84 Borkenkäfer (50,3%), die sich nicht aus dem Ansatzgefäß bewegten.

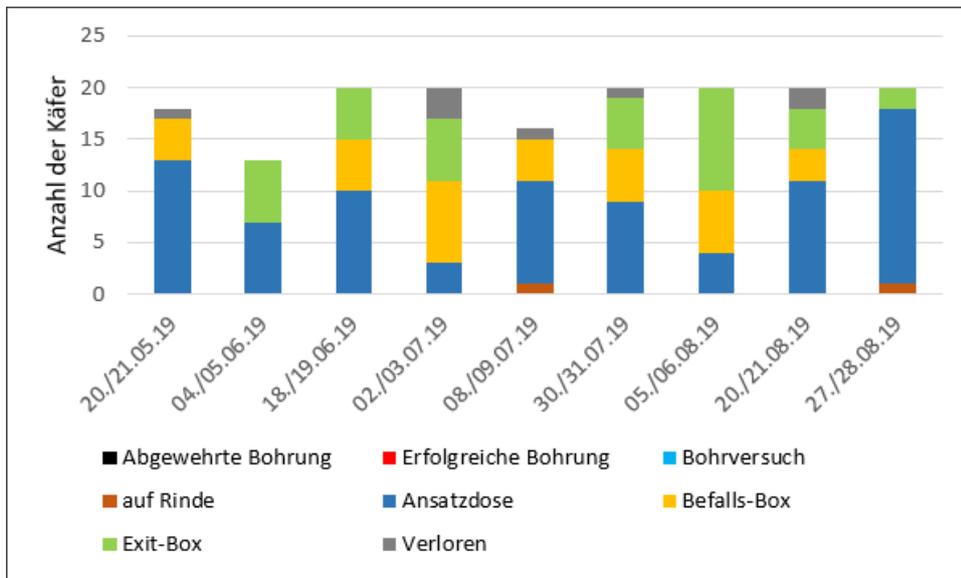


Abbildung 29: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 3

In Summe sind 35 Borkenkäfer (21,0%) in der Befalls-Box gezählt worden, die höchste Anzahl (8 Stück) am 3. Juli. Die meisten Käfer, die in der Befalls-Box gefunden wurden, befanden sich am Holzrahmen. Beim Versuch am 5./6. August kletterten wiederum die meisten Insekten (10 Stück) in die Exit-Box. In Summe wurden in der Exit-Box von Mai bis September 38 Käfer (22,8% aller angesetzten Individuen) gezählt. Während des gesamten Untersuchungszeitraums gingen bei Baum 3 acht Käfer (4,8%) verloren.

Baum 4

An Versuchsbaum 4 (Abb. 30) wurden keine Bohrlöcher oder Bohrversuche festgestellt. Es wurden lediglich 2 Borkenkäfer (1,2%) auf der Rinde gefunden, einer am 19. Juni und ein weiterer am 28. August. Insgesamt sind während der 9 Befallsversuche 106 Käfer (63,5%) in den Ansatzdosen geblieben, die meisten (17 Stück) am 28. August. In Summe wurden 22 Borkenkäfer (13,2%) in der Befalls-Box wiedergefunden, die meisten (5 Stück) Anfang Juli. Am 21. August befanden sich die meisten Individuen in der Exit-Box, in Summe waren es 26 Käfer (15,6%). Bei Baum 4 sind insgesamt 11 Borkenkäfer (6,6%) verloren gegangen.

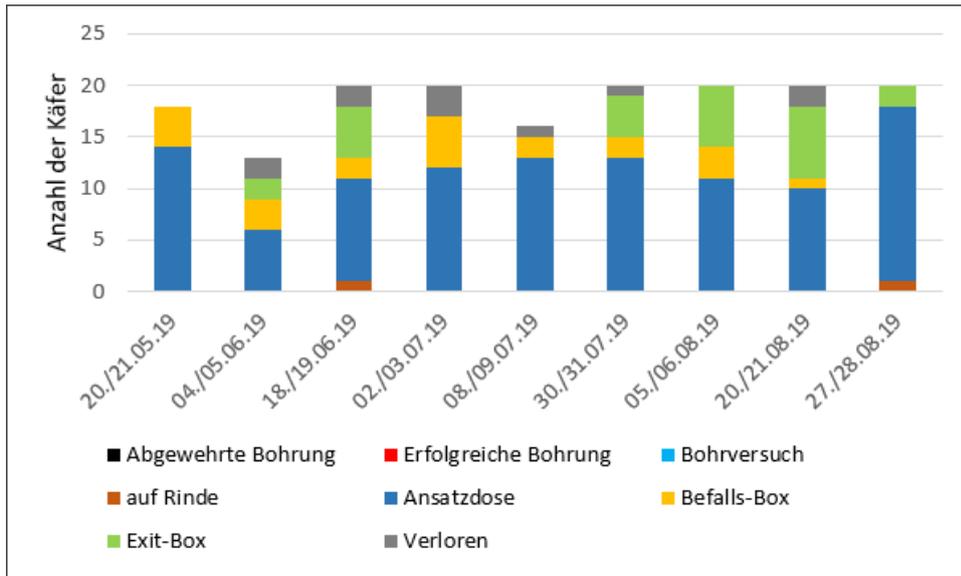


Abbildung 30: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 4

Baum 5

Auch bei Versuchsbaum 5 (Abb. 31) wurden keine Einbohrungen festgestellt. Lediglich ein Bohrversuch wurde am 9. Juli registriert. Im selben Monat wurden insgesamt 3 Borkenkäfer (1,8%) von der Rinde abgesammelt. Während des Untersuchungszeitraumes blieben insgesamt 98 Individuen (58,7%) in den Ansatzgefäßen, die meisten (17 Käfer) beim Kontrolltermin am 21. Mai. In der Befalls-Box von Baum 5 wurden in Summe 20 Borkenkäfer (12,0%) gezählt. Deutlich mehr Insekten kletterten hingegen in die Exit-Box, nämlich 38 (22,8%), die meisten (13 Stück) am 28. August. Während des Untersuchungszeitraumes gingen bei Baum 5 in Summe 8 Borkenkäfer (4,8%) verloren. Während des Befallsversuchs am 8./9. Juli führte ein Käfer, der später von der Rinde abgesammelt wurde, einen Bohrversuch durch (daher die Summe 17).

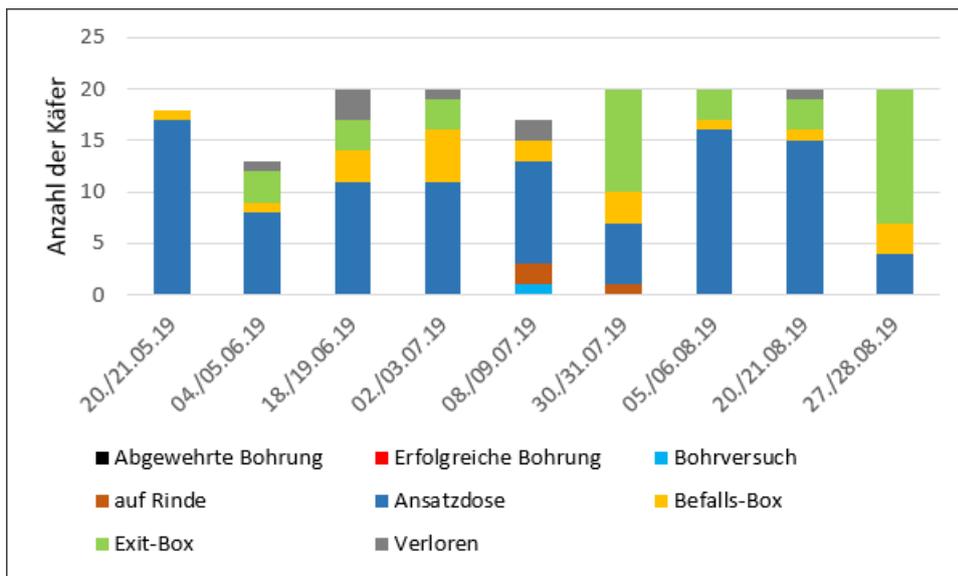


Abbildung 31: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 5

Baum 6

An Baum 6 (Abb. 32), der sich auf derselben Ebene wie die Bäume 3, 4 und 5 im unteren Hangbereich befindet, wurden während des gesamten Untersuchungszeitraumes keine Borkenkäfer-Einbohrungen festgestellt. Es wurden jedoch 3 Bohrversuche (1,8%) mit ausgetretenem Bohrmehl gefunden, einer am 5. Juni und zwei am 3. Juli. Kein einziger Käfer saß auf der Rinde. Dafür verblieben während des gesamten Untersuchungszeitraumes 104 Borkenkäfer (62,3%) in der Ansatzdose. In die Befalls-Box kletterten insgesamt 18 Borkenkäfer (10,8%), in die Exit-Box hingegen 35 Individuen (21,0%). Lediglich am 21. Mai und am 28. August wurden in der Exit-Box keine Käfer gefunden. Insgesamt sind 10 Borkenkäfer (6,0%) verloren gegangen. Während der Ansatzversuche am 4./5. Juni und 2./3. Juli starteten angesetzte Käfer, die später in der Befalls-Box wiedergefunden wurden, einen bzw. zwei Bohrversuche. Aus diesem Grund ist die Summe an diesen Terminen in Abbildung 32 höher als die Zahl der angesetzten Borkenkäfer (14 und 22 Zählungen).

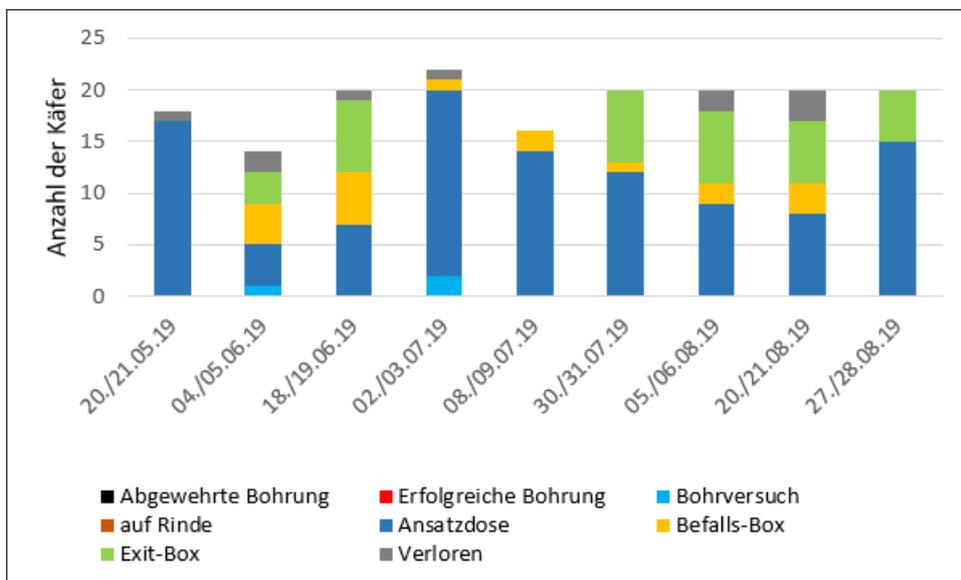


Abbildung 32: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 6

Baum 7

An Fichte Nr. 7 (Abb. 33), im südwestlichen Teil der Versuchsfläche, konnte am 5. Juni eine erfolgreiche Einbohrung festgestellt werden, wobei auch zwei Käfer (1,2%) auf der Rinde saßen. Es gab an dieser Fichte keine Bohrversuche. Während des Befalls-Experiments am 18./19. Juni konnten 13 Käfer entkommen, da die Befalls-Box nicht fest genug am Stamm befestigt worden war. Insgesamt sind damit über alle Untersuchungen 20 Borkenkäfer (12,0%) verloren gegangen. In der Ansatzdose wurden in Summe 82 Individuen (49,1%) gezählt, in der Befalls-Box 36 Käfer (21,6%). Auffällig ist, dass die meisten Insekten am 20./21. Mai und am 8./9. Juli in der Ansatzdose blieben. In der Befalls-Box wurden die meisten Borkenkäfer am 3. Juli gezählt (9 Stück). In Summe kletterten 27 Borkenkäfer (16,2%) in die Exit-Box, der Großteil (8 Stück) während des Befallsexperiments am 5./6. August. Bei der erfolgreichen Einbohrung am 4./5. Juni wurde im Bohrloch kein Borkenkäfer gefunden. Die Wahrscheinlichkeit ist hoch, dass einer der Buchdrucker, die von der Rinde abgesammelt wurden, das Loch gebohrt hat.

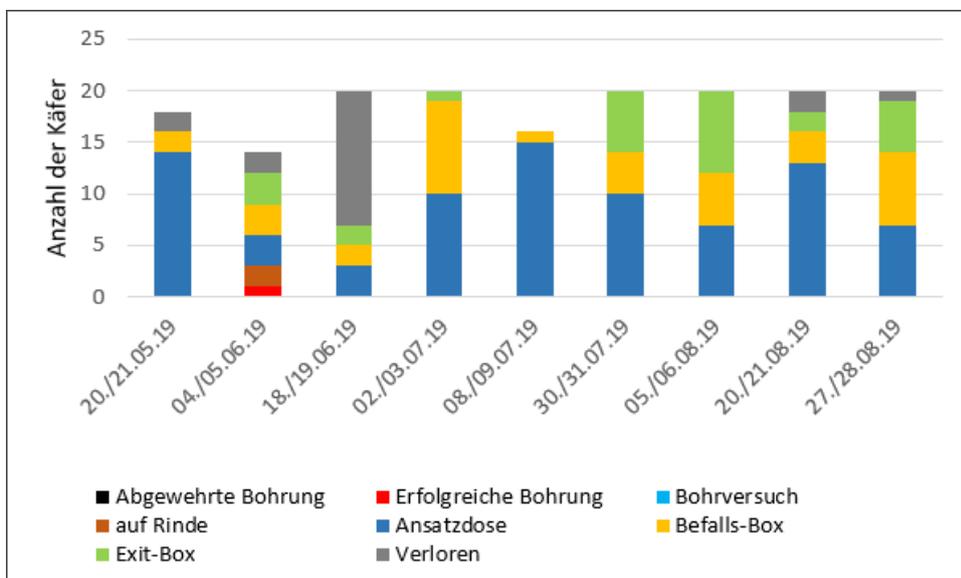


Abbildung 33: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 7

Baum 8

Bei dem abgedeckten Baum Nr. 8 (Abb. 34) am südwestlichen Ende der Versuchsfläche kam es zu wesentlich mehr Einbohrungen als bei allen anderen abgedeckten Fichten. In Summe wurden 8 Bohrlöcher gefunden, der Baum konnte jedoch sämtliche Borkenkäferangriffe abwehren. Der Großteil der Bohrungen (6 Stück) hat am Termin des 2./3. Juli stattgefunden. Anfang Juni wurde ein Bohrversuch beobachtet. Während aller Befallsversuche wurden in Summe 10 Borkenkäfer (6,0%) auf der Rinde gefunden, die meisten (6 Stück) am 21. Mai.

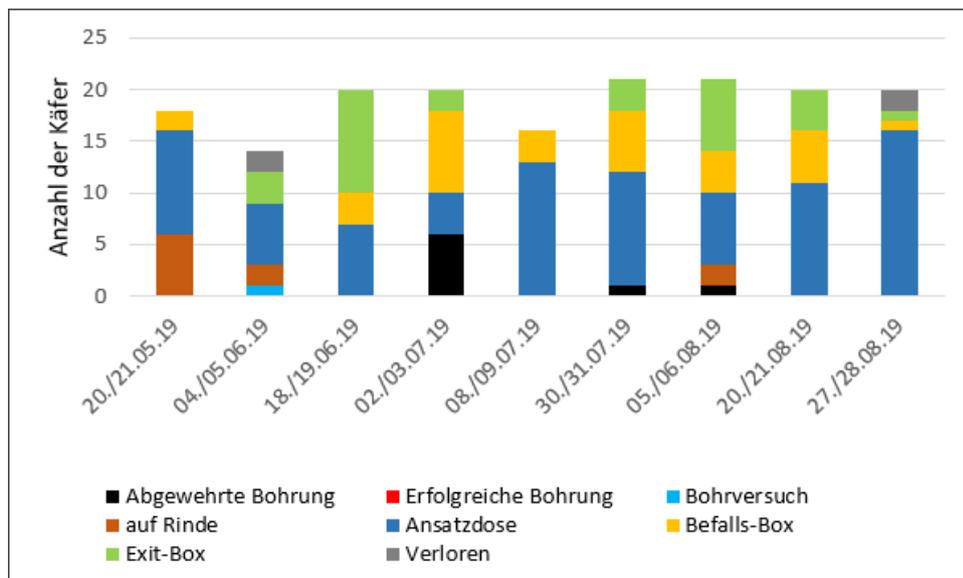


Abbildung 34: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 8

Die Ansatzdose haben bei Baum 8 während des gesamten Untersuchungszeitraumes 85 Käfer (50,9%) nicht verlassen. Die meisten Individuen (16 Stück) blieben am 27./28. August im Ansatzgefäß. In die Exit-Box kletterten insgesamt 30 Borkenkäfer (18,0%), die meisten (8) am 3. Juli. In Summe wurden in der Befalls-Box 32 Käfer (19,2%) gezählt, die meisten ebenfalls während des Versuchs am 2./3. Juli. Bei Baum 8 sind nur 4 Borkenkäfer verloren gegangen (2,4%).

Während des Befallsversuchs am 4./5. Juni startete ein Borkenkäfer, der später von der Rinde abgesammelt wurde, einen Bohrversuch. Außerdem wurde in den Bohrlöchern, die am 30./31. Juli und 5./6. August registriert wurden, keine Borkenkäfer gefunden. Aus diesem Grund war die Summe der Auszählung bei diesen Befallsversuchen höher als die Anzahl der angesetzten Käfer (14, 21 und 21).

Baum 9

Bei Baum Nr. 9 (Abb. 35), eine der abgedeckten Fichten am Oberhang, wurde am 3. Juli eine abgewehrte Bohrung gefunden. Bohrversuche wurden nicht festgestellt. Insgesamt wurden während des Untersuchungszeitraums drei Käfer (1,8%) von der Rinde abgesammelt, einer war bereits tot und befand sich in einem Spinnennetz (5. Juni).

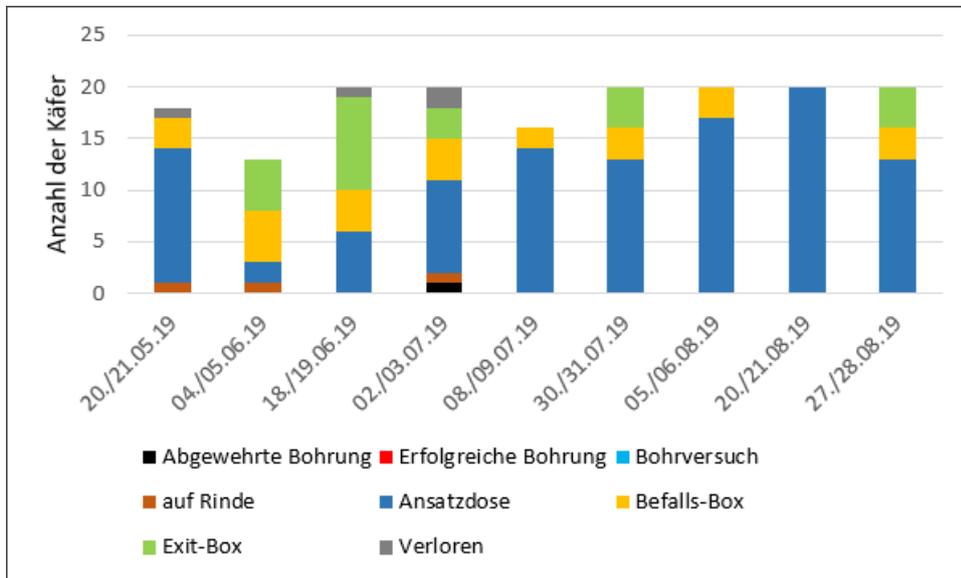


Abbildung 35: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 9

In Summe sind 107 Borkenkäfer (64,1%) in der Ansatzdose verblieben. Auffällig ist, dass am Termin 20./21. August kein einziger Käfer das Ansatzgefäß verlassen hat. In der Befalls-Box wurden insgesamt 27 Individuen (16,2%) gezählt, die meisten (5 Stück) am 5. Juni. In Summe konnten in der Exit-Box 25 Käfer (15,0%) gezählt werden. Die größte Anzahl an Käfern (9 Stück) kletterte am Termin 18./19. Juni in die Exit-Box. Während des Zeitraums zwischen Mai und September sind 4 Borkenkäfer (2,4%) verloren gegangen.

Baum 10

Bei der abgedeckten Fichte Nr. 10 (Abb. 36) im östlichen Flächenbereich konnten mehrere Bohrlöcher festgestellt werden. Es kam zu 4 abgewehrten Bohrungen, die separat an drei verschiedenen Terminen (Juni, Juli, August) stattgefunden haben, und zu einer erfolgreichen Bohrung am 2./3. Juli. In dem Bohrloch, das während des Experiments am 18./19. Juni entstand, konnte kein Borkenkäfer gefunden werden, der Harzaustritt war jedoch besonders stark. Die Wahrscheinlichkeit ist hoch, dass einer der Käfer, die in der Befalls-Box abgesammelt wurden, für die Bohrung verantwortlich war. Bereits am 4./5. Juni befand sich getrocknetes Harz auf der Borke. Ende August wurde ein Bohrversuch registriert. Auf der Rinde wurden in Summe 4 Käfer (2,4%) gezählt. In der Ansatzdose wurden bei allen Befallsversuchen insgesamt 99 Käfer (59,3%) registriert.

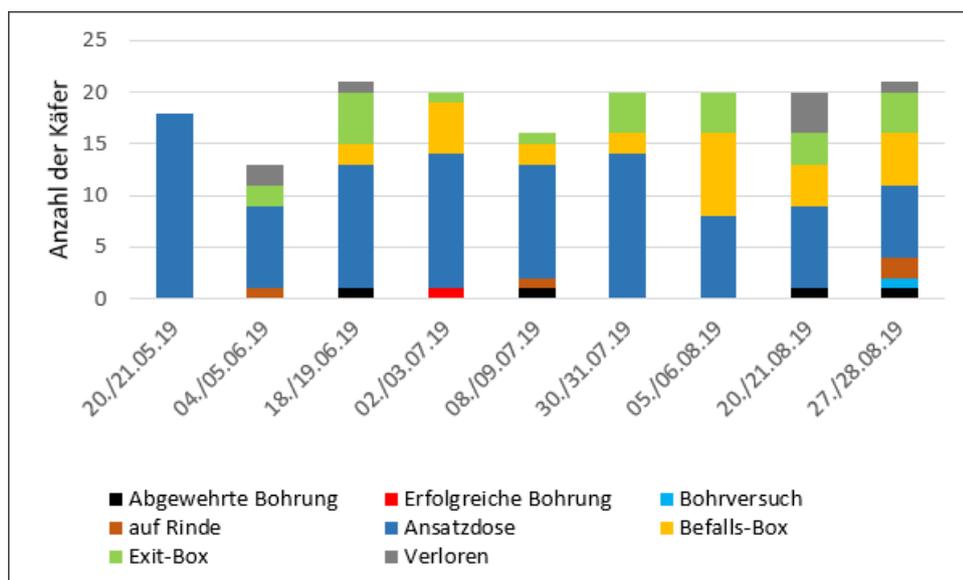


Abbildung 36: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Baum 10

Auffällig ist, dass am 20./21. Mai kein einziger Borkenkäfer die Ansatzdose verlassen hatte. Insgesamt wurden in der Befalls-Box 28 Käfer (16,8%) gezählt, die meisten (8 Stück) während des Befallsexperiments vom 5./6. August. In Summe wurden 24 Individuen (14,4%) in der Exit-Box gezählt. Von Mai bis September sind bei den Befallsversuchen 8 Käfer (4,8%) verloren gegangen. Die Ergebnisse des Befallsversuchs am 27./28. legen nahe, dass einer der Käfer, die von der Rinde abgesammelt wurden, einen Bohrversuch gestartet hat.

Kontrollbäume

Baum K1

Am Kontrollbaum 1 (Abb. 37), der sich zwischen den abgedeckten Bäumen 1 und 10 befindet, wurden im Juli 5 Bohrlöcher entdeckt, wovon 4 mit Harz abgewehrt wurden und eine Einbohrung erfolgreich war (2./3. Juli). Es gab keine Bohrversuche und in Summe wurde nur 1 Käfer (0,6%) von der Rinde dieses Kontrollbaumes abgesammelt (31. Juli). Über die Experimente hinweg blieben 86 Borkenkäfer (51,5%) in der Ansatzdose. Auffällig ist, dass am 20./21. Mai und am 27./28. August kein einziger Käfer das Ansatzgefäß verlassen hat. Insgesamt wurden in der Befalls-Box 35 Individuen (21,0%) gezählt.

Viele Insekten wurden in erster Linie an den Terminen 30./31. Juli und 5./6. August in der Befalls-Box gefunden. In die Exit-Box kletterten bei Baum K1 in Summe 18 Borkenkäfer (10,8%). Dabei ist zu erwähnen, dass der Deckel der Exit-Box am 20./21. August offen war, wodurch die vergleichsweise hohe Zahl verloreener Käfer zu erklären ist. Aufgrund dieses Zwischenfalls beläuft sich die Anzahl verloreener Käfer auf insgesamt 24 (14,4%). Bei je einer abgewehrten Einbohrung an den Versuchsterminen 2./3. und 8./9. Juli konnte kein Käfer im Bohrloch gefunden werden. Es ist wahrscheinlich, dass zwei Käfer, die in der Befalls-Box abgesammelt wurden, für diese Einbohrungen verantwortlich sind.

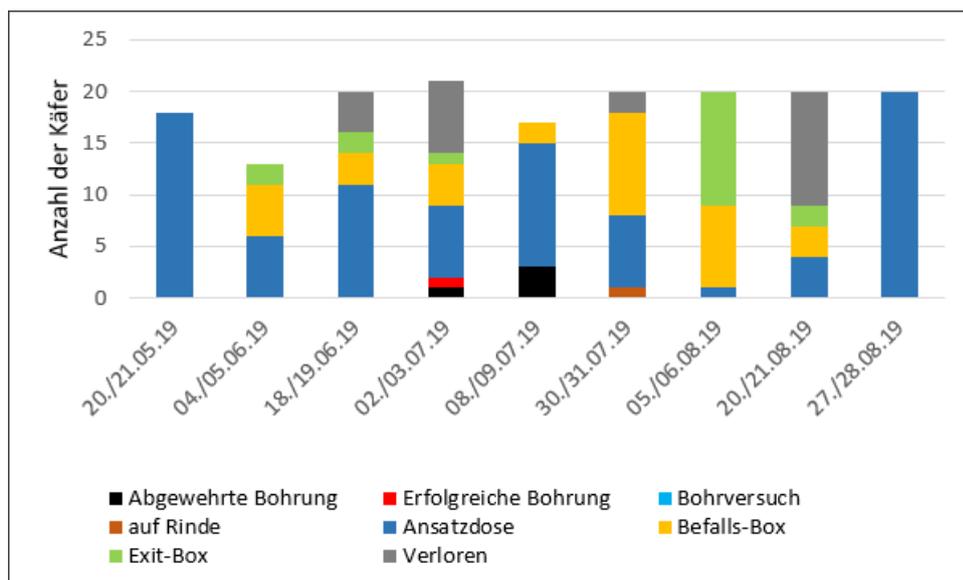


Abbildung 37: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 1

Baum K2

Bei Baum K2 (Abb. 38), der im oberen Hangbereich neben Baum Nr. 10 wächst, wurde lediglich ein Bohrloch mit Harzaustritt gefunden (27./28. August). Am 8./9. Juli wurde ein Bohrversuch festgestellt. Die Wahrscheinlichkeit ist hoch, dass einer der Borkenkäfer, die in der Befalls-Box abgesammelt wurden, für den Bohrversuch verantwortlich ist. Insgesamt wurden 2 Borkenkäfer (1,2%) von der Rinde abgesammelt, einer am 18./19. Juni und ein weiterer am 27./28. August. Während der Untersuchungen sind in Summe 95 Borkenkäfer (56,9%) in der Ansatzdose geblieben. Erwähnenswert ist, dass am 20./21. Mai kein einziges Individuum die Ansatzdose verlassen hat. Auch am 20./21. August blieb ein Großteil der Käfer (14 Stück) im Ansatzgefäß. In die Exit-Box kletterten in Summe 37 Borkenkäfer (22,2%), die meisten (9 Stück) während des Befallsexperiments vom 18./19. Juni. Während des gesamten Untersuchungszeitraums wurden in der Befalls-Box 25 Käfer (15,0%) gezählt, während 7 Individuen (4,2%) verloren gingen.

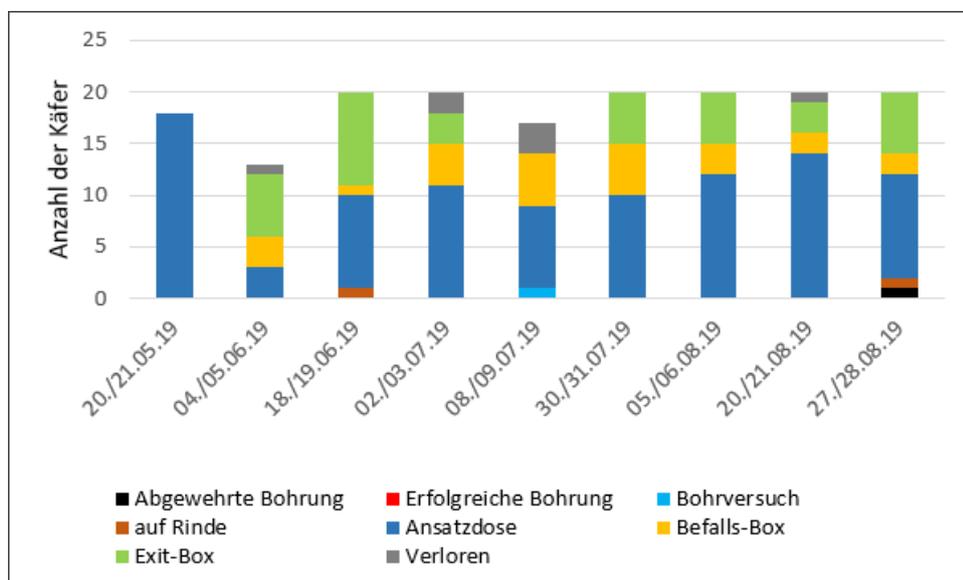


Abbildung 38: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 2

Baum K3

Bei Kontrollbaum 3 (Abb. 39), der sich in einer Linie mit den Fichten 10, K2 und K4 im oberen Hangbereich befindet, konnte während der Untersuchungen zwischen Mai und September eine rege Käferaktivität festgestellt werden. Im Juli wurden zahlreiche Bohrlöcher entdeckt, in Summe 10 abgewehrte und 3 erfolgreiche Bohrungen. Zehn Bohrlöcher wurden allein im Zuge des Befallsversuchs am 2./3. Juli registriert. Bohrversuche durch *I. typographus* konnten hingegen während des gesamten Untersuchungszeitraums nicht festgestellt werden. Insgesamt wurden 14 Borkenkäfer (8,2%) von der Rinde abgesammelt, 10 davon am 21. Mai. Die meisten Käfer sind am Termin 5./6. August in der Ansatzdose geblieben, in Summe waren es 71 (41,8%). Im Gegensatz dazu kletterten während des gesamten Untersuchungszeitraums 34 Individuen (20,0%) in die Befalls-Box. Insgesamt 35 Borkenkäfer (20,6%) haben sich in die Exit-Box begeben, besonders viele am 18./19. Juni (14) und am 20./21. August (11). Während der Befallsversuche zwischen Mai und September sind insgesamt 6 Borkenkäfer (3,5%) verloren gegangen.

Für den Ansatzversuch am 18./19. Juni wurden für die Kontroll-Fichte K3 aus Versehen drei zusätzliche Borkenkäfer in die Ansatzflasche platziert (23). Zudem wurden nach dem Befallsexperiment am 2./3. Juli in drei Bohrlöchern keine Borkenkäfer gefunden. Aus diesem Grund ist anzunehmen, dass Käfer, die von der Rinde oder der Befalls-Box abgesammelt wurden, für diese Bohrlöcher verantwortlich sind.

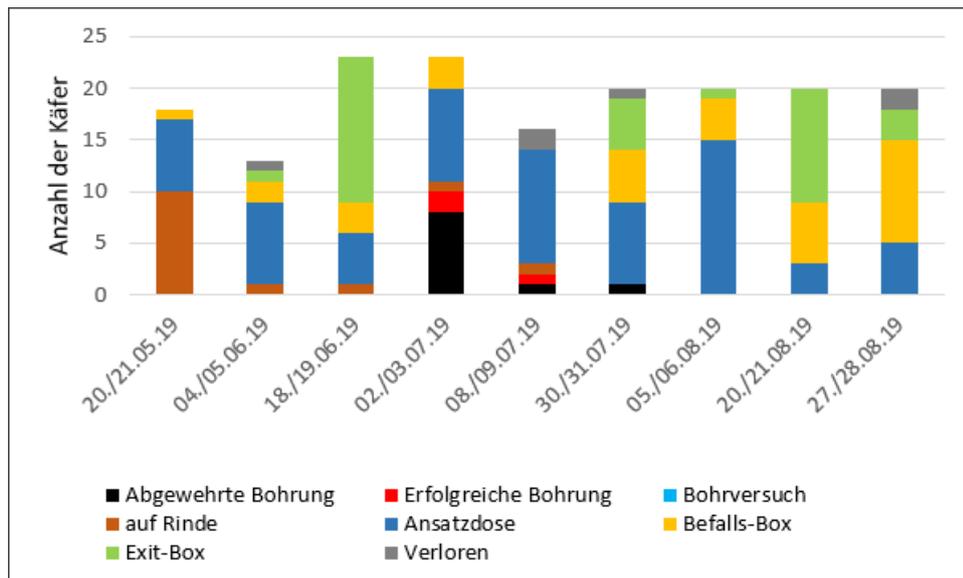


Abbildung 39: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 3

Baum K4

Kontrollbaum 4 (Abb. 40) befindet sich ebenfalls im Oberhangbereich in einer Linie mit den Bäumen Nr. 10, K2 und K3. An dieser Fichte wurden insgesamt 5 Einbohrungen festgestellt, zwei davon waren mit Harz abgewehrt, drei waren erfolgreich. Sämtliche Bohrungen ohne Harz wurden am 31. Juli gefunden. Drei Bohrversuche wurden im Juni und Juli festgestellt. Am 19. Juni wurden zwei Borkenkäfer (1,2%) auf der Rinde angetroffen.

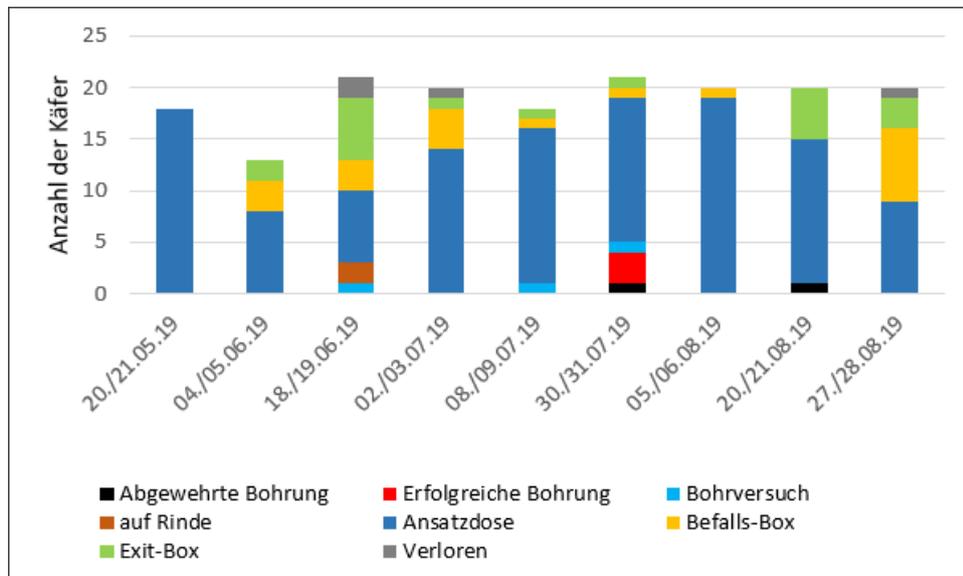


Abbildung 40: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 4

Überdurchschnittlich viele Käfer sind in der Ansatzdose verblieben, nämlich 118 (70,2%) während des gesamten Untersuchungszeitraums, die meisten an den Terminen 5./6. August und 20./21. Mai (19 bzw. 18 Käfer). In Summe kletterten 20 Borkenkäfer (11,9%) in die Befalls-Box, der Großteil (7) am 27./28. August. Während des gesamten Untersuchungszeitraums wurden 19 Borkenkäfer (11,3%) in der Exit-Box abgesammelt. Von Mai bis September gingen bei Baum K4 in Summe 4 Käfer (2,4%) verloren.

Für den Ansatzversuch am 8./9. Juli wurde bei Kontroll-Fichte K4 ein Käfer zu viel in der Ansatzdose platziert (in Summe 17). Jene Käfer, die im Juni und Juli für die Bohrversuche verantwortlich waren, wurden später von der Rinde oder der Befalls-Box abgesammelt und daher doppelt gezählt.

Baum K5

Bei Kontrollbaum 5 (Abb. 41), etwas unterhalb der am Oberhang stehenden Bäume, kam es zu zwei Bohrungen. Beide Angriffe, einer am Termin 2./3. Juli, der zweite am 5./6. August, konnten vom Baum erfolgreich abgewehrt werden. Erfolgreiche Bohrungen ohne eine entsprechende Harzreaktion wurden nicht festgestellt. Über den Untersuchungszeitraum wurden insgesamt zwei Bohrversuche (1,2%) gezählt, beide im Juli. Am 21. Mai wurden drei Borkenkäfer und am 3. Juli einer von der Rinde des Kontrollbaumes abgesammelt (in Summe 4 bzw. 2,4%).

Insgesamt verharrten im gesamten Versuchszeitraum 81 Borkenkäfer (49,1%) im Ansatzgefäß, die meisten während des Befallsversuchs im Mai (15 Käfer). Insgesamt befanden sich 23 Borkenkäfer (13,9%) in der Befalls-Box. Deutlich mehr Käfer (48 Individuen, 29,1%) landeten in der Exit-Box. Über alle Untersuchungen hinweg sind 8 Käfer (4,8%) verloren gegangen. Für den Befallsversuch am 8./9. Juli wurden aus Versehen nur 14 Käfer in dem Ansatzgefäß platziert (2 weniger). Erwähnenswert ist zudem, dass während des Versuchs am 2./3. Juli ein Käfer, der von der Rinde oder der Befalls-Box abgesammelt wurde, für den Bohrversuch verantwortlich ist.

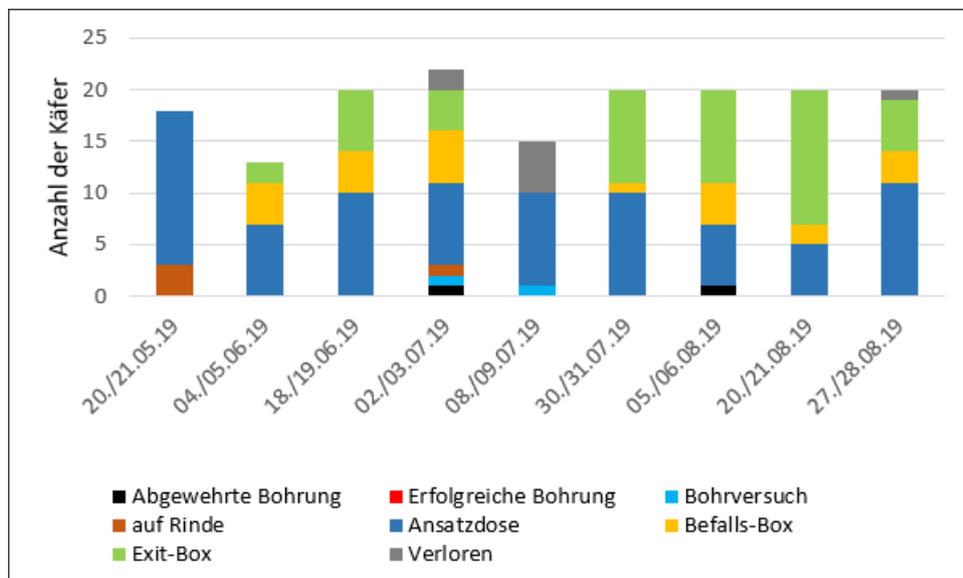


Abbildung 41: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 5

Baum K6

Bei Baum K6 (Abb.42), am Oberhang zwischen den Versuchsbäumen 8 und K5 gelegen, wurde bei den Befallsversuchen am 8./9. Juli und am 30./31. Juli jeweils ein Bohrloch gefunden. Beide Einbohrungen wurden vom Baum mit Harz erfolgreich abgewehrt. Erfolgreiche Bohrungen oder Bohrversuche wurden bei Kontrollbaum 6 nicht festgestellt. In Summe wurden zwischen Mai und September 4 Borkenkäfer (2,4%) von der Rinde abgesammelt, alle am 21. Mai.

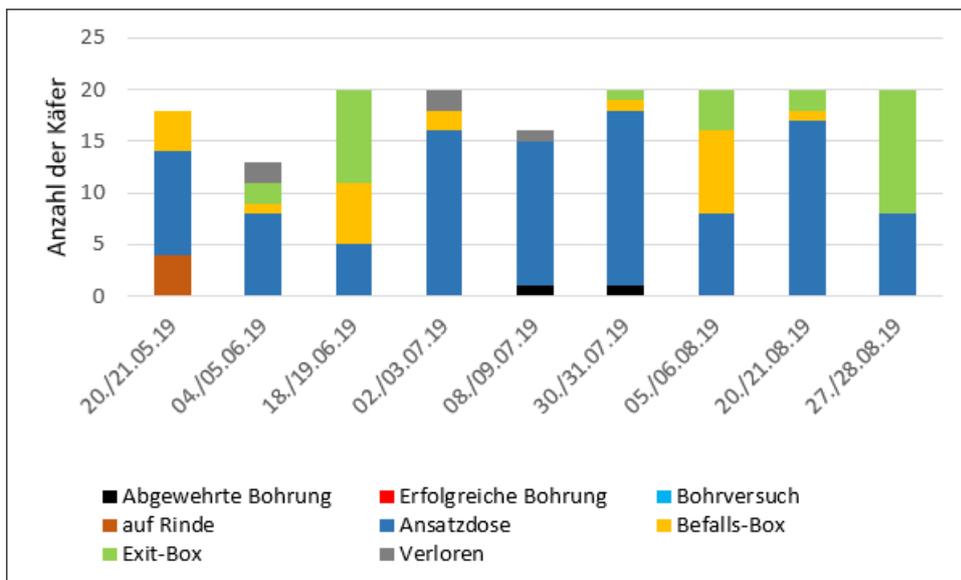


Abbildung 42: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 6

Insgesamt sind 103 Käfer (61,7%) im Ansatzbehälter geblieben, die meisten (jeweils 17 Käfer) während der Versuche am 30./31. Juli und 20./21. August. Im Vergleich dazu kletterten in Summe 23 Borkenkäfer (13,8%) in die Befalls-Box. In der Exit-Box wurden insgesamt 30 Individuen gezählt (18,0%). Die meisten Käfer (12 Stück) befanden sich am Termin 27./28. August in der Exit-Box. Während der Untersuchungen sind bei Kontrollbaum 6 insgesamt 5 Individuen (3,0%) verloren gegangen.

Baum K7

Bei Kontrollbaum 7 (Abb. 43), der sich unterhalb von Baum 8 und oberhalb von Baum 7 befindet, wurde nur eine abgewehrte Einbohrung festgestellt (30./31. Juli). Erfolgreiche Bohrungen oder Bohrversuche wurden nicht registriert. In Summe wurden 3 Borkenkäfer (1,8%) von der Rinde des Kontrollbaumes abgesammelt. Auffällig ist, dass an allen Terminen besonders viele Käfer im Ansatzgefäß geblieben sind, nämlich insgesamt 112 (67,1%), insbesondere an den Terminen 30./31. Juli (17 Käfer), 8./9. Juli und 5./6. August (jeweils 16 Käfer). In Summe wurden 29 Borkenkäfer (17,4%) in der Befalls-Box gezählt und 19 Käfer (11,4%) in der Exit-Box. Vier Individuen (2,4%) wurden nach den Ansatzversuchen nicht wiedergefunden.

Die Ergebnisse des Befallsversuchs am 4./5. Juni legen nahe, dass der Käfer, der von der Rinde abgesammelt wurde, für den Bohrversuch verantwortlich ist. Zudem wurde in dem Bohrloch, das am 30./31. Juli gefunden wurde, kein Borkenkäfer gefunden. Wahrscheinlich ist, dass ein Käfer, der in der Befalls-Box abgesammelt wurde, das Bohrloch verursacht hat.

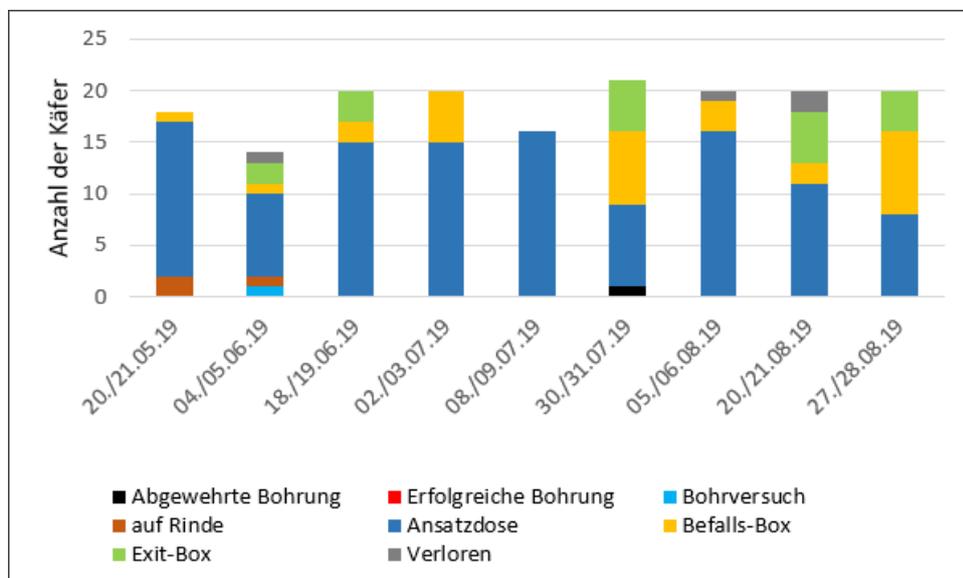


Abbildung 43: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 7

Baum K8

Baum K8 (Abb. 44) befindet sich im unteren Hangbereich, etwas unterhalb der abgedeckten Fichten 5 und 6. Bei diesem Kontrollbaum wurde lediglich eine Einbohrung gefunden, welche die Fichte während des Befallsexperiments vom 27./28. August jedoch erfolgreich abwehren konnte. Erfolgreiche Bohrungen oder lediglich Bohrversuche wurden nach keinem Ansatzversuch registriert. In Summe wurden 3 Käfer (1,8%) von der Rinde abgesammelt.

71 Borkenkäfer (42,3%), die mit Hilfe der Ansatzdose am Baum K8 angesetzt wurden, haben diese nicht verlassen. In der Befalls-Box wurden insgesamt 42 Käfer (25,0%) gezählt und 38 Borkenkäfer (22,6%) befanden sich in der Exit-Box. Während der Befallsversuche sind in Summe 13 Individuen (7,7%) abhandengekommen. Für den Ansatzversuch am 20./21. Mai wurde aus Versehen ein Borkenkäfer zu viel in der Ansatzdose platziert (in Summe 19).

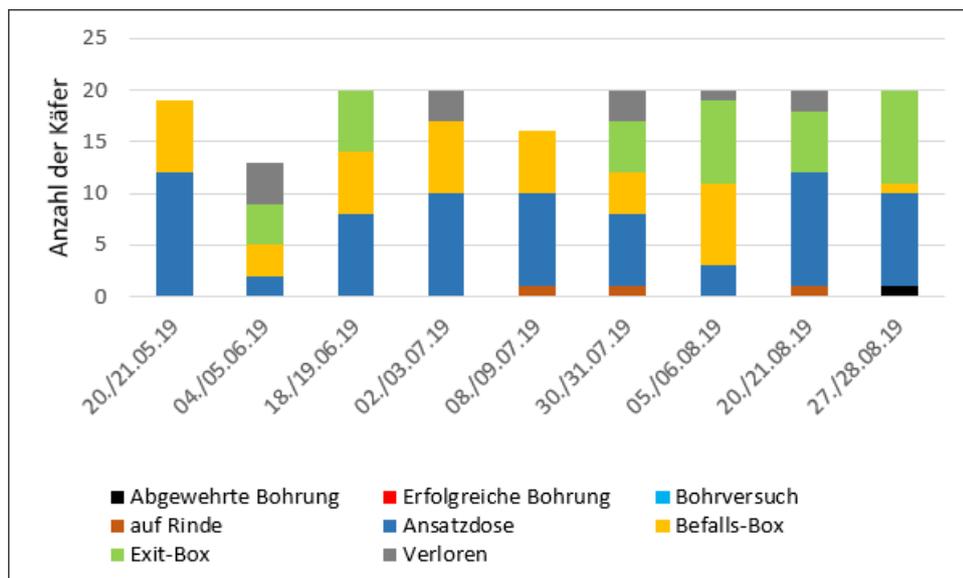


Abbildung 44: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 8

Baum K9

Bei Kontrollbaum 9 (Abb. 45), der im unteren Hangbereich entlang derselben Höhengschicht wie Fichte K8 stockt, wurden in Summe 6 Bohrlöcher gefunden. Alle Einbohrungen wurden mit Harz abgewehrt. Die meisten abgewehrten Bohrungen wurden beim Ansatzversuch vom 2./3. Juli gefunden. Erfolgreiche Einbohrungen oder Bohrversuche ohne Bohrloch wurden nicht beobachtet. In Summe wurden zwei Käfer (1,2%) von der Rinde abgesammelt. Über alle Ansatzversuche hinweg sind 75 Borkenkäfer (44,9%) in der Ansatzdose geblieben.

Die meisten Individuen verblieben an den Terminen 8./9. Juli und 27./28. August am Ausgangsort (13 bzw. 14 Käfer). Im Vergleich dazu wurden 31 Borkenkäfer (18,6%) in der Befalls-Box gezählt, die meisten am 18./19. Juni. In Summe gelangten 43 Käfer (25,7%) in die Exit-Box. Insgesamt wurden 10 Borkenkäfer (6,0%) nicht wiedergefunden.

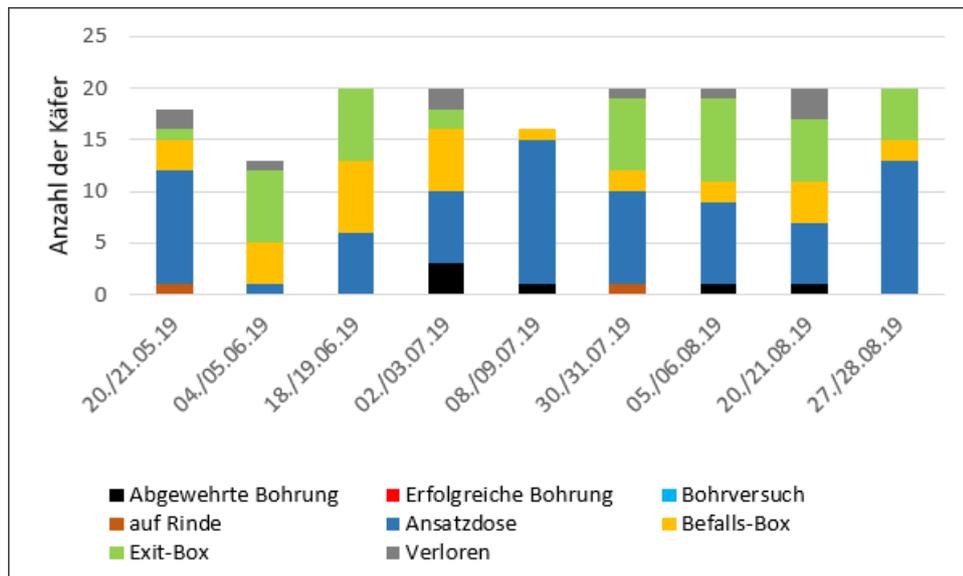


Abbildung 45: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 9

Baum K10

Bei Baum K10 (Abb. 46), der am nächsten zur Forststraße und im oberen Hangbereich steht, wurden in Summe 2 Bohrlöcher gefunden, je eine Einbohrung am 2./3. und 8./9. Juli. Beide Angriffe wurden mit Harz abgewehrt. Erfolgreiche Bohrungen wurden nicht beobachtet. Ein Bohrversuch mit Bohrmehlaustritt wurde nach dem Befallsversuch am 27./28. August gefunden. Im Juni und Juli wurden in Summe 3 Borkenkäfer (1,8%) von der Rinde abgesammelt.

Während des gesamten Untersuchungszeitraums sind 102 Borkenkäfer (61,1%) nicht aus dem Ansatzgefäß geklettert. Auffällig viele Individuen waren es während der Befallsversuche vom 20./21. Mai (18 Käfer) und 5./6. August (19 Käfer). In der Befalls-Box wurden in Summe 18 Borkenkäfer (10,8%) gezählt, und in der Exit-Box 30 Individuen (18,0%). Es gingen insgesamt 12 Käfer (7,2%) verloren. Die Ergebnisse des letzten Befallsversuchs Ende August legen nahe, dass einer jener Käfer, die von der Befalls-Box abgesammelt wurden, für den Bohrversuch verantwortlich ist.

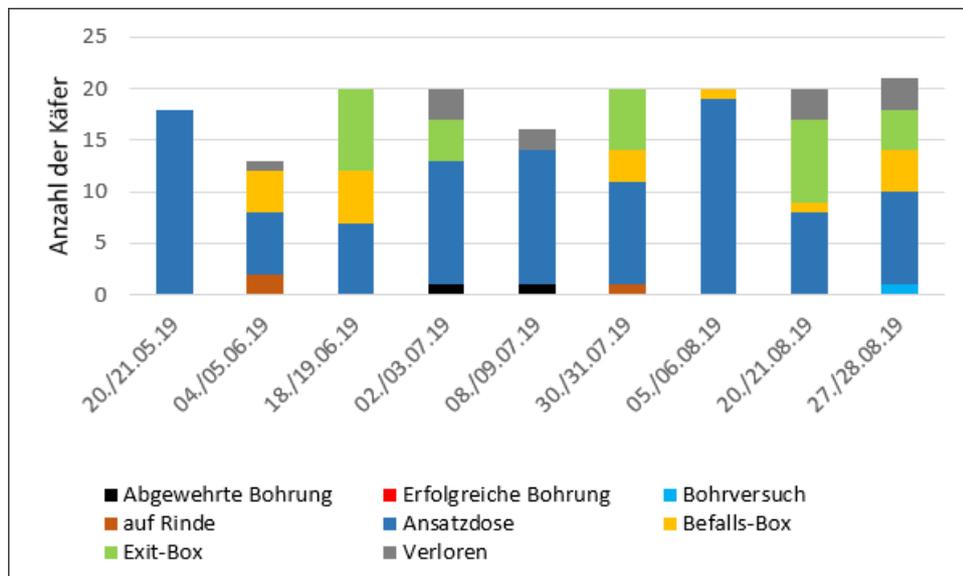


Abbildung 46: Befallsmuster, Aktivität, Anzahl bzw. Aufenthaltsort der gefundenen Käfer bei allen Befallsversuchen an Kontrollbaum 10

3.6.6 Einbohrverhalten der Käfer in Bezug auf Zweigwasserpotential und Harzfluss

Die Farbkategorien in den Abbildungen 47 und 48 sind hierarchisch strukturiert. An erster Stelle werden Bäume in rot dargestellt, an welchen eine oder mehrere erfolgreiche Bohrungen festgestellt wurden, unabhängig davon, ob und wie viele abgewehrte Bohrungen oder Bohrversuche stattgefunden haben (Bäume 2, 7, 10, K1 K3 und K4). An zweiter Stelle folgen Versuchsbäume mit abgewehrten Bohrungen, falls keine erfolgreichen Bohrungen gefunden wurden, in schwarz. Die Fichten 1, 8, 9, K2, K5, K6, K7, K8, K9 und K10 zählen zu dieser Kategorie, unabhängig davon, ob und wie viele Bohrversuche gefunden wurden. An dritter Stelle stehen in blau die Versuchsbäume 5 und 6, an welchen lediglich Bohrversuche, aber keine Bohrungen festgestellt wurden. An vierter Stelle folgen die Fichten 3 und 4, Bäume ohne jegliche Borkenkäferaktivität. Für eine genaue Angabe über die Anzahl der Käferaktivitäten (erfolgreiche Bohrung, abgewehrte Bohrung, Bohrversuch) bei jedem einzelnen Versuchsbäum wurde Abbildung 25 erstellt (siehe S. 56).

Die Punktgröße in den Abbildungen 47 und 48 ergibt sich aus der Anzahl an Einbohrungen (abgewehrt und erfolgreich). Bäume mit mehr als fünf Bohrungen werden mit einem großen Punkt abgebildet (Bäume 8, K3 und K9). Fichten mit drei bis fünf Bohrungen sind in den Abbildungen als mittelgroße Punkte abgebildet (Bäume, 1, 10, K1, K4 und K10). Kleine Punkte sind jenen Bäumen zugeordnet, die weniger als drei Bohrungen zu verzeichnen hatten (2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, K2, K5, K6, K7 und K8).

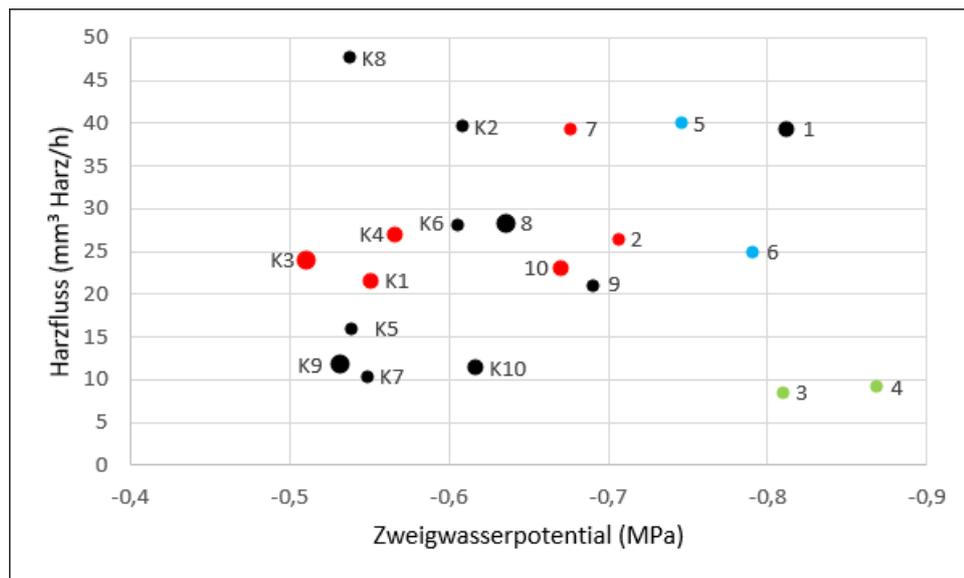


Abbildung 47: Käferaktivität bei allen Einzelbäumen (Bäume 1 bis 10: abgedeckte Fichten, Bäume K1 bis K10: Kontroll-Fichten) und Zusammenhang zwischen Harzfluss und Zweigwasserpotential (jeweils Mittelwerte über alle vier Messungen): Punkt – rot = erfolgreiche Bohrung, Punkt – schwarz = abgewehrte Bohrung, Punkt – blau = Bohrversuch, Punkt - grün = keine Käferaktivität;

Die überdachten Bäume (Nr. 1 bis 10) mit Mittelwerten zwischen -0,64 und -0,87 MPa wiesen über den gesamten Untersuchungszeitraum gesehen deutlich geringere Zweigwasserpotentiale als die Kontrollbäume (K1 bis K10) mit Mittelwerten von -0,51 bis -0,62 MPa auf (Abb. 47). Insgesamt bohrten sich bei 16 Bäumen Borkenkäfer ein, wobei bei 6 Bäumen (drei abgedeckte Fichten und drei Kontroll-Fichten) eine erfolgreiche Einbohrung ohne Harzfluss-Reaktion beobachtet wurde (Abb. 48). Die anderen 10 Fichten wehrten alle Einbohrungen erfolgreich mit Harz ab.

Die am stärksten angegriffenen Fichten waren die Bäume Nr. 8 (8 Einbohrungen mit Harzfluss) und K3 (3 erfolgreiche und 10 abgewehrte Einbohrungen). Keine einzige Einbohrung oder

Bohrversuche wurden hingegen bei den Bäumen 3 und 4 festgestellt. Diese beiden abgedeckten Fichten zeigten im Vergleich zu allen anderen Versuchsbäumen sehr geringe durchschnittliche Harzflussraten (8,6 und 9,2 mm³ Harz/h) und die niedrigsten Zweigwasserpotentiale (im Mittel -0,81 und -0,86 MPa). Die Versuchsbäume mit vergleichsweise vielen Einbohrungen (8 und K3) bzw. Bäume, die erfolgreiche Bohrungen aufweisen (K1, K3, K4, 2 und 10) lagen in Bezug auf den Harzfluss im mittleren Bereich (21,6 bis 28,3 mm³ Harz/h). Baum K3 mit der höchsten Anzahl an erfolgreichen Einbohrungen ist der im Durchschnitt am besten wasserversorgte Baum des gesamten Kollektivs (-0,51 MPa). Fichten mit überdurchschnittlich geringen oder hohen Harzflussraten wiesen entweder keine Einbohrungen auf oder konnten Borkenkäferangriffe gut abwehren.

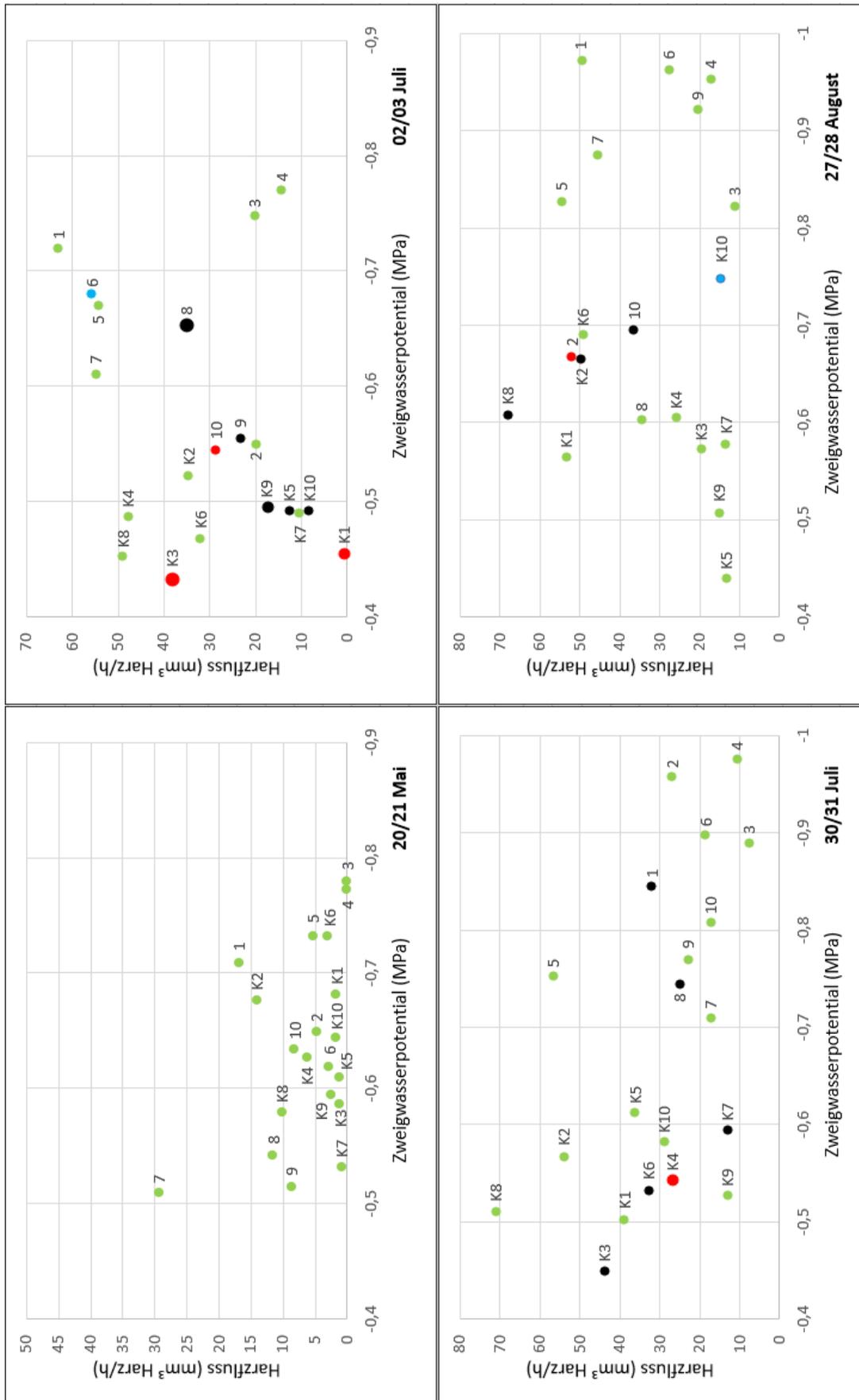


Abbildung 48: Käferaktivität der Einzelbäume (Bäume 1 bis 10: abgedeckte Fichte, Bäume K1 bis K10: Kontroll-Fichten) und Korrelation von Harzfluss und Zweigwasserpotential; Kreis - grün = keine Käferaktivität, Kreis - blau = Bohrversuch, Kreis - schwarz = Bohrloch mit Harzfluss, Kreis - rot = Bohrloch ohne Harzfluss an ausgewählten Terminen

Der Vergleich des Einbohrverhaltens von *I. typographus* an bestimmten Versuchstagen mit zu diesem Zeitpunkt gemessenen Zweigwasserpotentialen und Harzflussraten ergibt ein differenziertes Bild (Abb. 48). Die Grafik zeigt die Ergebnisse von Harzfluss und Zweigwasserpotential aller 20 Fichten während der Befalls-Versuche am 20./21. Mai, 2./3. Juli, 30./31. Juli und 27./28. August.

20./21. Mai: Harzfluss und Zweigwasserpotential der Versuchsbäume korrelierten während des ersten Befalls-Experiments im Mai nur schwach positiv ($r^2=0,36$; $p=0,11$) miteinander. Die gemessenen Zweigwasserpotentiale der Versuchsbäume (-0,51 bis -0,78 MPa) wiesen, unabhängig von der Variante, keine großen Unterschiede auf. Insgesamt waren die Harzflussraten aufgrund der niedrigen Lufttemperaturen vergleichsweise gering (der Gesamtmittelwert am 21. Mai betrug $6,5 \text{ mm}^3 \text{ Harz/h}$). Lediglich die abgedeckten Versuchsbäume 1 und 7 ($16,8$ und $29,3 \text{ mm}^3 \text{ Harz/h}$) hatten vergleichsweise hohe Harzflussraten im Mai. Zudem ist auffällig, dass es im Mai an den Versuchsbäumen keine Einbohrungen oder Bohrversuche gab.

2./3. Juli: Anfang Juli bestand kein signifikanter Zusammenhang zwischen Harzflussraten und Zweigwasserpotentialen der untersuchten Fichten ($r^2=0,29$; $p=0,20$). Anfang Juli war die Streuung des Zweigwasserpotentials aller Versuchsbäume im Vergleich zu Mai geringfügig größer (-0,43 bis $0,77 \text{ MPa}$). Die Harzflussraten und deren Streuung haben sich hingegen, vor allem auch aufgrund der höheren Lufttemperatur während der Messung, deutlich erhöht ($0,6$ bis $63,1 \text{ mm}^3 \text{ Harz/h}$).

Beim Auftreten von abgewehrten und erfolgreichen Einbohrungen gab es Anfang Juli auffällige Unterschiede. Bei den Versuchsbäumen 10, K1 und K3 konnten erfolgreiche Einbohrungen festgestellt werden. Abgewehrte Borkenkäfer-Angriffe wurden bei den Fichten 8, 9, K1, K3, K5, K9 und K10 registriert. Bohrversuche (Bohrmehl, aber kein sichtbares Einbohrloch) wurden bei den Bäumen 6 und K5 gefunden. Auffällig ist, dass jene Bäume, bei denen erfolgreiche Einbohrungen stattgefunden haben, vergleichsweise gut wasserversorgt waren (-0,43 bis -0,54 MPa). Viele Fichten, die keine Einbohrungen aufwiesen, hatten hingegen höhere Harzflussraten. Die Streuung des Harzflusses bei den Versuchsbäumen mit erfolgreichen Einbohrungen war vergleichsweise hoch ($0,6$ bis $38,1 \text{ mm}^3 \text{ Harz/h}$). Die Streuung war sogar höher als bei jenen Fichten, die sämtliche Angriffe von *I. typographus* erfolgreich abgewehrt haben ($8,4$ bis $35,1 \text{ mm}^3 \text{ Harz/h}$).

30/31 Juli: Ende Juli zeigte sich ein signifikanter, mittelmäßig positiver Zusammenhang zwischen Harzfluss und Dämmerungszweigwasserpotential der Bäume ($r^2=0,48$; $p=0,03$), das bedeutet je besser wasserversorgt die Fichten waren, desto mehr Harzfluss wurden gemessen. Jene Bäume, die den Borkenkäferbefall erfolgreich abwehren konnten, wiesen Harzflussraten zwischen $7,1$ und $43,9 \text{ mm}^3 \text{ Harz/h}$ auf. Drei erfolgreiche Einbohrungen konnten lediglich bei Kontrollbaum 4 festgestellt werden, der eine mittlere Harzflussrate von $26,8 \text{ mm}^3 \text{ Harz/h}$ hatte.

Jene Bäume, die besonders hohe Harzflussraten (5, K2 und K8 mit Raten von 54 bis $71,1 \text{ mm}^3 \text{ Harz/h}$) oder Anzeichen von Trockenstress aufwiesen (2, 3, 4 und 6 mit Zweigwasserpotentialen von -0,89 bis -0,98 MPa) hatten keine Einbohrungen oder Bohrversuche zu verzeichnen. Jene Bäume, bei denen erfolgreiche oder abgewehrte Einbohrungen registriert wurden, wiesen Zweigwasserpotentiale von -0,45 bis -0,75 MPa auf. Kontrollbaum 4, der als einziger Baum erfolgreiche Einbohrungen zu verzeichnen hatte, hatte ein mittleres

Zweigwasserpotential von -0,54 MPa und zählte somit am 30./31. Juli zu den weniger gestressten Versuchsbäumen.

27/28 August: Während des letzten Ansatzversuches Ende August korrelierten Harzfluss und Zweigwasserpotential nicht ($r^2=-0,06$; $p=0,80$). Bei diesem Termin wurden bei 3 Versuchsbäumen (10, K2 und K8) abgewehrte und bei Baum 2 eine erfolgreiche Einbohrung festgestellt. Versuchsbaum 2, bei dem eine erfolgreiche Einbohrung registriert wurde, wies eine vergleichsweise hohe Harzflussrate auf (52,0 mm³ Harz/h). Bei jenen Fichten, die sämtliche Borkenkäferangriffe abwehren konnten, lagen die Harzflussraten bei Werten zwischen 36,5 und 68,0 mm³ Harz/h, und sie zählten somit zu den Versuchsbäumen mit starkem Harzfluss.

Das Zweigwasserpotential jener Bäume, die keine Einbohrungen aufwiesen, war entweder vergleichsweise gering oder hoch (zwischen -0,82 und -0,97 MPa bzw. zwischen -0,44 und -0,58 MPa). Fichten, an denen Einbohrungen gefunden wurden, hatten ein Zweigwasserpotential von -0,61 bis -0,70 MPa. Dabei handelte es sich um durchschnittliche Messwerte.

Jeweils ein Bohrversuch wurde bei den Bäumen 10 und K10 festgestellt, deren mittleres Zweigwasserpotential sich Mitte August im Mittelfeld befand (-0,69 bzw. -0,75 MPa). Die Harzflussraten der beiden Versuchsbäume mit 2,1 und 5,2 mm³ Harz/h unterschieden sich im Vergleich dazu deutlicher voneinander als die Dämmerungszweigwasserpotentiale.

Veränderungen in der Abwehr und Wasserversorgung der Bäume im Vergleich zum Borkenkäfer-Befall

Der Vergleich von Harzflussraten und Dämmerungszweigwasserpotentialen innerhalb der Borkenkäfer-Befalls-Kategorien (erfolgreiche und abgewehrte Einbohrungen, Bohrversuche und keine Bohraktivität) erlaubt einen differenzierten Blick auf die Entwicklung der Versuchsbäume in Bezug auf deren physiologischen Zustand über den Untersuchungszeitraum hinweg.

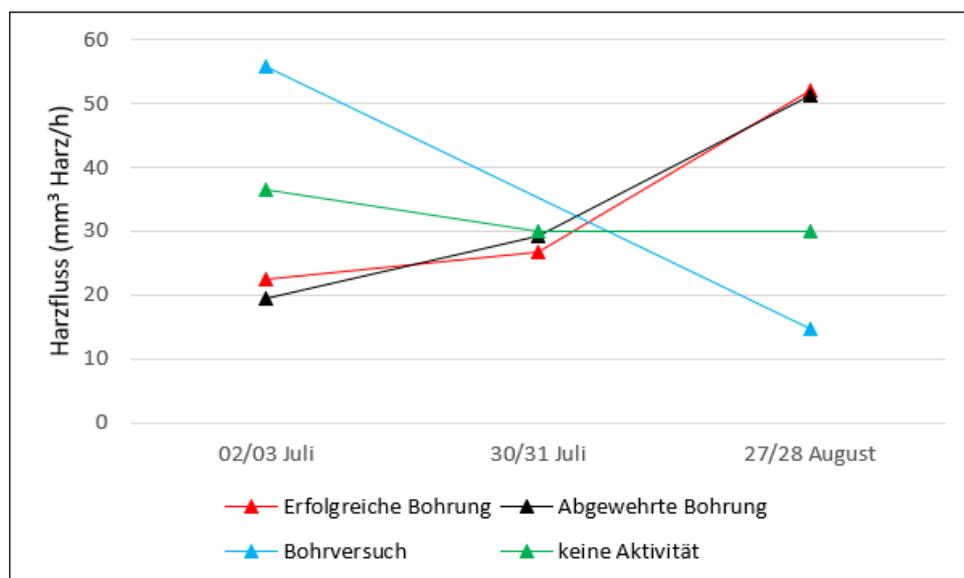


Abbildung 49: Harzflussraten (Mittelwerte) der Versuchsbäume eingeteilt nach der registrierten Käferaktivität; rot = Bohrungen ohne Harz, schwarz = Bohrungen mit Harz, blau = Bohrversuche, grün = keine Aktivität

Im Mittel stiegen die Harzflussraten bei Versuchsbäumen mit erfolgreichen und abgewehrten Einbohrungen über den Saisonverlauf deutlich an (Abb. 49). Durch die Einbohrungen wurden nachfolgende Abwehrreaktionen wie die Bildung traumatischer Harzkanäle induziert, weshalb der Harzfluss bei diesen Versuchsbäumen über den Saisonverlauf gestiegen ist. Fichten, die lediglich Bohrversuche, aber keine Einbohrungen zu verzeichnen hatten, zeigten zwischen Anfang Juli und Ende August abnehmende Harzflussraten. Ende Juni sind keine Daten vorhanden, da während dieses Befallsversuchs keine Bohrversuche gefunden wurden. Der Harzfluss der Versuchsbäume, für welche die Käfer kein irgendwie geartetes Interesse zeigten, befand sich über den Untersuchungszeitraum hinweg im mittleren Bereich und änderte sich nur leicht.

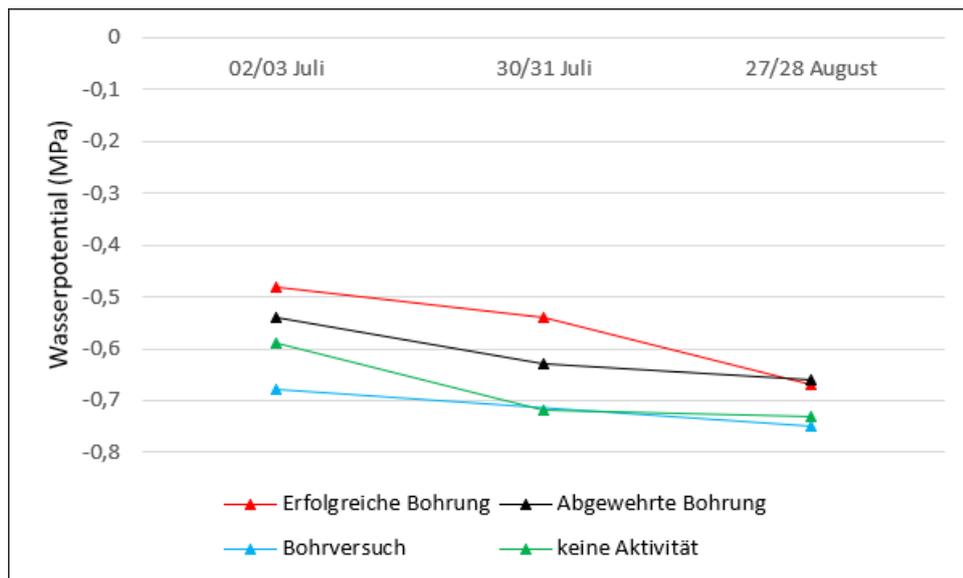


Abbildung 50: Zweigwasserpotential (Mittelwerte) der Versuchsbäume in Bezug auf beobachtete Befallsmuster (rot = Bohrungen ohne Harz, schwarz = Bohrungen mit Harz, blau = Bohrversuche, grün = keine Aktivität)

Das Zweigwasserpotential sank über den Untersuchungszeitraum generell ab, bei Bäumen ohne Einbohrungen oder Bohrversuchen waren die Werte jedoch am stärksten negativ (Abb. 50). Auch bei Fichten mit erfolgreichen und abgewehrten Einbohrungen verringerte sich das Zweigwasserpotential im Saisonverlauf.

Die vier Kategorien in den Abbildungen 49 und 50 sind ebenso hierarchisch strukturiert wie in den Abbildungen 47 und 48 (vgl. S. 78). Die Anzahl der Versuchsbäume, die während der drei ausgesuchten Termine (2./3. Juli, 30./31. Juli und 27./28. August) in diese vier Kategorien eingeteilt wurden, variierte. Anfang Juli wurden 3 Fichten mit erfolgreichen Bohrungen (rot) gezählt, 5 mit abgewehrten Bohrungen (schwarz), ein Versuchsbaum mit Bohrversuchen (blau) und elf Fichten ohne Borkenkäferaktivitäten (grün). Ende Juli wurde lediglich ein Baum mit erfolgreichen Bohrungen gezählt, erneut fünf Fichten mit abgewehrten Bohrungen und 14 ohne Borkenkäferaktivitäten. Während dieses Befallsversuchs gab es keine Versuchsbäume mit Bohrversuchen, an welchen keine Bohrungen festgestellt wurden. Ende August wurden insgesamt 15 Versuchsbäume ohne Borkenkäferaktivität gezählt. Lediglich eine Fichte wurde mit erfolgreichen Bohrungen und drei mit abgewehrten Bohrungen gezählt. Die Ergebnisse zeigen, dass während des Befallsversuchs Ende August nur ein Baum mit Bohrversuchen, jedoch ohne Bohrungen gezählt wurde.

Baumwasserversorgung, Harzfluss und Befallsmuster an ausgewählten Versuchsterminen

Die Farbkodierung der beiden Varianten (abgedeckte Fichten als Punkte und Kontroll-Fichten als Dreiecke dargestellt) in den Abbildungen 51, 52 und 53 sind ebenso hierarchisch gegliedert wie in Abbildung 47 bzw. 48. An erster Stelle werden Bäume in rot dargestellt, an welchen erfolgreiche Bohrungen festgestellt wurden, unabhängig davon, ob und wie viele abgewehrte Bohrungen oder Bohrversuche gezählt wurden. An nächster Stelle folgen Fichten mit abgewehrten Bohrungen, falls keine erfolgreichen Bohrungen festgestellt werden konnten und unabhängig davon, ob und wie viele Bohrversuche stattgefunden haben. An dritter Stelle folgen in blau jene Versuchsbäume, an welchen lediglich Bohrversuche, aber keine Bohrungen festgestellt wurden. Die letzten beiden Symbole in grün zeigen abgedeckte Fichten und Kontroll-Fichten ohne Borkenkäferaktivität während des besagten Versuchstermins. Die Abbildungen geben zudem Auskunft über die Mittelwerte der Harzflussraten und des Zweigwasserpotentials während des jeweiligen Befallsversuchs (2./3. Juli, 30./31. Juli, 27./28. August)

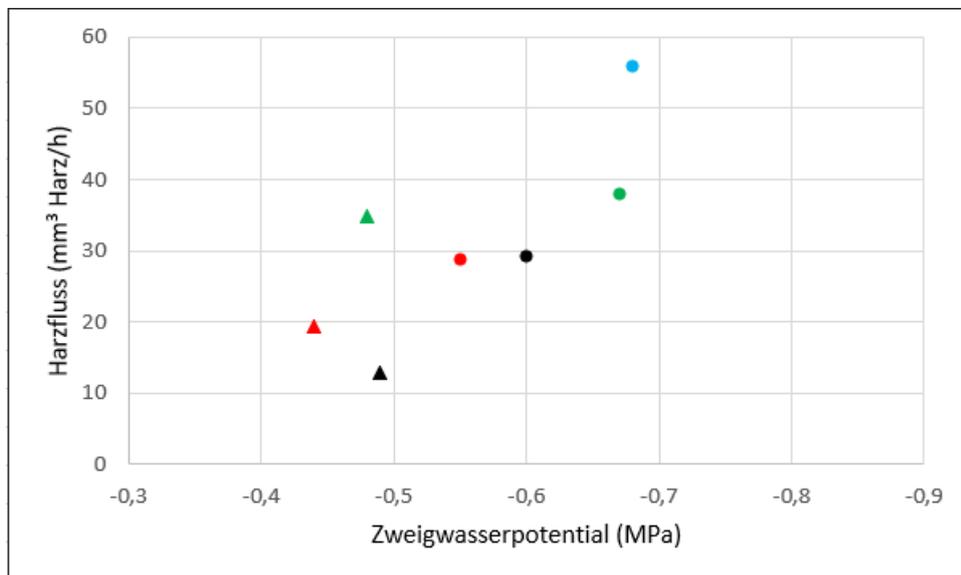


Abbildung 51: Versuchsergebnisse vom 3. Juli 2019; Zusammenhang zwischen Zweigwasserpotential und Harzflussraten (Mittelwerte) nach den Versuchsvarianten (Kreis = abgedeckte Fichten, Dreieck = Kontroll-Fichten) und in Bezug auf beobachtete Befallsmuster (rot = Bohrungen ohne Harz, schwarz = Bohrungen mit Harz, blau = Bohrversuche, grün = keine Aktivität)

Am 3. Juli hatten jene abgedeckten Fichten, an denen lediglich Bohrversuche festgestellt wurden, im Mittel die höchsten Harzflussraten, gefolgt von Bäumen, bei denen keine Käferaktivität registriert wurde (Abb. 51). Kontrollbäume und abgedeckte Fichten mit erfolgreichen und abgewehrten Einbohrungen wiesen mittlere bis relativ geringe Harzflussraten auf. Befallene Bäume waren grundsätzlich gut wasserversorgt. Abgedeckte Fichten, an welchen lediglich Bohrversuche oder gar keine Käferaktivität festgestellt wurden, hatten am 3. Juli die niedrigsten gemessenen Zweigwasserpotentiale.

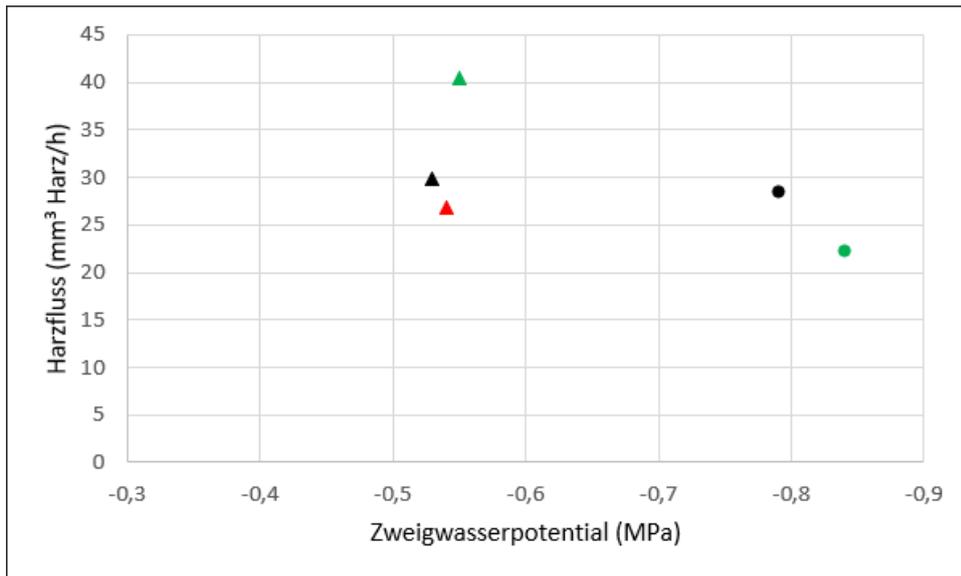


Abbildung 52: Versuchsergebnisse vom 31. Juli 2019; Zusammenhang zwischen Zweigwasserpotential und Harzflussraten (Mittelwerte) nach den Versuchsvarianten (Kreis = abgedeckte Fichten, Dreieck = Kontroll-Fichten) und in Bezug auf beobachtete Befallsmuster (rot = Bohrungen ohne Harz, schwarz = Bohrungen mit Harz, blau = Bohrversuche, grün = keine Aktivität)

Auch am 31. Juli lagen die Kontrollbäume, an denen keine Käferaktivität festgestellt wurde, in Bezug auf Harzflussraten im oberen Bereich (Abb. 52). Im Vergleich dazu hatten die abgedeckten Fichten, an denen weder Einbohrungen noch Bohrlöcher gefunden wurden, viel geringere Harzflussraten als die der Bäume zu Beginn des Monats. Bäume mit Einbohrungen wiesen mittlere Harzflussraten auf. Das Zweigwasserpotential der befallenen Bäume wies im Vergleich zum Monatsbeginn einen größeren Schwankungsbereich auf. Das niedrigste mittlere Zweigwasserpotential konnte bei abgedeckten Fichten ohne Borkenkäferaktivitäten ermittelt werden.

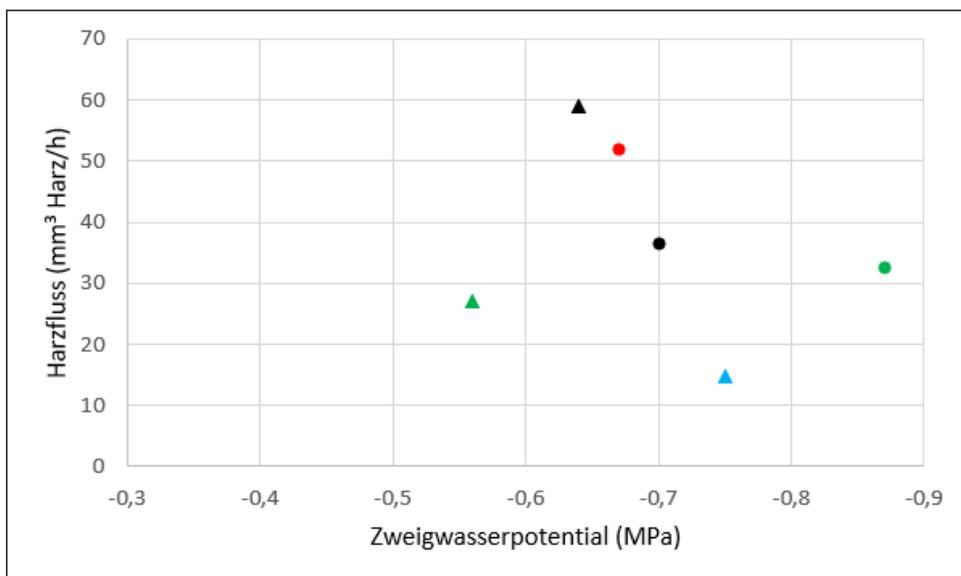


Abbildung 53: Versuchsergebnisse vom 28. August 2019; Zusammenhang zwischen Zweigwasserpotential und Harzflussraten (Mittelwerte) nach den Versuchsvarianten (Kreis = abgedeckte Fichten, Dreieck = Kontroll-Fichten) und in Bezug auf beobachtete Befallsmuster (rot = Bohrungen ohne Harz, schwarz = Bohrungen mit Harz, türkis = Bohrversuche, grün = keine Aktivität)

Am 28. August hatten jene Kontrollbäume, an denen lediglich Bohrversuche gefunden wurden, im Durchschnitt die niedrigsten Harzflussraten. Jene Kontrollbäume, an denen Einbohrungen mit Harzfluss festgestellt wurden, hatten Ende August die höchsten Harzflussraten. Die abgedeckten Fichten mit erfolgreichen Einbohrungen zeigten ebenfalls relativ hohe Harzflussraten. Abgedeckte Bäume mit abgewehrten Einbohrungen zeigten vergleichsweise mittlere Harzflussraten, ebenso wie Fichten derselben Variante, an denen keine Käferaktivität registriert wurde. Das mittlere Zweigwasserpotential befallener Bäume mit Bohrungen lag in einem relativ engen, mittleren Bereich zwischen -0,64 bis -0,70 MPa. Das niedrigste mittlere Zweigwasserpotential konnte für abgedeckte Fichten ohne Borkenkäferaktivitäten ermittelt werden. Im Vergleich dazu waren Kontroll-Fichten, die keine Einbohrungen oder Bohrversuche hatten, am wenigsten trockengestresst.

4 Diskussion

Langanhaltende Trockenstressperioden werden als entscheidender Auslöser für den Befall durch Buchdrucker (*I. typographus*) angesehen. Zahlreiche Studien zeigen, dass Massenvermehrungen durch rindenbrütende Borkenkäfer, die sich im Lauf der Evolution an die Abwehrmechanismen ihrer Wirtsbäume angepasst haben, weltweit für Millionen Festmeter Schadholz verantwortlich sind. Die Abwehrkapazitäten der Fichte (*P. abies*) können durch massive Angriffe des Buchdruckers erschöpft werden, weil diese Borkenkäferart mit Hilfe von Aggregationspheromonen weitere Artgenossen anlocken kann, damit die Abwehr- und Resistenzmechanismen des Baumes überwindet und ihn schließlich besiedeln kann (Franceschi et al., 2005; Baier & Netherer, 2019). *Ips typographus* überträgt zudem assoziierte Bläuepilze, die sich parallel zur Brutentwicklung im Bast und Holz ausbreiten und denen aufgrund ihrer Pathogenität eine Rolle bei der Überwindung der Widerstandskraft der Wirtsbäume zugesprochen wird (Kirisits, 2010; Baier & Netherer, 2019; Schopf et al., 2019).

Die aktuellen Ergebnisse werden vergleichbaren Daten (vergleichbare Versuchsfläche in unmittelbarer Nähe der aktuellen Studie, vergleichbares Versuchsdesign und Messmethoden), der Rosalia Roof Study I (2012/2013) gegenübergestellt. Diese Untersuchung fand auf einer vergleichbaren Versuchsfläche in unmittelbarer Nähe der in dieser Arbeit untersuchten Fläche statt. Auch die Messmethoden und das Versuchsdesign sind vergleichbar, wobei im Unterschied zur hier untersuchten Versuchsfläche Gruppen mehrerer Bäume abgedeckt wurden und es auch eine Variante mit Teilabdeckung (die weniger Niederschlag als in nicht abgedeckten Bereichen zuließ) gab (Netherer et al., 2015). Beim Vergleich wurde besonderer Fokus auf den Zeitraum 2012 gelegt, weil es sich dabei um das erste Jahr des Forschungsprojekts handelte, im Laufe dessen Trockenstress an den Versuchsbäumen initiiert wurde. Auch das Versuchsjahr 2019 war die erste Saison nach dem Aufbau der Dachkonstruktionen im Herbst 2018.

Ein Unterschied zwischen den Experimenten war die Messung des osmotischen Potentials des Phloems bei voller Sättigung im Jahr 2012 im Gegensatz zur Messung des relativen Wassergehalts der Zweige im Jahr 2019. Außerdem wurden bereits im ersten Versuchsjahr der aktuellen Studie Borkenkäfer-Befallsversuche durchgeführt, während dies in der früheren Untersuchung erst im zweiten Jahr der Trockenstress-Manipulation erfolgte (2013) (Netherer et al., 2015).

Dürreperioden sind ein prädisponierender Faktor dafür, dass *P. abies* als Wirtsbaum deutlich anfälliger für Borkenkäferbefall wird (Matthews et al., 2018). Mehrere Studien (Bentz et al., 2019; Seidl et al., 2016) bestätigen die Tendenz, dass Borkenkäferkalamitäten mit deutlichen Niederschlagsdefiziten und stark erhöhten Lufttemperaturen in Zusammenhang stehen (beide sind essenzielle Faktoren, welche eine Entwicklung von *I. typographus* beschleunigen und mehr als eine Käfergeneration pro Jahr ermöglichen). Im Vergleich dazu gibt es nur sehr wenige Untersuchungen, die sich mit der Veränderung baumphysiologischer Parameter während langanhaltender Trockenperioden und der damit einhergehenden Attraktivität der Bäume für den Buchdrucker auseinandersetzen. Mit Hilfe der aktuellen Versuchsreihe konnten Veränderungen des physiologischen Zustandes der Versuchsbäume (Zweigwasserpotential, relativer Wassergehalt der Zweige) und ihrer Abwehrkapazität (Harzfluss) im ersten Versuchsjahr eines Trockenstressexperiments (Rosalia Roof Project II) beobachtet werden. Die Ergebnisse deuten auf keinen Zusammenhang zwischen beginnendem Trockenstress und

Buchdruckerbefall hin. Bäume mit vermehrten Einbohrungen von *I. typographus* in der Rinde hatten höhere Zweigwasserpotentiale, waren also weniger gestresst als Fichten ohne Befall. Aus diesem Grund besteht die Annahme, dass leichter Trockenstress die Abwehrbereitschaft der Bäume leicht erhöhen kann und diese die Wirte weniger attraktiv für Borkenkäfer macht. Zudem stieg der Harzfluss über den Untersuchungszeitraum bei Versuchsbäumen mit Einbohrungen deutlich an, das heißt diese Bäume konnten ihre Abwehrkräfte intensivieren. Diese steigende Abwehrbereitschaft kann auf die Induktion von Abwehrmechanismen durch vorangegangener Einbohrungen zurückgeführt werden. Die Ergebnisse zeigen daher, dass vitale Fichten eine attraktivere Wirkung auf *I. typographus* hatten als Versuchsbäume mit leichten Wasserdefiziten.

4.1 Wasserversorgung und Trockenstress der Versuchsbäume

„Wie veränderte sich der Bodenwassergehalt auf der Versuchsfläche (unter abgedeckten Bäumen im Vergleich zu Kontrollbäumen) im Untersuchungszeitraum?“

Ein essenzieller Bestandteil des Versuchsdesigns des Rosalia Roof Project II war die künstliche Herbeiführung von Wassermangel bei der Hälfte der Versuchsbäume mit Hilfe von großflächigen Abdeckungen. Das Fernhalten und Ableiten des Niederschlagswassers ist eine häufig genutzte Methode, um chemische, physikalische und baumphysiologische Auswirkungen von Trockenheit auf Waldökosysteme zu erforschen (Netherer et al., 2016). Die regelmäßig auf der Versuchsfläche durchgeführten TDR-Messungen zeigten, dass der obere Bodenhorizont unter den Dachkonstruktionen stets trockenere Bedingungen aufwies als der Boden in der Umgebung der Kontrollbäume. Die Effektivität von Dachkonstruktionen für eine künstliche Herbeiführung von Bodentrockenheit zeigte sich bereits im Zuge des ersten Rosalia Roof Project (Netherer et al., 2015).

Werden die volumetrischen Bodenwassergehalte der Versuchsvarianten „Vollabdeckung“ und „Kontrolle“ der Versuchsjahre 2012 und 2019 verglichen, zeigen sich zwar einerseits deutliche Unterschiede, andererseits aber auch auffällige Gemeinsamkeiten. Die Ergebnisse der Mittelwerte ähnelten sich stark. Die mittlere Bodenfeuchte unter den abgedeckten Fichten lag 2012 zwischen 7,0 und 13,5%, im Jahr 2019 hingegen zwischen 8,9 und 12,3%. Der durchschnittliche Bodenwassergehalt der Kontroll-Fichten war in beiden Jahren deutlich höher als bei den abgedeckten Bäumen und betrug 2012 zwischen 16,0 und 25,0% und 2019 zwischen 14,2 und 25,4% (Netherer et al., 2015).

Die Bodenwassergehalte wurden in der vorliegenden Untersuchung wie auch 2012 nur punktuell bestimmt und hängen daher stark von kleinstandörtlichen Bodenbedingungen ab. Zudem wurden ausschließlich 30 cm lange Messstäbe verwendet, wodurch Bodenwassergehalte in tieferen Bodenschichten nicht ermittelt werden konnten. Die Fichte bildet jedoch ein Senkerwurzelsystem mit starken Hauptseitenwurzeln aus, die sich vorwiegend in den obersten 30 cm des Bodens ausbreiten (Braun, 1998). Die Messmethode bedingte, dass Bodenwassergehalte nur an Stellen bestimmt wurden, an denen der Skelettanteil niedrig und der Boden gründiger war, was ein Einschlagen der Stäbe ermöglichte. Unter den Dächern wurden jeweils zwei Messpunkte installiert, die meist ähnliche Bodenfeuchtwerte aufwiesen und sich nur in Ausnahmefällen (Baum 9) deutlich voneinander unterschieden. Bodenwassergehalte und Niederschlagsdaten zeigten einen parallelen Verlauf. Beispielsweise stiegen im Zuge der intensiven Niederschläge im Mai auch die Bodenwassergehalte im Bereich der Kontrollbäume stark an.

Die Monate April, Juli und August 2019 waren deutlich niederschlagsärmer als die Monate Mai und Juni 2019. Die größten Niederschlagsmengen wurden Mitte Mai und Mitte Juni registriert. Während der Sommermonate Juli und August 2019 wurde die Temperaturmarke von 25 °C an zwanzig Tagen überschritten. Im Vergleich dazu wurde diese Marke im Jahr 2012 im selben Zeitraum lediglich zwei Mal überschritten, im Folgejahr 2013 hingegen an drei Tagen (Netherer et al., 2015). Damit war zwar der Mai 2019 vergleichsweise kalt, die gesamte Saison in Summe aber wärmer als die Versuchsjahre 1 und 2 des Rosalia Roof Project I.

Der volumetrische Bodenwassergehalt ist in Bezug auf den Wasserstress der untersuchten Fichten aussagekräftig und kann nach den Ergebnissen der Untersuchungen 2019 als Indikator herangezogen werden. In Abbildung 14 wird der Zusammenhang zwischen Bodenwassergehalt und Zweigwasserpotential, welches als verlässlicher Zeiger für Wasserstress gilt, dargestellt. Die Ergebnisse der Mittelwerte beider Versuchsvarianten (abgedeckte Fichten und Kontroll-Fichten) von 4 ausgewählten Messterminen (20./21. Mai, 2./3. Juli, 30./31. Juli und 27./28. August) zeigen, dass die Kontrollbäume, die während des gesamten Untersuchungszeitraums besser wasserversorgt waren, ein höheres Zweigwasserpotential hatten, als Fichten mit Abdeckungen.

„Wie veränderten sich physiologische Parameter der Versuchsbäume (Zweigwasserpotential und relativer Wassergehalt der Zweige) im Untersuchungszeitraum?“

Das Zweigwasserpotential (pre-dawn) ist ein baumphysiologischer Parameter, der als zuverlässiger Indikator für Wasserdefizit und Trockenstress bei Fichte gilt (Rothe et al., 2002). Die Zweigproben, die für die Wasserpotential-Messungen herangezogen wurden, wurden vom untersten Drittel der Baumkrone der Versuchsbäume geworben. Es stellte sich als großer Vorteil heraus, dass die Messungen mit Hilfe der Scholander-Bombe vor Ort durchgeführt werden konnten. Auf diese Weise wurde das Zweigwasserpotential der frisch geworbenen Zweige ohne Zeitverlust auf der Versuchsfläche gemessen. Dadurch konnten Wasserverluste der Zweige durch zu lange Lagerung vermieden werden. Pro Baum wurden jeweils vier Zweigproben gemessen, die sich im Zweigwasserpotential kaum voneinander unterschieden, was auf die Robustheit und Verlässlichkeit der Messwerte hinweist. Über den Untersuchungszeitraum hinweg ist das Zweigwasserpotential der abgedeckten Fichten kontinuierlich gesunken, während sich die Werte der Kontrollbäume nur minimal verringerten.

Im Vergleich zu Ergebnissen des Rosalia Roof Project I zeigt sich, dass die Versuchsbäume in der aktuellen Studie ein deutlich höheres Zweigwasserpotential aufwiesen und vor allem die abgedeckten Fichten weniger gestresst waren als die großflächiger vom Regen abgeschirmten Versuchsbäume im Jahr 2012 (Netherer et al., 2015). Die überdachten Fichten 1 bis 10 wiesen aktuell Werte zwischen -0,51 und -0,98 MPa auf, weshalb keinesfalls von starkem Trockenstress gesprochen werden kann. Ein Wasserpotential von etwa -4,0 MPa ist für *P. abies* hinsichtlich Trockenstress ein kritischer Wert (Choat et al., 2012). Bei einem Zweigwasserpotential zwischen -0,5 und -1,0 MPa sind die Öffnung der Stomata und die CO₂-Aufnahme lediglich leicht eingeschränkt (Schopfer & Brennicke, 2010).

Bei den Messergebnissen des Zweigwasserpotentials beider Versuchsvarianten in den Versuchsjahren 2012 und 2019 zeigen die Mittelwerte der abgedeckten Bäume und Kontroll-Fichten markante Unterschiede. Im Jahr 2012 lag das Zweigwasserpotential der abgedeckten Versuchsbäume im Durchschnitt zwischen -2,50 und -0,65 MPa, 2019 hingegen zwischen -0,83 und -0,65 MPa. Auch bei den Kontrollbäumen zeigen sich bei den Mittelwerten

markante Differenzen: 2012 betrug das Zweigwasserpotential im Mittel zwischen -1,07 bis -0,62 MPa, im Jahr 2019 reichte es hingegen von -0,62 bis -0,48 MPa. Diese Werte zeigen, dass die Versuchsbäume 2012 deutlich stärkerem Trockenstress ausgesetzt waren als 2019.

Als weniger aussagekräftig erwies sich der relative Wassergehalt der Zweige. Dieser Parameter wies beim Großteil der Versuchsbäume starke Schwankungen auf, die im Gegensatz zum Zweigwasserpotential in keinem Zusammenhang mit der aktuellen Baumwasserversorgung standen (Abb. 17). Die heterogenen Messwerte können mehrere Ursachen haben. Ein möglicher Grund liegt in der geringen Größe der verwendeten Zweigproben, die während der Sättigung im Labor durch eine kleine Anzahl an Tracheiden nur geringe Wassermengen aufnehmen konnten. Damit waren die Unterschiede im Gewicht nur gering. Ein weiteres Problem kann daher rühren, dass die Zweigproben bereits für die Messung des Zweigwasserpotentials verwendet wurden. Dadurch ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass die Zweigproben bzw. die wasserleitenden Tracheiden aufgrund des angewandten Drucks beschädigt wurden. Bei zukünftigen Messungen ist zu empfehlen, zusätzlich größere Zweigproben zu sammeln und für die Ermittlung des relativen Wassergehalts separate Zweigproben zu verwenden.

Trockenstress während der frühen Vegetationsperiode kann das Wachstum von Bäumen erheblich einschränken (Rothe et al., 2005). Langfristig kann unter Stress das Wachstum neuer Triebe völlig ausfallen. Ein Indikator für fortschreitenden Trockenstress bei Fichte ist das verstärkte Ausbilden von Blüten. In der Arbeit von Rothe (2005) zeigte sich, dass Bäume nur während der Vegetationsperiode auf Trockenstresssymptome untersucht werden sollten.

In den Wintermonaten sind gemessene Daten weniger aussagekräftig, weil bei niedrigen Temperaturen die physiologische Aktivität der Fichte deutlich reduziert ist (Rothe et al., 2005). Beobachtungen von Rothe et al. (2005) aus den Jahren 1997 und 1998 zeigen, dass Trockenstressperioden zeitlich in Abschnitte eingeteilt werden können. Dabei wurde festgestellt, dass langanhaltende Trockenphasen die physiologische Aktivität und die Abwehrfähigkeit von Fichten zwar stark beeinträchtigen können, diese aber nicht für das Absterben verantwortlich sind. *Picea abies* kann sich an die Gegebenheiten extremer Trockenheit anpassen. Für angepasste Individuen besteht eine hohe Wahrscheinlichkeit, lange Trockenstressperioden zu überdauern (Rothe et al., 2005).

4.2 Baumabwehrstatus

„Wie veränderte sich die Abwehrreaktion der Versuchsbäume (Harzfluss) im Untersuchungszeitraum?“

Die an den Versuchsbäumen gemessenen Harzflussraten waren sehr unterschiedlich, sowohl an den Einzelbäumen, im Vergleich zwischen Baumindividuen und im zeitlichen Verlauf. Mit den steigenden Lufttemperaturen wurden auch die gemessenen Harzflussraten höher. Auch bei der Rosalia Roof Study I wurden ähnliche Ergebnisse erzielt. Im Jahr 2012 stiegen die Harzflussraten im Verlauf der Vegetationsperiode ebenfalls an und erreichten im August die höchsten Werte (bei Kontrollbäumen lag der Maximalwert bei 40 mm³ Harz/h) (Netherer et al., 2015).

Überraschenderweise ergab sich 2019 eine negative Korrelation zwischen Wassermangel und Harzflussraten, dies zeigt der Vergleich mit den Ergebnissen des Zweigwasserpotentials. Tendenziell stiegen in der vorliegenden Untersuchung die mittleren Harzflussraten mit zunehmend negativem Zweigwasserpotential an (in 3 von 4 Fällen, Abb. 48). Ende Juli gab es einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen Harzfluss und Zweigwasserpotential. Während dieses Messtermins bestand die Tendenz, dass die Harzflussraten mit weniger negativem Zweigwasserpotential anstiegen. An den drei anderen Terminen (21. Mai, 3. Juli und 28. August) waren die Korrelationen zwischen Harzfluss und Zweigwasserpotential nicht signifikant. Das bedeutet, dass die Harzflussraten mit zunehmend negativem Zweigwasserpotential anstiegen. Ebenso sind die Harzflussraten im Durchschnitt bei jenen Versuchsbäumen über den Untersuchungszeitraum gestiegen, bei denen erfolgreiche und abgewehrte Einbohrungen festgestellt wurden. Leichter Trockenstress und Borkenkäferbefall haben den Harzfluss der Versuchsbäume offenbar angeregt, indem vermutlich durch die Einbohrungen traumatische Harzkanäle gebildet wurden. Die Abbildungen 49 und 50 zeigen die Tendenz, dass Borkenkäferbohrungen sich stärker auf die Zunahme der Harzflussraten der Versuchsbäume ausgewirkt haben als der zunehmende leichte Trockenstress. Bei Bäumen mit erfolgreichen oder abgewehrten Bohrungen stiegen die Harzflussraten deutlich stärker als bei Fichten mit Bohrversuchen oder ohne jegliche Borkenkäferaktivität. Im Vergleich dazu sank das Zweigwasserpotential bei allen vier Kategorien gleichmäßig. Zudem hatten Versuchsbäume mit Bohrungen im Durchschnitt höhere Zweigwasserpotentiale als Fichten mit Bohrversuchen oder ohne Borkenkäferaktivitäten.

Der direkte Vergleich der aktuellen Ergebnisse mit den Werten von 2012 zeigt, dass die abgedeckten Fichten zwischen Mai und August 2019 deutlich höhere mittlere Harzflussraten (26,0 mm³ Harz/h) aufwiesen als die künstlich wassergestressten Bäume im früheren Versuch (12,0 mm³ Harz/h). Im Gegensatz dazu hatten die Kontrollbäume 2012 mit 24,0 mm³ Harz/h minimal höhere Durchschnittswerte als jene im Jahr 2019 (23,76 mm³ Harz/h). Dieses Ergebnis bestätigt auch die Schwankungsbreite der Harzflussraten in beiden Versuchsjahren. Die mittleren Harzflussraten der abgedeckten Versuchsbäume waren 2019 insgesamt im Durchschnitt höher (8,7 bis 37,0 mm³ Harz/h) als 2012 (1,0 bis 24,0 mm³ Harz/h). Die Mittelwerte der Kontrollbäume zeigen bei einem Vergleich der beiden Versuchsjahre deutlich geringere Unterschiede, dafür aber eine höhere Schwankungsbreite des Harzflusses: 2012 lagen die Harzflussraten bei 4,0 bis 40,0 mm³ Harz/h und 2019 bei 4,3 bis 35,8 mm³ Harz/h (Netherer et al., 2015).

Steigende Lufttemperaturen verstärken die Harzproduktion von Nadelbäumen und führen dazu, dass die Harzflussraten auf der Südseite eines Stammes höher sind als auf der Nordseite (zitiert aus Rosner & Hannrup, 2004). Aus diesem Grund wurden die Harzflussmessungen an der Ost- und Westseite des Stammes der Versuchsbäume durchgeführt, beginnend in den Abendstunden, um direkte Sonneneinstrahlung zu verhindern und etwaige Abweichungen zu vermeiden.

Starker Trockenstress kann die Produktion bestimmter Terpene verringern, weil die Aktivität des Enzyms Monoterpen-Cyclase eingeschränkt ist. Eine geringere Harzproduktion kann somit ein Grund dafür sein, dass die Anfälligkeit trockengestresster Bäume für Borkenkäferbefall steigt (zitiert aus Rosner & Hannrup, 2004). Frühere Studien (Christiansen & Horntvedt, 1983, in Schroeder, 1990) zu den Harzflussraten von *P. abies* dokumentierten eine große Bandbreite an Harzmengen, die an unterschiedlichen Stellen desselben Baumes und an verschiedenen Fichten gemessen wurden. Die Ergebnisse der aktuellen Studie bestätigen diese Beobachtungen, da die Harzflussraten bei abgedeckten Fichten und Kontroll-Fichten heterogene Werte aufweisen (vgl. Abb. 20). Zudem zeigen die Ergebnisse, dass sich auch die Messwerte auf Ost- und Westseite des Stammes derselben Versuchsbäume unterscheiden. Aus diesem Grund sind punktuelle Messungen der Harzflussrate am Stamm nicht allzu aussagekräftig. Trotz der großen baumindividuellen Schwankungsbreite des Harzflusses ist es aber möglich, Fichten in Bezug auf die Stärke ihres Harzflusses einzuordnen. Dazu sind jedoch wiederholte Harzflussmessungen, wie sie in dieser Arbeit durchgeführt wurden, nötig (Schroeder, 1990).

Die Harzflussraten von *P. abies* hängen unter anderem von der Lage und der Anatomie der radial verlaufenden Harzkanäle und des sekundären Phloems ab. Außerdem ist es entscheidend, ob es sich dabei um traumatische Harzkanäle handelt oder nicht. Saisonale Unterschiede, die auch 2019 festgestellt wurden, sind auf die Temperaturunterschiede zwischen den Frühlingsmonaten und dem Spätsommer zurückzuführen. Die niedrigen Harzflussraten im Frühling hängen zudem mit der geringeren physiologischen Aktivität der Bäume zusammen, die während der Vegetationsperiode stetig zunimmt. Die Harzflussraten nehmen mit steigenden Temperaturen des Phloems und mit einer erhöhten Sonneneinstrahlung am Stamm zu (Baier et al., 2002; Blackwell, 2011).

Fichten mit mittleren Harzflussraten wurden häufiger von den Versuchskäfern angegriffen als Bäume, die sehr niedrige Harzflussraten aufwiesen. Dies bestätigt die Annahme, dass das Baumharz einen wesentlichen Einfluss auf die Attraktion von *I. typographus* hat. Der Buchdrucker reagiert in der frühen Befallsphase positiv auf volatile Rindeneinhaltsstoffe, die von *P. abies* abgegeben werden (Kairomone) (Baier & Netherer, 2019). Die Theorie der „Primärattraktion“ geht davon aus, dass *I. typographus* von leichtflüchtigen Lockstoffen wie α -Pinen, die sich in großen Mengen im Baumharz befinden, angelockt wird. Diese Attraktion wird durch die Käfer verstärkt, indem sie Harzgänge im Stamm beschädigen und zusätzliche Volatile freisetzen (Bellmann et al., 2007).

4.3 Attraktivität und Abwehrkapazität der Versuchsbäume für Buchdruckerbefall

„Welche Befallsmuster ergaben sich an den Versuchsbäumen in Abhängigkeit vom physiologischen Zustand und der Abwehrbereitschaft der Fichten über den Untersuchungszeitraum?“

Während des Untersuchungszeitraums 2019 wurden insgesamt neun Befallsversuche durchgeführt, bei denen jeweils eine Befalls-Box an den Stamm eines Versuchsbäumchen befestigt wurde. An die Befalls-Box wurde die Ansatzdose geschraubt, die meist 20 Borkenkäfer aus der institutseigenen Zucht enthielten. Während des etwa 24-stündigen Befallsversuchs konnten sich die Käfer frei in diesem System bewegen, hatten somit Spielraum in ihrem Verhalten.

Während des ersten Befallsversuchs Ende Mai blieben die meisten Borkenkäfer in den Ansatzflaschen. Dieses Verhalten ist auf die niedrigen Lufttemperaturen im Mai zurückzuführen (12,0 °C Tagesdurchschnittstemperatur am 21. Mai 2019). Für die Flugaktivität von *I. typographus* ist eine Mindesttemperatur von 16,5 °C eine Grundvoraussetzung (Lobinger, 1994; Baier, 2019), was die Inaktivität der Käfer zu diesem Versuchstermin erklärt. Interessanterweise krabbelten jedoch einige Käfer auf die Baumrinde, wahrscheinlich um sich unter Rindenschuppen oder in anderen Verstecken zu verkriechen.

Beim Befallsversuch Anfang Juli wurden die meisten Käfer in der Befalls-Box wiedergefunden und nur wenige befanden sich auf der Rinde. Gleichzeitig wurden aber auch die vergleichsweise meisten Einbohrungen festgestellt. Zu diesem Termin betrug die durchschnittliche Lufttemperatur etwa 19,5 °C, was die Aktivität der Käfer förderte, aber sie nicht allzu sehr animierte zu fliegen und das System über die Exit-Boxen zu verlassen.

In die Exit-Box kletterten die meisten Borkenkäfer Mitte Juni. Während dieses Versuchs betrug die durchschnittliche Lufttemperatur 20 °C. Ob das Desinteresse der Borkenkäfer an den Versuchsbäumen an einer geringeren Attraktivität der Fichten zu diesem Zeitpunkt gelegen hat, ist schwer einzuschätzen. *Ips typographus* kann über seine Geruchsorgane in den Antennen eine Vielzahl an Terpenoiden und anderen Substanzen wahrnehmen, aber bis jetzt ist nicht ausreichend erklärt, inwieweit bestimmte Muster bzw. Konzentrationen an volatilen Terpenen die Attraktivität von Fichten beeinflussen (Schiebe et al., 2019).

Von den in Summe 58 Bohrungen, die über den Untersuchungszeitraum 2019 registriert wurden, konnten 38 Bohrlöcher (31 abgewehrt und 7 erfolgreich) den Kontroll-Fichten zugeordnet werden. Bei abgedeckten Versuchsbäumen wurden in Summe 20 (17 abgewehrt und 3 erfolgreich) gezählt. Damit zeigt sich, dass die Kontrollbäume für die angesetzten Borkenkäfer deutlich attraktiver waren als die abgedeckten Versuchsbäume. Zudem waren die abgedeckten Bäume prozentuell gesehen etwas erfolgreicher bei der Abwehr der sich einbohrenden Käfer (81,6% zu 85%). Die Resistenz von *P. abies* gegenüber rindenbrütenden Borkenkäfern kann sich bei moderatem Trockenstress verstärken, solange der Baum über genügend Kohlenstoffreserven verfügt (Baier & Netherer, 2019). Die Ergebnisse dieser Masterarbeit unterstützen diese Auffassung.

Zahlreiche Einbohrungen wurden wie oben beschrieben während des Befallsversuchs Anfang Juli registriert. Interessanterweise wurden zu diesem Zeitpunkt auch die meisten Borkenkäfer (1992 Stück) in der automatischen Pheromonfalle gefangen. Hohe Flugaktivität der natürlichen Käferpopulation im Lehrforst trat parallel zu intensiver Bohraktivität in den Befallsversuchen

auf. Diese Beobachtung wurde bereits in der Rosalia Roof Study I gemacht. Hier wurden die meisten Einbohrungen im Zeitraum des Frühlings- und Sommerflugs der natürlichen Käferpopulation registriert, obwohl die Käfer für die Befallsversuche aus der institutseigenen Zucht stammten und obwohl die Kontakte zwischen Bäumen und Borkenkäfern zeitlich limitiert waren. Diese zeitgleiche Dynamik der Käferaktivität ist wahrscheinlich auf Gegebenheiten wie Lufttemperaturen und chemischen Reizen von Wirtsbäumen auf die Käfer zurückzuführen, die in diesen Zeiträumen für *I. typographus* besonders vorteilhaft waren (Netherer et al., 2015).

Aufgrund der niedrigen Lufttemperaturen im Mai nahm die Anzahl gefangener Käfer in der Falle erst ab Juni 2019 zu, ab August sanken die Fangzahlen wieder langsam. Die hohen Fangzahlen im Hochsommer bestätigen, dass eine verstärkte Sonneneinstrahlung und steigende Lufttemperaturen das Schwärmverhalten von *I. typographus* stimulieren.

Die Befallsexperimente zeigten, dass das Interesse der Borkenkäfer an den einzelnen Versuchsbäumen unterschiedlich war und weniger von der Versuchsvariante (abgedeckte Fichten oder Kontroll-Fichten) als von Einzelbaumcharakteristika bestimmt wurde. Die beiden abgedeckten Bäume 3 und 4 wiesen an keinem der Versuchstermine Einbohrungen oder Bohrversuche auf. Die volumetrischen Bodenwassergehalte unter den Dächern waren an diesen Standorten vergleichsweise gering und die Bäume zeigten sehr geringe Harzflussraten und niedrige Zweigwasserpotentiale. Zwei Kontrollbäume (K3 und K4) zeigten im Gegensatz dazu auffällig viele erfolgreiche Einbohrungen. Auch bei diesen beiden Versuchsbäumen war der volumetrische Bodenwassergehalt unter allen Kontrollbäumen vergleichsweise gering (durchschnittlich 14%). Die Harzflussraten waren bei den Fichten mit den meisten erfolgreichen Einbohrungen deutlich höher als bei den Versuchsbäumen ohne Einbohrungen oder Bohrversuche (durchschnittlich 25,5 mm³ Harz/h). Die Bäume K3 und K4 hatten im Gegensatz zu den meisten anderen Versuchsbäumen ein hohes Zweigwasserpotential (im Durchschnitt -0,54 MPa). Grundsätzlich stiegen bei jenen Versuchsbäumen, bei denen die höchste Zahl an abgewehrten Einbohrungen festgestellt wurde, anfänglich niedrige oder mittlere Harzflussraten von Anfang Juli bis Ende August deutlich an. Fichten ohne Einbohrungen oder Bohrversuche, mit durchschnittlichen Harzflussraten, zeigten in Bezug auf diesen Parameter kaum Veränderungen. Die Harzflussraten bei Versuchsbäumen, bei denen lediglich Bohrversuche festgestellt wurden, verringerten sich im Laufe der Untersuchungen sogar (Abb. 49).

Fichten, die Borkenkäferangriffen ausgesetzt sind, können offenbar rasch reagieren und ihre Harzproduktion erhöhen. Dieser Umstand erwies sich 2019 als überraschend, da insgesamt ja nur wenige Einbohrungen pro Versuchsbäum festgestellt wurden und diese sehr lokal am Stamm erfolgten. Zudem wurde Harzfluss in einem Stammbereich gemessen, der zwei bis drei Meter unterhalb der Befalls-Boxen und Käferbohrungen lag. Da sich der Harzfluss nicht nur im Umfeld der Bohrlöcher erhöht hat, kann angenommen werden, dass die Zunahme der Harzflussraten keine lokale Reaktion ist, sondern eine systemische. Dennoch waren sowohl abgedeckte Fichten als auch Kontrollbäume, die erfolgreiche oder abgewehrte Bohrungen zu verzeichnen hatten, dazu in der Lage, ihre Harzproduktion über den Untersuchungszeitraum stetig zu erhöhen. Fichten bilden traumatische Harzkanäle im Holz, um erneute Angriffe abwehren zu können, auch bei sehr kleinen Verwundungen. Bei Wunden und Bohrlöchern verdampfen volatile Bestandteile des Baumharzes (z.B. Monoterpene), während die übrigen Substanzen verhärten und das Bohrloch verschließen (Baier & Netherer, 2019).

In Bezug auf das Zweigwasserpotential und damit dem Stresszustand der Versuchsbäume ergab sich ein interessantes Bild. Die Untersuchungen von 2019 bezüglich Zweigwasserpotential und Bohrverhalten der Buchdrucker zeigen im Vergleich zu den Ergebnissen der Rosalia Roof Study I ein entgegengesetztes Bild. Sehr gut wasserversorgte Bäume wiesen 2019 die höchste Anzahl an Einbohrungen auf, während verhältnismäßig niedrige Zweigwasserpotentiale die Attraktivität der Bäume für Befall verringerten. Somit waren die vitalsten Versuchsbäume für *I. typographus* attraktiver als Fichten mit beginnendem Trockenstress. Dies bestärkt die Annahme, dass leichter Trockenstress die Abwehrbereitschaft der Versuchsbäume erhöht und sie für *I. typographus* weniger attraktiv macht. Im Vergleich dazu zeigen die Ergebnisse von 2012 lediglich, dass erfolgreiche Bohrungen durch niedrige Harzflussraten und ein zunehmend negatives Zweigwasserpotential gefördert wurden.

Der Zeitraum, der ohne Niederschlag vergehen muss, um Trockenstress auszulösen, hängt von der Speicherkapazität des Bodens und der Evapotranspirationsrate des Baumes ab. In manchen Fällen wird eine gute Trockenresistenz von einer schlechten Wassernutzungseffizienz negativ beeinflusst. Die Wassernutzungseffizienz setzt sich aus dem Verhältnis von transpiriertem Wasser zu fixiertem Kohlenstoff in der Pflanze zusammen. Die Trockenresistenz ist zudem von der Tageszeit, der Jahreszeit, dem Genotyp, dem Alter der Pflanze und den Umweltbedingungen abhängig (Aroca, 2012).

Ein Vergleich der vorliegenden Ergebnisse mit jenen der Rosalia Roof Study I (Netherer et al., 2015; Matthews et al., 2018) kann Hinweise auf die zukünftige Attraktivität und Befallsgefährdung der Bäume bei anhaltendem Trockenstress oder akuter Trockenheit geben. Auch im Jahr 2013, dem zweiten Versuchsjahr dieser Studie, wurden an Kontrollbäumen in Summe mehr Einbohrungen gezählt als bei abgedeckten Fichten. Während die Kontrollbäume jedoch in der Lage waren, 63,64% aller Borkenkäferangriffe erfolgreich abzuwehren, konnten abgedeckte Fichten lediglich 41% aller Einbohrungen abwehren. Im Gegensatz dazu wehrten die abgedeckten Bäume 2019 etwas mehr Angriffe ab als die Kontrollbäume, wobei der Unterschied sehr gering war (85% zu 81,6% Abwehrerfolg). Dieses Ergebnis spricht dafür, dass das Abwehrpotential von *P. abies* mit beginnendem Trockenstress zunimmt und sich erst bei länger anhaltendem oder starkem Wasserdefizit verschlechtert. Die Ergebnisse von 2012 zeigen, dass bei Bäumen mit stark abfallendem Zweigwasserpotential die Anzahl erfolgreicher Bohrungen zunimmt. Bei langfristigen Stressphasen ist die Wahrscheinlichkeit erhöht, dass Abwehrmechanismen aufgrund von knapper werdenden Kohlenstoffreserven beeinträchtigt werden (Netherer et al., 2015).

Studien, die Trockenstress als Auslöser für Borkenkäferbefall untersucht haben, zeigen, dass Massenvermehrungen von *I. typographus* durch eine hohe Verfügbarkeit an Wirtsbäumen (Fichtenanteil), günstige Temperaturbedingungen für die Käferentwicklung und eine erhöhte Anfälligkeit der Bäume für Befall bei starker Trockenheit begünstigt werden, auch wenn keine abiotischen Störungen wie Sturmwurf vorliegen (Netherer et al., 2019).

Intensive Trockenstressphasen haben einen entscheidenden Einfluss auf die Abwehr von Fichten gegenüber Angriffen durch *I. typographus*. Durch die verringerte Wasserversorgung können die Bäume weniger Harz produzieren und haben auch insgesamt verringerte Abwehrkapazitäten. Diese Zusammenhänge sind nicht linear und werden maßgeblich durch die Dauer und Intensität der Trockenphase und die Standortbedingungen des Baumes beeinflusst (Baier & Netherer, 2019). Entscheidend für die Ergebnisse der aktuellen Studie ist, dass die Dächer

erst Ende des Jahres 2018 geschlossen wurden und die abgedeckten Fichten daher keinem starken Stress ausgesetzt waren. Dennoch wurden Veränderungen in baumphysiologischen Parametern und in der Abwehrreaktion (Harzfluss) der Versuchsbäume beobachtet. Diese Ergebnisse zeigen, dass die Fichten rasch auf die kurzfristig stark reduzierte Wasserversorgung reagiert haben.

4.4 Schlussfolgerungen

Die Ergebnisse dieser Masterarbeit zeigen, dass der Zusammenhang zwischen Trockenstress und Befall durch *I. typographus* nicht linear ist. Leichter Trockenstress kann die Abwehrbereitschaft von Fichten erhöhen. Die Anfälligkeit der Bäume für Trockenstress und Käferangriffe ist stark von baumindividuellen Eigenschaften abhängig. Die beobachteten Befallsmuster bestätigen, dass *I. typographus* nach Möglichkeit vitalere Fichten bevorzugt, auch wenn dies bedeutet, dass die Käfer die intakte Abwehr des Baumes überwinden müssen. Die Ergebnisse legen die Vermutung nahe, dass leichter Trockenstress sich negativ auf die Attraktivität des Wirtes auf *I. typographus* auswirkt. Die vorliegende Arbeit konzentrierte sich auf die ersten 24 Stunden des Befalls. Der weitere Verlauf des Käferbefalls wurde nicht untersucht, da die Käfer nach einem Tag von den Bäumen abgesammelt wurden. Somit konnten lediglich beginnende Einbohrungen und die Harzreaktion untersucht werden, nicht aber der potenzielle Bruterfolg der Käfer. Die Wahrscheinlichkeit ist als gering einzuschätzen, dass die angesetzten Käfer sich am Stamm etabliert und gebrütet hätten.

Welche Eigenschaften vitale Fichten so attraktiv für Borkenkäferbefall machen und wie sich die Zusammensetzung und Konzentration von flüchtigen Rindeninhaltsstoffen mit zunehmendem Stress der Bäume verändert ist nur wenig bekannt. Daher wäre es für zukünftige Studien wichtig, die Rindeninhaltsstoffe und volatilen Substanzen der Baumrinde von befallenen und nicht befallenen Bäumen näher zu untersuchen und den Einfluss von Trockenstress zu klären (Raffa et al., 2016). Solche Untersuchungen wurden 2020 im Rahmen des weiteren Verlaufs des Rosalia Roof Project II initiiert und sind derzeit am Laufen.

Frühere Forschungsergebnisse zeigen, dass bei Fichten mit steigenden Harzflussraten auch die Konzentration an Monoterpenen in der Rinde zunimmt, wenn die Bäume durch Bläuepilze inokuliert wurden. Zudem verändert sich bei diesen Bäumen die Monoterpenzusammensetzung erheblich (Baier et al., 2002). Für die aktuelle Studie wurde die Inokulation der Versuchsbäume erst 2020 durchgeführt und die Ergebnisse müssen erst ausgewertet werden.

Wie in bestimmten Quellen (Franceschi et al., 2005) beschrieben, bestätigen die Ergebnisse der aktuellen Studie, dass milder oder beginnender Trockenstress die Abwehrkapazität gegenüber Borkenkäfern leicht erhöht, etwa durch steigende Harzflussraten. Die Zunahme des Harzflusses ist jedoch in erster Linie bei Bäumen zu beobachten, an denen Einbohrungen stattgefunden haben. Dabei handelt es sich um eine induzierte Abwehr des Baumes. Ob diese positive Abwehrreaktion von *P. abies*, die durch anfängliche Trockenheit ausgelöst wird, auch die Zusammensetzung und Konzentration volatiler und nichtflüchtiger Rindeninhaltsstoffe auf eine Weise verändert, dass die Bäume weniger attraktiv oder anfällig für Borkenkäferangriffe sind, sollte in zukünftigen Forschungsprojekten untersucht werden.

5 Glossar

Cuticula: Schicht auf der Epidermis, die die äußerste Ebene der Sprossachse bedeckt

Epidermis: die äußerste Zellschicht des primären Pflanzenkörpers (äußerste Zellschicht der Sprossachse und der Wurzeln)

Kaiomone: flüchtige Botenstoffe, die von Wirtspflanzen abgegeben werden und eine Lockwirkung auf Borkenkäfer ausüben

Kambium: Gewebeschicht in der Sprossachse, die für das sekundäre Dickenwachstum verantwortlich sind

Mesophyten: Pflanzen, die einen gemäßigten Standort benötigen (weder trocken noch feucht)

Monophag: Lebewesen, die sich von nur einer oder wenigen Organismengruppen ernähren, leben monophag (sehr enges Nahrungsspektrum)

Parenchym: ein aus Parenchymzellen zusammengesetztes Gewebe, das in der Pflanze eine bestimmte Funktion ausübt (z.B. Stützgewebe)

Periderm: ein sekundäres Abschlussgewebe, das die Epidermis in Wurzeln und Sprossachsen ersetzt (beinhaltet Phellem, Phelloderm und Phellogen)

Phellem (Kork): Abschlussgewebe aus abgestorbenen Zellen, die Suberin enthalten

Phelloderm: Gewebe, das dem Parenchym des Cortex ähnlich ist

Phellogen (Korkkambium): Ein Lateralmeristem (Wachstumsgewebe), das als sekundäres Abschlussgewebe dient

Phloem: nährstoffleitendes Gewebe im Splintholz, das aus Siebröhrchen, Parenchym, Fasern und Sklereiden besteht

Schlagabraum: zurückbleibende Baumreste nach der Holzernte (Biomasse)

Senkerwurzeln: Baum bildet starke Horizontalwurzeln aus, aus denen Senkerwurzeln vertikal in den Boden wachsen (bei Fichten und Eschen)

Sklereiden: Sklerenchymzellen mit unterschiedlicher Gestalt und mit dicken lignifizierten Sekundärzellen

Stenökie (stenophag): Organismen, die sich auf eine bestimmte Nahrungsquelle spezialisiert haben (Nahrungsspezialisten)

Stomata: Öffnungen in der Epidermis, um Gasaustausch zu ermöglichen (Spaltöffnungen)

Terpene: chemische Verbindungen, die als sekundäre Inhaltsstoffe in Organismen vorkommen

Tracheen: früherer Ausdruck für Xylemgefäße

Tracheiden: Teil des Xylems, das keine Perforationen (Durchbrechungen) aufweist

Turgor: Druck des Zellsafts auf die Zellwand in Pflanzen

Volatile: flüchtige organische Verbindungen, die bei Temperaturen um 20°C verdampfen

Xerophyten: an trockene Standorte angepasste Pflanzen

Xylem: wasserleitendes Gewebe in Gefäßpflanzen, das zusätzlich als Festigungsgewebe dienen kann (sekundäres Xylem)

6 Quellenverzeichnis

- Altenkirch, W., Bogenschütz, H. (2002) Waldschutz: auf ökologischer Grundlage; Stuttgart Hohenheim, Ulmer Verlag; 434 S.
- Amann, G., Summerer, C. [Bearb.] (2003) Kerfe des Waldes: Taschenbildbuch der beachtenswertesten Käfer, Schmetterlinge und sonstigen Kerfe des mitteleuropäischen Waldes, ihrer Entwicklungsstufen und Fraßbilder; mit Textteil über Bau und Leben; 12. Auflage; Melsungen: Neumann Neudamm; 343 S.
- Aroca, R. (2012) Plant responses to drought stress - from morphological to molecular features; Berlin, Heidelberg: Springer; 466 S.
- Baier, P. (2019) Ausbreitung. In: Der Buchdrucker – Biologie, Ökologie, Management; Hoch G., Schopf A., Weizer G. (Hrsg.) Bundesforschungszentrum für Wald, Wien, S. 57-72.
- Baier, P., Führer, E., Kirisits, T., Rosner, S. (2002), Defence reactions of Norway spruce against bark beetles and the associated fungus *Ceratocystis polonica* in secondary pure and mixed species stands; Forest Ecology and Management, Vol. 159 (1), 73-86.
- Baier, P., Pennerstorfer, J., Schopf, A. (2007) PHENIPS – A comprehensive phenology model of *Ips typographus* as a tool for hazard rating of bark beetle infestation; Forest Ecology and Management, Vol. 249 (3), 171-186.
- Baier, P., Netherer, S. (2019) Wechselwirkungen des Käfers mit der Wirtsbaumart Fichte. In: Der Buchdrucker – Biologie, Ökologie, Management; Hoch G., Schopf A., Weizer G. (Hrsg.) Bundesforschungszentrum für Wald, Wien, S. 72-80.
- Bellmann, H., Honomichl, K., Jacobs, W. (2007) Biologie und Ökologie der Insekten: ein Taschenlexikon; München: München Elsevier, Spektrum Akademiker Verlag; 756 S.
- Bentz, B.J., Jönsson, A.M., Schroeder, M., Weed, A., Wilcke, R.A.I., Larsson, K. (2019) *Ips typographus* and *Dendroctonus ponderosae* models project thermal suitability for intra- and inter-continental establishment in a changing climate; Frontiers in Forests and Global Change 2; 1-17.
- Benz, G., Zuber, M. (1997) Die wichtigsten Forstinsekten der Schweiz und des angrenzenden Aus-lands; Zürich: Zürich Vdf, Hochschul-Verlag AG an der ETH; 121 S.
- Blackwell, E. (2011) Risk assessment of bark beetle outbreaks after an avalanche occurrence in the Dürrenstein Wildernis Area; Masterarbeit an der Universität für Bodenkultur Wien, Wien; 80 S.
- Blomqvist, M., Kosunen, M., Starr, M., Kantola, T., Holopainen, M., Saarenmaa, P.L. (2018) Modelling the predisposition of Norway spruce to *Ips typographus* infestation by means of environmental factors in southern Finland. European Journal of Forest Research 137; 675-691.
- Braun, H. (1998) Bau und Leben der Bäume; 4. Auflage; Freiburg im Breisgau, Rombach Verlag; 303 S.

Brauns, A. (1991) Taschenbuch der Waldinsekten: Grundriß einer terrestrischen Bestandes- und Standort-Entomologie; 4. Auflage; Jena; Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 860 S.

Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pitterman, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752-755.

Christiansen, E., Warning, E.H., Berryman, A.A. (1987) Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships; *Forest Ecology and Management* 22: 89-106.

Dajoz, R. (2000) *Insects and forests: the role and diversity of insects in the forest environment*; Londres: Inercept Ltd: Paris: Technique & Documentation Verlag; 668 S.

Ebner, S., Scherer, A. (2001) *Die wichtigsten Forstschädlinge: Insekten, Pilze, Kleinsäuger*; Graz: Stocker-Verlag; 199 S.

Evert, R. (2009) *Esau's Pflanzenanatomie: Meristeme, Zellen und Gewebe der Pflanzen – ihre Struktur, Funktion und Entwicklung*; Berlin, de Gruyter Verlag; 507 S.

Franceschi, V., Krokene, P., Christiansen, E., Krekling, T. (2005) Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests; *The New Phytologist* 167: 353-376.

Frohne, D., Jensen, U. (1998) *Systematik des Pflanzenreichs: unter besonderer Berücksichtigung chemischer Merkmale und pflanzlicher Drogen*; 5. Auflage; Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH Stuttgart; 371 S.

Grosser, D. (2007) *Die Hölzer Mitteleuropas: Ein mikropathographischer Lehratlas*; Remagen: Kessel Verlag; 218 S.

Hoch, G., Weizer, G. (2019) Integriertes Borkenkäfermanagement. In: *Der Buchdrucker – Biologie, Ökologie, Management*; Hoch G., Schopf A., Weizer G. (Hrsg.) Bundesforschungszentrum für Wald, Wien, S. 116-156.

Hoque, E. (1990) *Biochemie und Physiologie erkrankter Fichten: Streß, Hormone, Pathogene*; Landsberg/Lech: Ecomed Verlag; 170 S.

Härdtle, W. (2004) *Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge: 41 Tabellen*; Stuttgart Hohenheim Ulmer Verlag; 252 S.

Kane, J.M., Kolb, T.E. (2010) Importance of resin ducts in reducing ponderosa pine mortality from bark beetle attack; *Oecologia*, Vol 164; 601-609.

Kirisits, T. (2010) Fungi isolates from *Picea abies* infested by the bark beetle *Ips typographus* in the Białowieża forest in north-eastern Poland; *Forest Pathology* 40; 100-110.

Kirkendall, L. R., Biedermann, P. H. W., Jordal, B. H. (2015) Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. In: Vega, F.E., Hofstetter, R. W., (Hsg.). *Bark Beetles - Biology and Ecology of Native and Invasive Species*, Chapter 3: 85-156.

- Kirkendall, L. (2018) Invasive bark beetles (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in Chile and Argentina, including two species new for South America, and the correct identity of the *Orthotomicus* species in Chile and Argentina; Basel: Diversity 10; p. 40.
- Kremer, B.P. (2010) Bäume & Sträucher entdecken und erkennen; Stuttgart, Ulmer Verlag; 380 S.
- Krokene, P. (2016) Carbon castles and insect invaders: dissecting physical defenses in conifer stems; Plant, Cell & Environment, Vol. 39 (8); 1643-1645.
- Leibundgut, H. (1991) Unsere Waldbäume: Eigenschaften und Leben; Bern, Haupt Verlag, zweite überarbeitete Auflage; 172 S.
- Lobinger, G. (1994) Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col. Scolytidae); Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz 67; 14-17.
- Matthews, B., Netherer, S., Katzensteiner, K., Pennerstorfer, J., Blackwell, E., Henschke, P. (2018) Transpiration deficits increase host susceptibility to bark beetle attack: experimental observations and practical outcomes for *Ips typographus* hazard assessment; Agricultural and Forest Meteorology 263; S. 69-89.
- Netherer, S., Matthews, B., Katzensteiner, K., Pennerstorfer, J., Blackwell, E., Henschke, P., Hietz, P., Rosner, S., Kikuta, S., Schume, H., Schopf, A. (2015) Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? New Phytologist 205(3): S. 1128-1141.
- Netherer, S., Ehn, M., Blackwell, E., Kirisits, T. (2016) Defense reactions of mature Norway spruce (*P. abies*) before and after inoculation of the blue-stain fungus *Endoconidiophora polonica* in a drought stress experiment; Lesnicky casopis – Forestry Journal Vol. 62; 169-177.
- Netherer, S., Nopp-Mayr, U. (2005) Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management – rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification; Forest Ecology and Management, Vol. 207; 99-107.
- Netherer, S., Panassiti, B., Pennerstorfer, J., Matthews, B. (2019) Acute drought is an important driver of bark beetle infestation in Austrian Norway spruce stands; Frontiers in Forests and Global Change 2, article 39.
- Pistone, D., Gohli, J., Jordal, B.H. (2018) Molecular phylogeny of bark and ambrosia beetles (Curculionidae: Scolytinae) based on 18 molecular markers. Systematic Entomology 43: 387-406.
- Prien, S. (2016) Ökologischer Waldschutz: für eine biozidfreie Waldwirtschaft; Stuttgart, Ulmer Verlag; 336 S.
- Raab-Steiner, E., Benesch, M. (2012) Der Fragebogen: von der Forschungsidee zur SPSS-Auswertung, 3. Auflage; Facultas, Wien; 192 S.

Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G., Romme, W.H. (2008) Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions; *Bioscience* 58; 501-517.

Raffa, K.F., Andersson, M.N., Schlyter, F. (2016) Host selection by bark beetles: playing the odds in a high-stakes game; *Advances in Insect Physiology*, Vol. 50; 12-33.

Roloff, A. (2010) *Lexikon der praktischen Baumbiologie*, 2. Auflage; Weinheim, Wiley-VCH Verlag GmbH; 207 S.

Roloff, A., Bärtels, A. (2014) *Flora der Gehölze: Bestimmung, Eigenschaften und Verwendung*; Stuttgart, Ulmer Verlag; 911 S.

Rosner, S., Baier, P., Kikuta, S.B. (2001) Osmotic potential of Norway spruce (*P. abies*) secondary phloem in relation to anatomy; *Trees*, Vol. 15 (8); 472-482.

Rosner, S., Hannrup, B. (2004) Resin canal traits relevant for constitutive resistance of Norway spruce against bark beetles: environmental and genetic variability; *Forest Ecology and Management* 200, S. 77-87

Rothe, M. (2005) Reaktionen des Wasserhaushalts der Fichte (*P. abies*) auf extremen Trockenstress; Stuttgart, Ulmer Verlag; 175 S.

Rothe, M., Vogel, M., Roloff, A. (2002) Charakterisierung des Wasserhaushaltes der Fichte (*P. abies*) unter anhaltendem artifiziellem Trockenstress; *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 173; 29-36.

Schiebe, C., Unelius, C.R., Ganji, S., Binyameen, M., Birgersson, G., Schlyter, F. (2019) Styrene, -4-Thujanol and oxygenated monoterpenes related to host stress elicid strong electrophysiological responses in the bark beetle *I. typographus*; *Journal of Chemical Ecology* 45; 474-489.

Schopf, A., Schebeck, M., Kirisits, T. (2019) *Biologie des Buchdruckers*. In: *Der Buchdrucker – Biologie, Ökologie, Management*; Hoch G., Schopf A., Weizer G. (Hrsg.) Bundesforschungszentrum für Wald, Wien; S. 9-22

Schopfer, P., Brennicke, A. (2010) *Pflanzenphysiologie*; Heidelberg, Spektrum Akademischer Verlag; 708 S.

Schmidt-Vogt, H. (1977) *Die Fichte: ein Handbuch in zwei Bänden: 1: Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften*; Hamburg, Parey Verlag; 647 S.

Schmidt-Vogt, H. (1989) *Die Fichte: ein Handbuch in zwei Bänden: 2: Krankheiten, Schäden, Fichtensterben*; Hamburg, Parey Verlag; 607 S.

Schroeder, L.M. (1990) Duct resin flow in Scots pine in relation to the attack of the bark beetle *Tomicus piniperda*; *Zeitschrift für angewandte Entomologie*; S. 105-112

Postner, M (1974) in Schwenke, W.; *Die Forstschädlinge Europas: Ein Handbuch in 5 Bänden: Band 2 – Käfer*; Hamburg - Berlin - Parey Verlag; 500 S.

Seidl, R., Müller, J., Hothorn, T., Bässler, C., Heurich, M., Kautz, M. (2016) Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle; *Journal of Applied Ecology* 53; 530-540.

Steyrer, G., Cech, T.L., Fürst, A., Perny, B., Hoch, G. (2019) Waldschutzsituation 2018; *Forstzeitung* 04-2018; 10-13.

Uhe, C., Biedermann, P.H.W. (2016) Heimische Ambrosiakäfer: Sozialverhalten und Funktion im Ökosystem Wald; *Artenschutzreport*, Heft 35; 67-70.

Wemelinger, B. (2004) Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research; *Forest Ecology and Management* 202; 67–82.

Wermelinger, B., Forster, B., Godet, J-D. (2007) Borkenkäfer: alle forstlich wichtigen Rinden- und Holzbrüter; Stuttgart: Ulmer Verlag; 64 S.

Wermelinger, B., Seifert, M. (1998) Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth; *Ecological entomology* 02-1999, Vol. 24 (1); 103-110.

Wolter, S. (2013) Europäische Borkenkäfer: eine natürliche Herausforderung für das Ökosystem Harz; München: AVM (Akademische Verlagsgemeinschaft München); 46 S.

Links

https://www.bfw.gv.at/press_tags/schadholz/

<https://www.nationalparksaustria.at/files/Inhalte/downloads/Positionspapier-Borkenkaefer-10042013.pdf>