



universität
wien

MASTERARBEIT

Titel der Masterarbeit

„Entwicklung und Überwinterung des Großen
Lärchenborkenkäfers, *Ips cembrae* (Heer, 1836)
(Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae)“

verfasst von

Martin Schebeck, BSc

angestrebter akademischer Grad
Master of Science (MSc)

Wien, 2014

Studienkennzahl lt.
Studienblatt:

A 066 831

Studienrichtung lt.
Studienblatt:

Masterstudium Zoologie

Betreut von:

Ao. Univ.-Prof. Dr. Axel Schopf

*Nun gilt's, dass einen Blick man werfe
Auf Insekten oder Kerfe.*

*Wenn auch darunter viele sind,
die glaubt zu kennen jedes Kind –
Maikäfer, Schmetterlinge, Bienen –
So sind doch manche unter ihnen,
Die selbst der hohen Wissenschaft
Noch neu sind oder rätselhaft.*

EUGEN ROTH

Abstract	3
1 Einleitung	5
1.1 Biogeographische und systematische Aspekte	5
1.2 Eidonomische Charakteristika	5
1.3 Allgemeine Biologie, Ökologie und forstliche Bedeutung	6
1.4 Entwicklung von <i>I. cembrae</i>	9
1.5 Überwinterung von <i>I. cembrae</i>	11
1.6 Untersuchungsziele und Fragestellungen	15
2 Material und Methoden	16
2.1 Versuchstiere und Brutmaterial	16
2.2 Entwicklung von <i>I. cembrae</i>	16
2.2.1 Temperaturabhängige Entwicklung	16
2.3 Überwinterung von <i>Ips cembrae</i>	20
2.3.1 Frostresistenz	20
2.3.2 Respirationsrate.....	22
2.2.3 Wintermortalität.....	23
2.2.4 Unterkühlungsschäden (Chilling Injuries)	23
2.4 Datenauswertungen	25
3 Ergebnisse	26
3.1 Temperaturabhängige Entwicklung und unterer Entwicklungsnullpunkt	26
3.2 Mortalität während der Entwicklung	31
3.3 Gonadenreifung weiblicher Filialkäfer	31
3.4 Frostresistenz	32
3.5 Respiration	33
3.5 Wintermortalität	34
3.6 Unterkühlungsschäden (Chilling Injury)	35
4 Diskussion	37
4.1 Temperaturabhängige Entwicklung von <i>I. cembrae</i>	38
4.2 Überwinterung von <i>I. cembrae</i>	42
4.3 Zukünftiges Auftreten und forstliche Bedeutung von <i>I. cembrae</i>	49
4.4 Zusammenfassung	51
5 Literaturverzeichnis	52
6 Abbildungsverzeichnis	58
7 Tabellenverzeichnis	60
8 Anhang	61
8.1 Curriculum Vitae	61

Abstract

Development and overwintering of the larch bark beetle, *Ips cembrae* (Heer, 1836) (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae)

Ips cembrae is an important bark beetle species that mainly infests stands of *Larix decidua*, especially outside of the natural range of its host. Most damages occur in years with hot and dry summers. The aim of this study was to acquire data on the development and overwintering for prediction and monitoring models. Moreover, this data may improve the knowledge on the biology of this species.

The lower developmental threshold was determined by observing the development time at 15 °C, 20 °C, and 25 °C under long day conditions (L:D 16:8). Under these conditions, the mean development of one generation lasted 120, 64 or 37 days, respectively. The lower developmental threshold of the total development was 11.2 °C.

Overwintering studies on larvae, pupae and adult stages of *Ips cembrae* comprised observations on the frost resistance and on chilling injuries. At the end of the winter, the mean supercooling point of larvae was –12.3 °C, of pupae –15.4 °C and of adults –11.3 °C. Larvae showed a higher mortality (100 %) due to chilling related injuries than pupae (25-50 %). A crucial point for survival may be the evacuation of the gut before the period of cold winter temperatures.

Data on the respiration rates and supercooling points of adults do not indicate the presence of diapause in this species.

Entwicklung und Überwinterung des Großen Lärchenborkenkäfers, *Ips cembrae* (Heer, 1836) (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae)

Ips cembrae ist eine forstwirtschaftlich relevante Borkenkäferart, die vor allem in Lärchenbeständen außerhalb der natürlichen Verbreitung und in Jahren mit Hitze- und Trockenperioden hohe Populationsdichten annehmen kann. Ziel dieser Arbeit war es, Kenndaten zur Entwicklung und Überwinterung zu erarbeiten, welche die Grundlage von Monitoring- und Prognosemodellen darstellen. Des Weiteren tragen diese zum besseren Verständnis der Biologie dieser Art bei.

Die Entwicklungsdauer der Filialgeneration bei 15 °C, 20 °C und 25 °C wurde unter Langtagbedingungen (L:D 16:8) untersucht und so auf den unteren Entwicklungsnullpunkt geschlossen. Die mittlere Gesamtentwicklung bei den drei Temperaturstufen betrug 120, 64 bzw. 37 Tage. Der untere Entwicklungsnullpunkt der Gesamtentwicklung lag bei 11,2 °C.

Die Überwinterungsfähigkeit von Larven, Puppen und Adulttieren wurde anhand der Frostresistenz und von Unterkühlungsschäden untersucht. Zu Ende des Winters wiesen Larven einen mittleren Supercooling Point von –12,3 °C, Puppen von –15,4 °C und Imagines von –11,3 °C auf. Larven zeigten eine hohe Anfälligkeit gegenüber Unterkühlungsschäden mit hohen Mortalitätsraten (100 %), Puppen eine geringe (25-50 %). Ein wichtiger Faktor scheint die Entleerung des Darms vor Beginn der kalten Winterperiode zu sein.

Daten zur Respiration und zu Supercooling Points von Imagines, die den Winter über Freilandbedingungen ausgesetzt waren, lassen auf keine Überwinterung in Form einer Diapause schließen.

1 Einleitung

1.1 Biogeographische und systematische Aspekte

Der Große Lärchenborkenkäfer, *Ips cembrae*, ist eine forstwirtschaftlich relevante Art (Schimitschek 1931, Postner 1974, Schwerdtfeger 1981), die in den Alpen in Höhenlagen zwischen 400 und 2.400 m Seehöhe vorkommt (Nierhaus-Wunderwald 1995). Die natürliche Verbreitung umfasst weite Teile der nördlichen Paläarktis (Postner 1974).

Der taxonomische Status europäischer und asiatischer Lärchenborkenkäfer auf Art- und Unterartniveau war lange Zeit unklar. Mithilfe mitochondrialer (COI) und nuklearer (ITS2) Marker konnten Lärchenborkenkäfer europäischer Populationen als eine Art, *I. cembrae*, und asiatischer Populationen ebenfalls als eigenständige, valide Spezies, *I. subelongatus*, ausgeschieden werden (Stauffer et al. 2001, Schaidreiter 2011). Des Weiteren wird die Unterscheidung dieser beiden Arten durch unterschiedliche Assoziiierungen mit Bläuepilzen unterstützt. Eine Aufspaltung dieser beiden Spezies erfolgte wahrscheinlich während des Pleistozäns (Stauffer et al. 2001).

1.2 Eidonomische Charakteristika

I. cembrae ist ein dunkel- bis schwarzbrauner, zylindrisch geformter Käfer mit einer Körperlänge von 4,9 bis 6,0 mm, wobei die männlichen Individuen tendenziell größer sind als die weiblichen (Schimitschek 1931, Postner 1974, Zhang & Niemeyer 1992). Am Absturz der Elytren befinden sich insgesamt acht Zähne (beiderseits vier), anhand derer eine Geschlechterunterscheidung erfolgen kann (Zhang & Niemeyer 1992). Der Große Lärchenborkenkäfer lässt sich anhand der Behaarung, des Fehlens von Stirnhöckern, des Absturzes der Elytren oder der Ausbildung der Fühlerkeulennaht von anderen Arten der Gattung *Ips* (in erster Linie *I. typographus* und *I. amitinus*) unterscheiden (Schimitschek 1931, Postner 1974, Schwerdtfeger 1981).

1.3 Allgemeine Biologie, Ökologie und forstliche Bedeutung

I. cembrae besiedelt vor allem Baumarten der Gattung *Larix* (*L. decidua*, *L. kaempferi*, *L. sibirica* und *L. gmelinii*) aller Altersklassen, seltener werden Spezies der Genera *Pinus*, *Picea* und *Abies* befallen (Schimitschek 1931, Postner 1974, Schwerdtfeger 1981).

Vor allem in Regionen außerhalb der natürlichen Verbreitung, in Jahren mit Hitze- und Trockenperioden sowie nach Sturm- und Schneeeignissen können die Populationen dieses Borkenkäfers hohe Dichten annehmen, welche Störungen bzw. Schäden im betreffenden Waldökosystem hervorrufen können (Schimitschek 1931). Werden dermaßen hohe Abundanzen erreicht, können auch stehende, vitale Bäume befallen werden. Des Weiteren stellen gefällte Stämme sowie Schlagrücklass geeignetes Brut- und Nahrungsmaterial dar (Nierhaus-Wunderwald 1995).

I. cembrae kann Bläuepilze der Gattungen *Ophiostoma*, *Ceratocystis*, *Graphium* und *Ceratocystiopsis* übertragen, die großteils zu Holzverfärbungen führen (Stauffer et al. 2001, Kirists 2004). Manche dieser Bläuepilzarten, wie z.B. *Ceratocystis laricicola*, haben pathogene Eigenschaften, die zu einer Schwächung von Lärchen und in Kombination mit Borkenkäferbefall zum Absterben von Wirtsbäumen führen können (Kirisits 2004).

I. cembrae ist ein polygamer Rindenbrüter, d.h., ein männliches Individuum besiedelt einen Wirtsbau, bohrt sich durch dessen Borke und legt im Bast eine Rammelkammer an. Nach Abgabe von Pheromonen werden in der Regel ein bis vier Weibchen angelockt. Nach erfolgter Kopulation wird je von einem Weibchen ein leicht geschwungener Muttergang in Richtung der Stammachse angelegt und in regelmäßigen Abständen Eier abgelegt. Die daraus schlüpfenden Larven legen gerade, rechtwinkelig zum Muttergang verlaufende Larvengänge an, die am Ende in eine Puppenwiege münden. Die Filialkäfer führen ihren Reifungsfraß im Anschluss an die Puppenwiege aus. Bei hohen Populationsdichten innerhalb eines Baumes oder bei Vorliegen schlechter Nahrungsqualität kann der Reifungsfraß auch an Zweigen von Lärchen erfolgen. Der Regenerationsfraß der Parentalkäfer findet im Anschluss an den Muttergang oder an Trieben statt (Schimitschek 1931, Nierhaus-Wunderwald 1995, Lobinger 2003). Die Bedeutung des Triebfraßes kann unter Umständen jene des Fraßes unter der Rinde übersteigen (Schimitschek 1931).

In Österreich belief sich die Schadholzmenge von *I. cembrae* im Jahr 2013 auf insgesamt ca. 12.500 fm, was einen Anstieg um mehr als das doppelte im Vergleich zum Vorjahr darstellte. Im Zeitraum von 2002 bis 2013 wurden in den Jahren 2003 und 2004 die größten Mengen Schadholz von mehr als 24.000 fm/Jahr beobachtet (Abb. 1) (BFW 2014a).

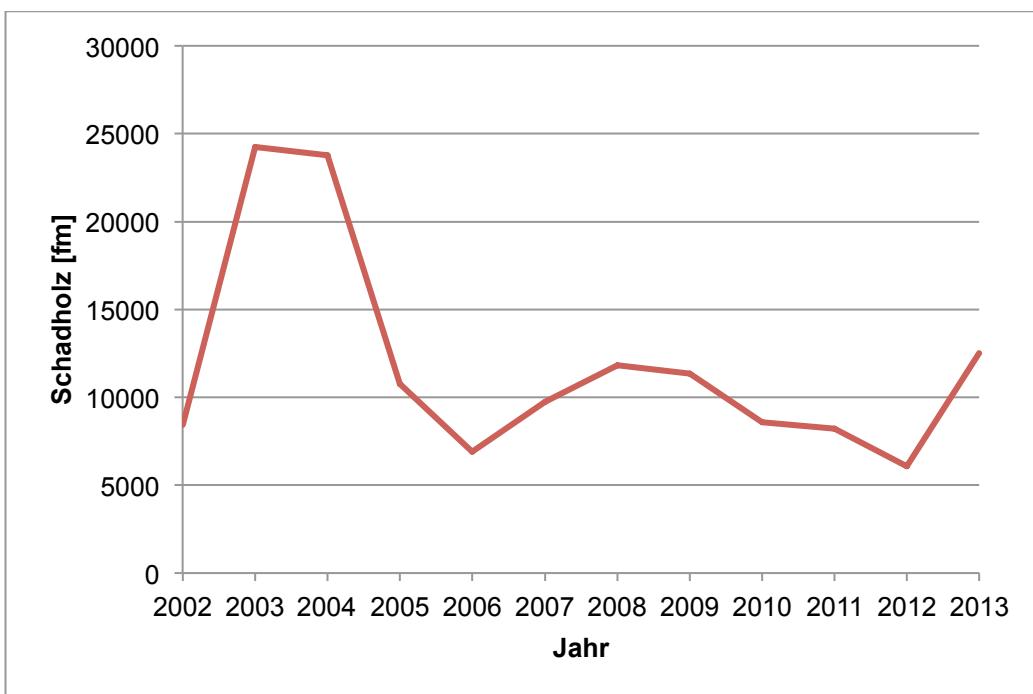


Abb. 1: Jährliche Schadholzmengen [fm] durch *I. cembrae* von 2002-2013 in Österreich (BFW 2014a).

Die geringsten Schadholzmengen fielen in diesem Zeitraum in den westlichen Bundesländern an, wohingegen der Hauptteil in den östlichen Rand- und Zentralalpen erfasst wurde (Abb. 2) (BFW 2014a).

Großer Lärchenborkenkäfer 2013

Ips cembrae

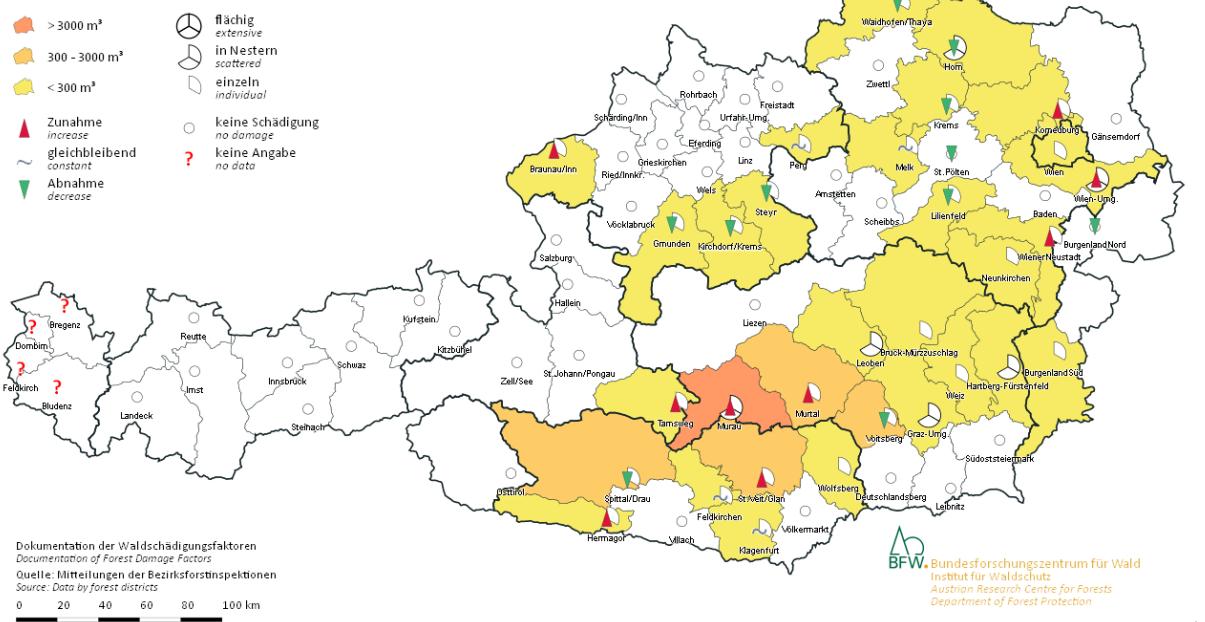


Abb. 2: Hauptschadensgebiete nach Schadholzmengen von *I. cembrae* in Österreich im Jahr 2013
(BFW 2014a).

I. cembrae bildet je nach Umweltbedingungen ein bis zwei Generationen pro Jahr aus, wobei die Käfer im Frühling (April/Mai) und im Sommer (Juli/August) schwärmen (Schimitschek 1931, Postner 1974). Des Weiteren treten Geschwisterbruten auf (Schimitschek 1931). Der Schwärmbeginn der Jungkäfer konnte bei Untersuchungen in Österreich und Tschechien beim Überschreiten von 12,5-13 °C (Schimitschek 1931) bzw. bei Untersuchungen in Schottland bei Werten von mehr als 17,8 °C (Balogun 1970) Lufttemperatur beobachtet werden.

1.4 Entwicklung von *I. cembrae*

I. cembrae ist – wie alle anderen Insekten auch – ein ektothermes Tier. Durch die Beziehung von Körpertemperatur zu Umgebungstemperatur ist der Metabolismus von Insekten direkt von letzterer abhängig. Nach der van't Hoff'schen Regel (RGT-Regel) erhöht sich die Geschwindigkeit enzymatisch katalysierter Reaktionen um das 2-3fache, wenn sich die Temperatur, bei der die Reaktion abläuft, um 10 °C erhöht. Daraus folgt, dass die Entwicklung eines ektothermen Tieres bei höheren Umgebungstemperaturen proportional schneller verläuft (Mortimer & Müller 2007).

Bei günstiger Witterung unter natürlichen Bedingungen (Anmerkung: die tatsächlichen Verhältnisse werden in der zitierten Publikation nicht näher beschrieben) beläuft sich die Dauer der Gesamtentwicklung von *I. cembrae* auf ca. neun Wochen (Schimitschek 1931). Bei Freilanduntersuchungen im Osten Österreichs und im Süden Tschechiens mit Tagesmitteltemperaturen zwischen 15,8 °C und 22,1 °C dauerte die Embryonalentwicklung 7 bis 14 Tage, das Larvenstadium bei einem Tagesmittelwert von 19 °C 16 Tage und das Puppenstadium bei einem Mittelwert von 12,4 °C 10 Tage (Schimitschek 1931). Der Reifungsfraß der Jungkäfer betrug 10 bis 25 Tage (ohne Temperaturangaben). Bei einer Tagesmitteltemperatur von 15,8 °C dauerte die Gesamtentwicklung bis zum Vorliegen der ersten ausgereiften Jungkäfer 46 Tage und der ersten geschlechtsreifen Tiere 50 Tage (Schimitschek 1931). Der Autor führt an, dass jedoch nicht nur die mittleren Temperaturen, sondern auch die Maxima und Minima für die Entwicklungsdauer entscheidend sind.

Bei Untersuchungen von Balogun (1970) an schottischen Populationen belief sich die Dauer der Gesamtentwicklung unter Laborbedingungen bei $16 \pm 0,8$ °C im Durchschnitt auf 73,9 Tage bzw. 10,5 Wochen.

Der Klimawandel mit einem Anstieg der globalen Jahresmitteltemperatur um 0,8 °C seit 1850 gilt heute als belegt (IPCC 2013), wobei dieser im Alpenraum mit 2 °C stärker ausfiel (ZAMG 2014). Seit den 1970er Jahren wurde in Österreich ein Anstieg der mittleren Temperatur von 1 °C verzeichnet. Prognosen zufolge wird die Mitteltemperatur im Laufe des 21. Jahrhunderts global um ca. 0,2 °C pro Dekade steigen (IPCC 2013, ZAMG 2014). Laut Kronberger-Kießwetter et al. (2013) soll sich im Alpenraum die mittlere Temperatur bis 2100 im Vergleich zum Zeitraum 1961-1990 um ca. 4 °C erhöhen.

Dabei wird in Österreich mit einem Anstieg der Temperatur sowohl im Winter als auch im Sommer zu rechnen sein, wobei sich die Regionen südlich der Alpen schneller erwärmen werden. Die Summe der Niederschläge in Österreich wird sich in Zukunft kaum ändern, jedoch wird es zu einer Verlagerung vom Sommer in den Winter kommen. Regional werden durch topographische Gegebenheiten starke Schwankungen auftreten, wobei es zu den stärksten Abnahmen während der Vegetationsperiode im südlichen und östlichen Teil Österreichs kommen wird (Kronberger-Kießwetter et al. 2013).

Diese veränderten Umweltbedingungen können einen direkten Einfluss auf die Entwicklung und das Überleben von Borkenkäfern haben. Durch steigende Temperaturen ist eine schnellere Entwicklung und die Ausbildung zusätzlicher Generationen pro Jahr sowie die Ausdehnung des Verbreitungsareals möglich (Wermelinger & Seifert 1998, Bentz et al. 2010). Höhere Temperaturen während des Winters können sich auf eine reduzierte kältebedingte Mortalität (Bentz & Mullins 1999, Ungerer et al. 1999, Williams & Liebhold 2002, Tran et al. 2007), aber auch auf eine erhöhte Sterblichkeit durch Pathogene auswirken (Wegensteiner et al. 1996, Kostal et al. 2014).

Effekte des Klimawandels auf das Ökosystem Wald und eine erhöhte Prädisposition gegenüber Borkenkäfern können vielfältig sein. Trockenheit und Hitzebelastung von Wirtsbäumen, das Auftreten von Extremwetterereignissen (Hochwässer, Starkniederschläge) oder der Einfluss invasiver, neu auftretender Schädlinge sollen hier nur als Stichworte angeführt werden (Kronberger-Kießwetter et al. 2013).

1.5 Überwinterung von *I. cembrae*

In gemäßigten Breiten fällt die Temperatur während der Wintermonate in der Regel unter den Schmelzpunkt von Wasser, weshalb sich bei ektothermen Organismen Anpassungen gegenüber kalten Temperaturen und das Gefrieren ihres Körperwassers entwickelt haben (Zachariassen 1982, Lee 2010). Um kalte Wintertemperaturen zu überleben, evolvierten Adaptionen hinsichtlich der Physiologie und des Verhaltens (Bale 1996, Lee 2010).

Unter natürlichen Bedingungen hat Wasser einen Schmelzpunkt von 0 °C und Eisbildung erfolgt in der Anwesenheit eines Nukleationskeimes (ice nucleating agent = INA) (Zachariassen & Kristiansen 2000, Lee 2010). Häufige INAs sind Mikroorganismen sowie Staub-, Schmutz- oder Nahrungspartikel. Eisbildung von Körperwasser schädigt Zellen und Gewebe auf unterschiedliche Weise; Konzentrationsunterschiede gelöster Substanzen führen zur Destabilisierung und Verletzung von Zellmembranen, osmotische Effekte lösen Austrocknungserscheinungen von Zellen aus oder Eiskristalle rufen mechanische Schäden in Zellen hervor (Lee 2010).

Hinsichtlich der Eisbildung ihres Körperwassers werden traditionell gefriertolerante von gefrierintoleranten Organismen unterschieden (Bale 1991, 1996, Sømme 1999). In gefriertoleranten Arten können Eiskristalle im extrazellulären Raum bei relativ hohen Temperaturen unter 0 °C gebildet werden. Nach dieser „kontrollierten“ Eisbildung können in weiterer Folge sehr tiefe Temperaturen (bei manchen Arten bis –80 °C) überlebt werden (Block 1991, Bale 1996, Lee 2010).

Bei gefrierintoleranten Insekten tritt der Tod bei tiefen Temperaturen ein, sobald Eiskristalle in den Körperflüssigkeiten gebildet werden (Sømme 1982, Bale 1991, Block 1991, Lee 2010). Es erfolgt jedoch keine sofortige Eisbildung, wenn die Umgebungstemperatur, und somit die Körpertemperatur des Insekts, unter 0 °C fällt. Durch die Einlagerung osmotisch aktiver Substanzen (Antigefriersubstanzen wie Ionen, Zucker, Zuckeralkohole (Polyole) und Aminosäuren) kann der Schmelzpunkt des Körperwassers um 1,86 °C/Mol gelöster Substanz gesenkt werden (Zachariassen & Kristiansen 2000). Der Mechanismus der Erniedrigung des Schmelzpunktes wird als Supercooling bezeichnet (Lee 2010). Jene Temperatur, bei der schließlich Eiskristalle gebildet werden, ist der Supercooling Point (= SCP; der SCP wird pro Mol gelöster Substanzen zwischen 2 und 4 °C gesenkt, da Eisbildung beim SCP ein zufälliger, spontaner Prozess ist und deshalb dieses Ereignis nicht

exakt eingegrenzt werden kann (Zachariassen 1985)). Demnach stellt der SCP für gefrierintolerante Arten die untere Letaltemperatur dar (Sinclair et al. 2003, Lee 2010).

Die Bedeutung von Antigefriersubstanzen, vor allem von Glycerol, wurde schon in der Mitte des 20. Jahrhunderts erkannt (Salt 1957, 1961). Dieser Zuckeralkohol ist z.B. die dominierende Antigefriersubstanz in überwinternden Larven von *Dendroctonus ponderosae* (Regniere & Bentz 2007). Weitere häufige Polyole in hibernierenden Insekten sind Sorbitol, Myo-Inositol oder Mannitol. Neben Zuckeralkoholen stellen Zucker wichtige Antigefriersubstanzen dar, allen voran Trehalose und Glucose. Die Bedeutung von Zuckern und Polyolen konnte in den Borkenkäferarten *I. typographus* und *Pityogenes chalcographus*, gezeigt werden (Kostal et al. 2007, 2011, 2014). Die Konzentrationen dieser Substanzen unterliegen einem saisonalen Trend und sind während der Wintermonate am höchsten (Kostal et al. 2011, 2014).

Neben den oben erwähnten Antigefriersubstanzen spielen auch Hysteresisproteine eine entscheidende Rolle. Diese Stoffe lagern sich um INAs an, um so die Eisbildung zu unterbinden oder sie verhindern das fortschreitende Wachstum bereits entstandener Eiskristalle (Danks 2005, 2006).

Neben der unteren Letaltemperatur, die die physiologische Grenze des Überlebens darstellt, müssen Insekten auch mit Temperaturen unterhalb von 0 °C, aber oberhalb des SCP zureckkommen. Letale Einflüsse kalter Temperaturen oberhalb des SCP werden als Unterkühlungsschäden (= Chilling Injuries bzw. Chilling Related Mortality) bezeichnet (Sinclair et al. 2003, Lee 2010).

Generell hängt der Einfluss kalter Umweltbedingungen von der Tiefe der Temperatur und von der Expositionszeit ab (Bale 1996). Darüber hinaus spielen Faktoren wie die Körpergröße eine Rolle (in der Regel werden tiefere SCPS bei kleineren Tieren beobachtet) (Lee 2010).

Insekten in gemäßigten Breiten weisen im Verlauf des Jahres unterschiedlich starke Toleranzen gegen kalte Temperaturen auf. Häufig werden die tiefsten SCPS im Hochwinter (in der nördlichen Hemisphäre im Dezember und Jänner) und die höchsten im Sommer gemessen (Miller 1982, Sømme 1982, Schopf & Kritsch 2010, Kostal et al. 2011, 2014). Des Weiteren unterliegt die Präsenz von INAs saisonalen Schwankungen. Für überwinternde, nahrungsabhängige Stadien ist es wichtig, den Darm vor dem Winter zu leeren und so intraintestinale Eisbildung zu verhindern. Das

Wasser in feuchten Nahrungspartikeln kann beim Gefrieren (verbunden mit einer Volumsausdehnung) das Darmepithel schädigen und im Verdauungstrakt enthaltene Mikroorganismen können in weiterer Folge zu einer tödlichen Septikämie führen (Sømme 1982, Zachariassen 1982, Schopf & Kritsch 2010).

Ein anderer Schädigungsmechanismus durch Eisbildung im Körper von Insekten ist inokulatives Gefrieren. Der Kontakt eines Tieres mit Eis bzw. gefrorenen Oberflächen in seiner Umgebung kann eine vorzeitige Bildung von Eiskristallen in den Körperflüssigkeiten bewirken (Asahina 1970, Sømme 1982, Lee 2010). Hierbei tritt die Eisbildung über Körperöffnungen (z.B.: Mund, Anus, Stigmen, kutikuläre Poren) des Insektes ein und induziert das vorzeitige Gefrieren von Körperflüssigkeiten (Salt 1963, Olsen et al. 1998). Diese Form der Eisbildungen kann vor allem bei rindenbrütenden Insekten von Relevanz sein, wenn diese während der Überwinterung in Kontakt mit dem feuchten, gefrorenen Bast oder Splint stehen. Die Anfälligkeit gegenüber dieser Form der Eisbildung unterliegt auch einem saisonalen Verlauf und zeigt sich in Veränderungen der Zusammensetzung der Cuticula. So weist während der Wintermonate die Larve von *Dendroides canadensis* eine erhöhte Anpassung gegenüber inokulativem Gefrieren auf, indem sich in der Cuticula ein höherer Anteil von Wachsen und epicuticulären Lipiden befindet (Olsen et al. 1998). Darüber hinaus unterstützen Hysteresisproteine die Resistenz gegenüber inokulativem Gefrieren (Gehrken 1992, Olsen et al. 1998).

Die Wintermonate in gemäßigten Breiten stellen für Insekten Perioden limitierter Ressourcen und widriger Umweltbedingungen dar. Diese Phasen werden bei vielen Arten in einem Zustand einer Dormanz überdauert, in der die Entwicklung und der Metabolismus unterdrückt werden. Dormanzen werden in Quieszenzen und Diapausen unterteilt. Bei einer Quieszenz erfolgt eine unmittelbare physiologische Reaktion auf einen limitierenden Faktor, wenn dieser unter einen gewissen Schwellenwert fällt. Diese wird jedoch auch wieder sofort beendet, wenn der limitierende Faktor über diesen Schwellenwert steigt (Kostal 2006).

Eine Diapause ist ein endogen und zentral gesteuerter, genetisch fixierter Prozess, der ein spezielles Programm mit definierten Phasen (i.e. Induktion, Manifestation, Termination) umfasst. Sie wird durch Umweltfaktoren, wie die Photoperiode, die Temperatur oder Feuchtebedingungen, gesteuert und beginnt schon vor dem Eintritt

der Phase ungünstiger Bedingungen. Die Diapausetermination koinzidiert zeitlich auch nicht zwingend mit dem Ende widriger Umweltbedingungen. Des Weiteren wird durch eine Diapause der Lebenszyklus von Insekten synchronisiert (Kostal 2006, Hodek 2012).

Neben der Diapause wird auch die Kältetoleranz durch Umweltsignale, z.B. die Photoperiode oder die Temperatur, gesteuert und unterliegt somit saisonalen Veränderungen (Danks 2005). Somit ist die Periode der Präexposition eine entscheidende Phase, um kalte Temperaturen zu überleben.

In manchen Arten können Diapause und Kältehärte miteinander in Verbindung stehen. Dabei kann es sich entweder um eine direkte Abhängigkeit dieser beiden Phänomene handeln oder aber auch nur um ein koinzidierendes Auftreten. So können Kältehärte und Diapause zufällig durch gleiche Umweltsignale ausgelöst werden, aber es ist auch möglich, dass keine Kältehärte ohne das Vorliegen einer Diapause auftritt (Danks 2005). In *I. typographus* ist eine reproduktive Diapause ausgeprägt, die von der Photoperiode und der Temperatur gesteuert ist (Schopf 1989). Unterschreitet die Tageslänge 14,7 h bei Dauertemperaturen unterhalb von 23 °C, wird eine reproduktive Diapause ausgelöst (Dolezal & Sehnal 2007). Darüber hinaus hat die Photoperiode einen Einfluss auf die Frostresistenz von *I. typographus*. Tiere, die sich unter Kurztagbedingungen (L:D 8:16) entwickeln weisen niedrigere mittlere SCPs auf als jene unter Langtagbedingungen (L:D 16:8) (Schopf 1985).

Neben physiologischen Adaptionen hinsichtlich kalter Temperaturen treten auch Verhaltensanpassungen auf, welche in erster Linie die Wahl des Überwinterungshabitats betreffen. Neben dem Wirtsbauern können Borkenkäfer im Boden, in der Streu oder unter einer Schneeschicht geeignete Bedingungen vorfinden, da dort durch eingeschlossene Luftsichten (Isolationswirkung) abgeschwächte Temperaturverhältnisse herrschen (Annala 1969, Danks 2005, 2006).

Nach Beobachtungen von Schimitschek (1931) kann *I. cembrae* als Larve, Puppe und Imago überwintern. Dies erfolgt großteils unter der Rinde, bei großen Individuendichten verlässt jedoch ein Teil der Käfer den Baum. Das definitive Überwinterungshabitat konnte in dieser Untersuchung nicht bestimmt werden. In der Streu wurden einzelne überwinternde Käfer beobachtet, jedoch schließt Schimitschek (1931) dies als Überwinterungsort aus. Untersuchungen aus

schottischen Lärchenbeständen weisen ebenfalls die Larve, Puppe und Imago als Überwinterungsstadium aus; nur ein kleiner Teil der Imagines verlässt den Stamm, um in der Streu zu überwintern (Balogun 1970).

Untersuchungen an Imagines wiesen *I. cembrae* als gefrierintolerante Art aus. Es wurden jedoch keine Hinweise auf die Ausbildung einer reproduktiven Diapause während der Wintermonate beobachtet (Obrist 2013).

1.6 Untersuchungsziele und Fragestellungen

Ziel der vorliegenden Masterarbeit war es, thermische Kennwerte zur Entwicklung (Entwicklungsgeschwindigkeit, Entwicklungsnnullpunkt) und Überwinterung (Frostresistenz, Unterkühlungsschäden) für *I. cembrae* zu erarbeiten. So kann in weiterer Folge auf effektive Temperatursummen für die Entwicklung einerseits und auf die Überwinterungsfähigkeit andererseits geschlossen werden. Diese Daten stellen wiederum die Grundlage für Prognose- und Entwicklungsmodelle dar, um in Abhängigkeit von Umweltbedingungen Abundanzen und Zeitpunkte des Auftretens abschätzen zu können. Darüber hinaus soll diese Untersuchung zum besseren Verständnis der Biologie dieser forstwirtschaftlich relevanten Art beitragen.

Aus diesen Zielen leiten sich folgende Fragestellungen ab:

1. Wie lange dauert die Entwicklung bei 15 °C, 20 °C und 25 °C unter Langtagbedingungen (L:D 16:8)? Wo liegt der untere Entwicklungsnnullpunkt?
2. Wie tief sind die Supercooling Points von Larven, Puppen und Imagines? Wo liegt die untere Letaltemperatur?
3. Treten Unterkühlungsschäden bei Temperaturen oberhalb des Supercooling Points bei Larven und Puppen auf? Wie hoch ist die Mortalität?
4. Kann eine Diapausemanifestation anhand der Respirationsrate adulter Käfer festgestellt werden?

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere und Brutmaterial

Die in dieser Arbeit untersuchten Individuen von *I. cembrae* stammen aus Stämmen einer subalpinen Population (ca. 1.300 m SH, nahe Mühldorf, Bezirk Spittal/Drau, Kärnten, Österreich), die im Juli 2012 gesammelt wurden. Die Tiere wurden in weiterer Folge am Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz (IFFF), Universität für Bodenkultur Wien, bei ca. 25 °C und Langtagbedingungen (L:D 16:8) gezogen.

Das Brutmaterial für die Entwicklungsversuche sowie für die Erhaltungszucht der Käfer stammte aus dem Lehrforst der Universität für Bodenkultur (500-700 m SH, Gemeinde Lanzenkirchen, Bezirk Wiener Neustadt-Land, Niederösterreich, Österreich).

Die Untersuchungen zur Entwicklung und ein Großteil der Überwinterungsversuche erfolgten am IFFF, jene zu Unterkühlungsschäden an der Agentur für Gesundheit und Ernährungssicherheit (AGES) in Wien.

2.2 Entwicklung von *I. cembrae*

2.2.1 Temperaturabhängige Entwicklung

Zur Untersuchung der temperaturabhängigen Entwicklung wurden Versuche in Klimaschränken (Sanyo MIR-553, Memmert ICP 800) bei 15 °C, 20 °C und 25 °C unter Langtagbedingungen (L:D 16:8) durchgeführt (der exakte Temperaturverlauf wurde mittels Tinytag®-Dataloggern registriert und daraus die mittlere Temperatur errechnet). Mit Hilfe von „Sandwichplatten“ (= SWP) – modifiziert nach Wermelinger & Seifert (1998) – konnte die Entwicklung aller Stadien in der Rinde beobachtet werden (Tab. 1).

Tab. 1: Anzahl untersuchter Individuen von *I. cembrae* (ohne Klammern) und Anzahl der Sandwichplatten (mit Klammern) für die Entwicklungsversuche.

Temperatur/Stadium	15 °C	20 °C	25 °C
Ei	49 (10)	45 (10)	33 (10)
Larve	25 (8)	21 (8)	27 (8)
Puppe	24 (8)	19 (8)	26 (8)
Reifung	12 (8)	11 (8)	17 (7)

Eine SWP bestand aus zwei Plexiglasplatten (200 x 200 x 10 mm), wobei die obere in der Mitte eine Bohrung aufwies. Die Platten wurden vor dem Versuch mit 2%iger buraton® 10F-Lösung für 24 Stunden behandelt und unmittelbar vor Versuchsbeginn nochmals mit 70% EtOH desinfiziert. Zwischen die beiden Plexiglasplatten wurde ein Stück Lärchenrinde mit Borke und Bast geklemmt und mit Klebeband fest verbunden. Der Spalt zwischen den beiden Platten wurde ebenfalls mit Klebeband verschlossen, sodass die Tiere das System nicht verlassen konnten und die Austrocknung des Bastes verzögert wurde. Um trotzdem eine Luftzufuhr zu gewährleisten, wurde das Klebeband mit einer Nadel durchlöchert. Die Rückseite der SWPs (bastseitig) wurde mit einem schwarzen Stofftuch bzw. einer schwarzen Kunststofffolie abgedeckt, um die Bastinnenseite abzudunkeln (Abb. 3).

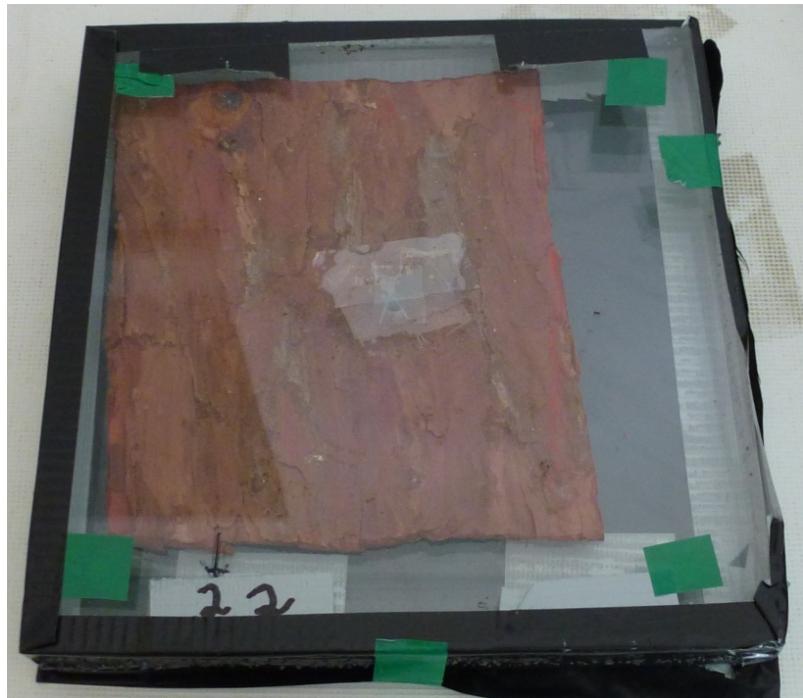


Abb. 3: Sandwichplatte für Entwicklungsversuche.

In die Bohrung der oberen Platte wurde eine männliche Imago eingesetzt, die sich einbohren und eine Rammekammer anlegen sollte (was in der Regel nach zwei Tagen erfolgte), danach wurde ein Weibchen hinzugefügt. Die Geschlechtsdetermination erfolgte anhand der Zähne am Absturz der Elytren nach Zhang & Niemeyer (1992). Männchen, die sich nicht einbohrten, wurden nach zwei Tagen ersetzt. Weibchen, die sich ebenfalls nach zwei Tagen nicht in der Rammekammer mit dem Männchen befanden, wurden ebenfalls ausgetauscht. Der Entwicklungsfortschritt des Brutsystems wurde täglich kontrolliert, indem die Fraßfortschritte der Mutterkäfer und in Folge der Larven farblich markiert wurden, sodass die individuelle Entwicklungsdauer der Nachkommenschaft ermittelt werden konnte.

Sobald die Cuticula aller Filialkäfer vollständig sklerotisiert, d.h., von einer hellbraunen zu einer schwarzbraunen Färbung übergegangen war, wurde der Versuch beendet. In Folge wurden weibliche Filialkäfer seziert und die Gonaden untersucht, um den Zustand der Geschlechtsreife zu determinieren.

Reife Eier sollten folgende Kriterien aufweisen (in Anlehnung an Untersuchungen an *I. typographus* von Merker & Wild 1954):

- deutliche, kreisrunde, eiähnliche Strukturen in den Ovariolen,
- der Durchmesser dieser Eier übersteigt jenen der Ovariole deutlich,
- reife, chorionierte, ablagebereite Eier befinden sich im distalen Bereich und sind dichtweiß gefärbt (d.h., nicht transparent) (Abb. 4).

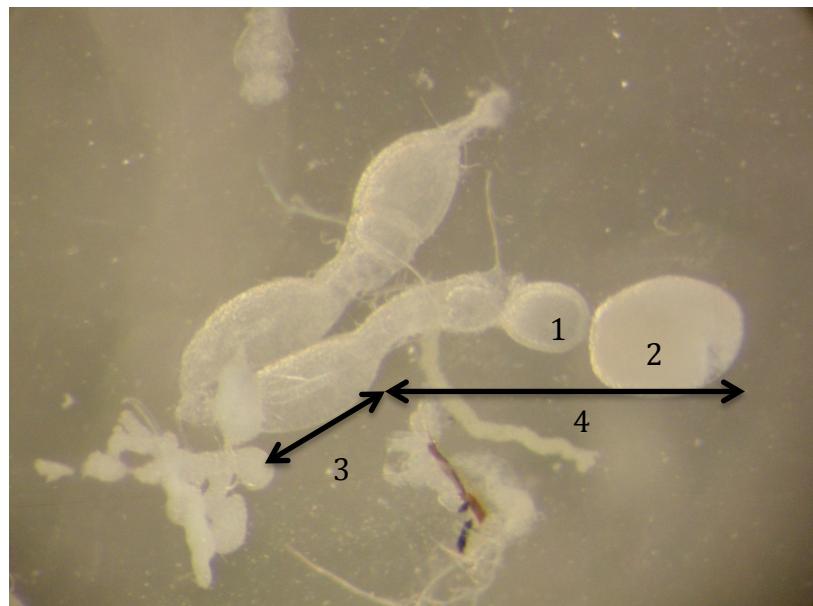


Abb. 4: Zwei Ovariole von *I. cembrae*. 1: unreifes Ei, 2: reifes Ei, 3: Germarium, 4: Vitellarium. (Das Ovar mit den übrigen Strukturen wurde durch die Präparation zerstört.)

2.3 Überwinterung von *Ips cembrae*

2.3.1 Frostresistenz

Die Frostresistenz von Larven, Puppen und Adulten wurde anhand des SCP bestimmt. Hierfür wurde am 9. Jänner 2013 ein 66 cm langes Lärchen-Stammstück mit 150 Imagines (ohne Geschlechtsbestimmung) im Labor bei 25 °C und Langtagbedingungen (L:D 16:8) angesetzt. Nach einer Dauer von zwei Wochen wurde der Stamm innerhalb einer Woche tieferen Temperaturen und kürzeren, natürlichen Lichtphasen ausgesetzt, sodass sich die Tiere gegenüber kalten Temperaturen adaptieren konnten (Abb. 5).

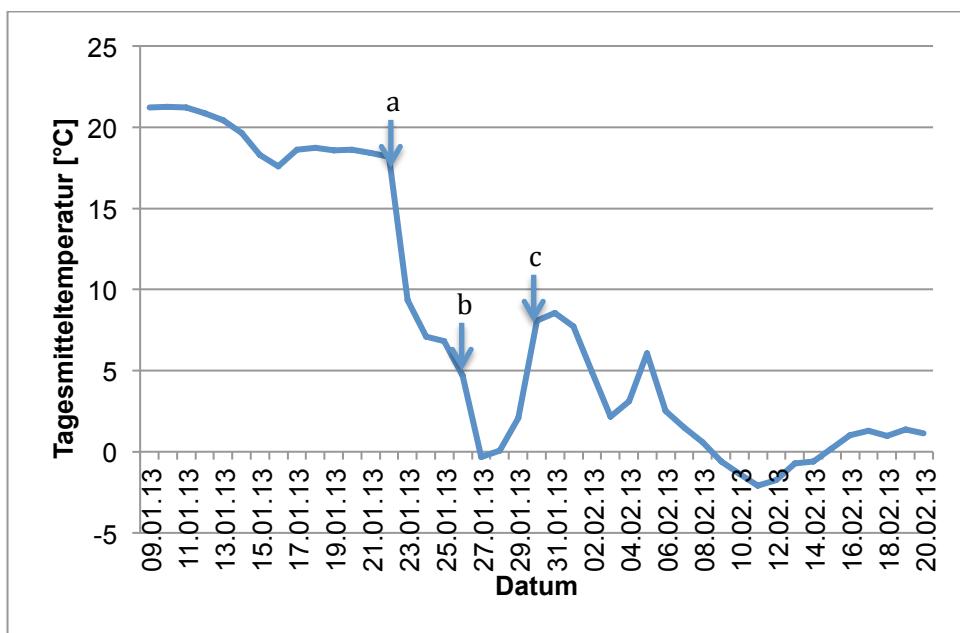


Abb. 5: Verlauf der Tagesmitteltemperatur vom 9.1. bis 20.2 2013. Der Stamm wurde stufenweise tieferen Temperaturen und kürzeren Lichtphasen ausgesetzt (a: Raumtemperatur ca. 10 °C, b: Raumtemperatur ca. 0 °C, c: Freilandbedingungen).

Nach einer Expositionsdauer von drei Wochen im Freiland wurden am 20. Februar 2013 42 Larven und 15 Puppen dem Stamm entnommen und die Frostresistenz bestimmt. Die Auswahl der Larven erfolgte hinsichtlich einer Einteilung in drei Größenklassen, sodass ein Zusammenhang der Frostresistenz mit dem Gewicht überprüft werden konnte. Die Auswahl der Puppen erfolgte zufällig.

Neben den Larven und Puppen wurden am 4. April 2013 die SCPs von 20 Imagines gemessen, die den gesamten Winter (seit November 2012) im Freiland natürlichen Bedingungen ausgesetzt waren.

Bevor die SCPs bestimmt wurden, erfolgte eine Gewichtsbestimmung mittels einer Analysewaage (Mettler Toledo® MT5), um einen Zusammenhang zwischen dem SCP und dem Gewicht der Tiere untersuchen zu können. Darüber hinaus wurde das Larvenstadium anhand der Kopfkapselbreite ermittelt (Obrist 2013).

Die SCPs der entnommenen Individuen wurden mittels Thermoelementen aus Kupfer-Konstantan ermittelt. Die Thermoelemente standen über eine Messeinheit (Omega USB Data Acquisition System, OMB-DAQ-56) mit einem PC in Verbindung, wobei einmal pro Sekunde die Temperatur aufgezeichnet wurde. Die Erfassung und Darstellung der Daten wurde mittels des Programms „p.Daq.View.1.9“ durchgeführt. Die Abkühlung erfolgte mittels einer handelsüblichen Gefriertruhe bis -25°C und einer Temperaturabsenkung von $1^{\circ}\text{C}/\text{Minute}$ ab 0°C (durch Isolation mit einem Eppendorf-Gefäß und einem Kunststoffröhren um das Thermoelement). Der SCP war anhand eines kurzen, abrupten Anstiegs der Temperatur ersichtlich, der durch die freiwerdende Kristallisationswärme bei der Eisbildung im Tier entsteht (Abb. 6).

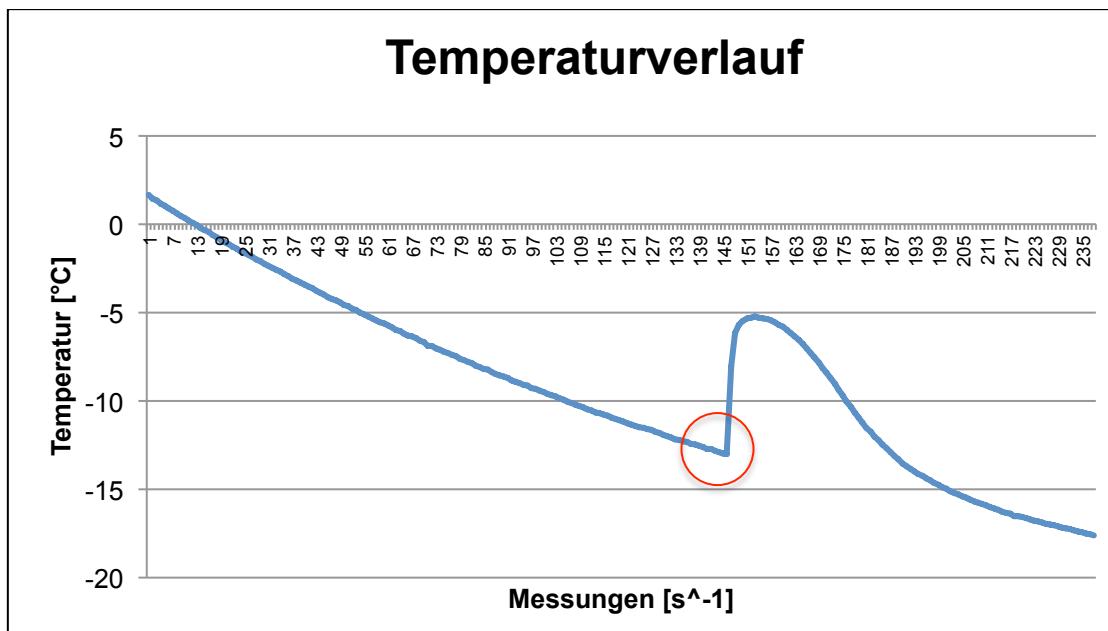


Abb. 6: Temperaturverlauf bei der Ermittlung des Supercooling Points (SCP = rot).

Zur Überprüfung, ob neben den Imagines (Obrist 2013) auch die Larven und Puppen von *I. cembrae* frostempfindlich/gefrierintolerant sind, wurden die Tiere nach dem Erreichen des SCP für fünf Stunden Raumtemperatur ausgesetzt. Bei halbstündlicher Kontrolle wurde die Mortalität anhand des Kriteriums „Beweglichkeit“ festgestellt.

2.3.2 Respirationsrate

Die Respirationsrate wurde von adulten Käfern aus Stämmen bestimmt, die von November 2012 bis Februar (Messtermin: 20. Februar 2013) bzw. März (Messtermin 28. März 2013) 2013 natürlichen Winterbedingungen am IFFF ausgesetzt waren. Der Sauerstoffverbrauch wurde mittels des volumetrischen Prinzips nach Scholander et al. (1952), modifiziert nach Pruscha (1984), mit einem automatisch registrierenden Mikrorespirometer ermittelt (Eigenbau IFFF) (Abb. 7 und 8).

Die Messungen erfolgten bei einer Wassertemperatur von 23 °C und nach einer Akklimatisationszeit von 30 Minuten. Die Tiere wurden vorab mittels einer Analysewaage gewogen (Mettler Toledo® MT5) und für die Messungen im Reaktionsgefäß in einem „Drahtkäfig“ ruhig gestellt.



Abb. 7: Automatisch registrierendes Mikrorespirometer (Eigenbau IFFF).

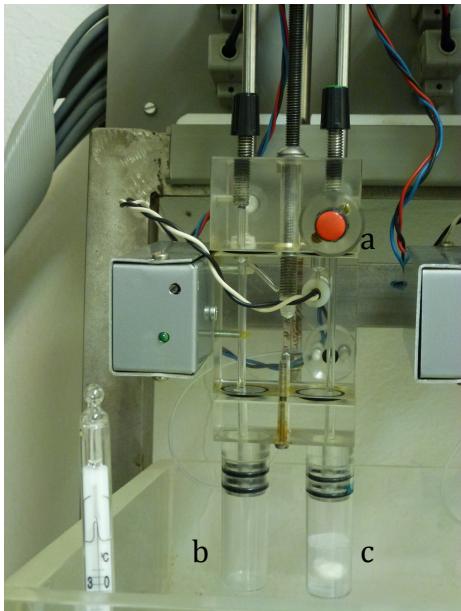


Abb. 8: Detailansicht Mikrorespirometer. a: Lichtschranke, b: Ausgleichsgefäß, c: Reaktionsgefäß.

2.2.3 Wintermortalität

Die Wintermortalitäten von Larven und Puppen wurden mit Individuen desselben Stammes untersucht, der auch für die Frostresistenzmessungen herangezogen wurde. Demnach waren die Tiere Bedingungen ausgesetzt, unter denen eine Anpassung an kalte Temperaturen möglich war (siehe 2.3.1).

Nach drei Wochen Expositionszeit im Freiland, am 20. Februar 2013, wurde der Stamm zur Hälfte entrindet und die Mortalität der Larven und Puppen bestimmt. Nach weiteren fünf Wochen (28. März 2013) wurden die Individuen der anderen Stammhälfte untersucht. Über einen Zeitraum von fünf Stunden wurde halbstündlich die Mortalität anhand des Kriteriums „Beweglichkeit“ festgestellt.

2.2.4 Unterkühlungsschäden (Chilling Injuries)

Zur Untersuchung von Unterkühlungsschäden wurde ein 66 cm langes Stück eines Lärchenstammes mit 150 Adulttieren und ein weiteres Stück mit derselben Länge mit 130 Individuen, ohne Geschlechtsdetermination, aus der Erhaltungszucht bei ca. 25 °C und Langtagbedingungen (L:D 16:8) angesetzt. Nach zwei Wochen wurden die Stämme aufeinanderfolgend niedrigeren Temperaturstufen (unter Dauer dunkelbedingungen) ausgesetzt, sodass die Tiere an tiefere Temperaturen adaptiert wurden:

- 15 °C für 7 Tage,
- 7 °C für 5 Tage,
- 3 °C für 5 Tage.

Nach dieser Abkühlungsphase wurden die Stämme geöffnet und pro Stamm jeweils 40 Larven und 40 Puppen zufällig entnommen.

Die Individuen wurden in Säckchen aus Gaze transferiert und diese in Styroporboxen, die mit Stahlkügelchen (Schrot) gefüllt waren (dies ermöglicht ein gleichmäßiges Absinken der Temperatur in den Boxen; persönliche Information: Dr. A. Kahrer, AGES), überführt (Abb. 9). Es wurden jeweils 20 Larven und 20 Puppen folgenden Temperaturen für eine gewisse Dauer ausgesetzt:

- –4 °C für 1 Woche,
- –4 °C für 2 Wochen,
- –10 °C für 1 Woche,
- –10 °C für 2 Wochen.



Abb. 9: Styroporbox mit Schrotkügelchen und Gazesäckchen zur Untersuchung von Unterkühlungsschäden.

Nach den oben angeführten Perioden wurde die Mortalität der Tiere ermittelt, indem diese fünf Stunden Raumtemperatur ausgesetzt wurden und eine halbstündliche Kontrolle der Individuen auf „Beweglichkeit“ erfolgte.

2.4 Datenauswertungen

Die Zusammenfassung und Aufbereitung der Daten sowie ein Teil der Analysen erfolgten mittels „Microsoft Excel 2010“. Die statistischen Analysen wurden mittels des Programms „SPSS 15.0“ durchgeführt.

Eine Überprüfung auf Normalverteilung der jeweiligen Datensätze erfolgte mittels eines Kolmogorov-Smirnov-Tests.

Die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien sowie der Gesamtentwicklung bei den drei unterschiedlichen Temperaturbedingungen wurde mittels Varianzanalysen (ANOVA) verglichen. Bei signifikanten Unterschieden wurden in weiterer Folge post hoc-Tests durchgeführt. Nach der Überprüfung der Varianzhomogenität mittels eines Levene-Tests wurde entweder ein Scheffé- (homogen) oder ein Tamhane-Test (nicht homogen) angewandt.

Die Bestimmung der unteren Entwicklungsnullpunkte erfolgte anhand der Kehrwerte der Entwicklungsdauer (= Entwicklungsrate) mittels einer linearen Regression. Die Entwicklungsnullpunkte wurden für das Ei-, Larven- und Puppenstadium, für die Präimaginalentwicklung (von der Eiablage bis zum Schlupf des Filialkäfers) sowie für die Gesamtentwicklung ermittelt.

Die SCPs der Larven und Puppen wurden bei Vorliegen einer Normalverteilung durch den Vergleich zweier unabhängiger Stichproben mittels eines t-Tests auf signifikante Unterschiede überprüft.

Der Vergleich der Respirationsraten der Monate Februar und März wurde analog mittels eines t-Tests durchgeführt.

Für sämtliche statistische Analysen wurden folgende Signifikanzniveaus festgelegt: $p \leq 0,05 \rightarrow$ signifikant, $p \leq 0,01 \rightarrow$ hoch signifikant, $p \leq 0,001 \rightarrow$ höchst signifikant.

3 Ergebnisse

3.1 Temperaturabhängige Entwicklung und unterer Entwicklungsnullpunkt

Die Gesamtentwickldauer sowie die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien bzw. -phasen bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (bzw. registrierte mittlere Temperaturen \pm Standardabweichung: 14,8 \pm 0,2 °C, 19,6 \pm 0,4 °C und 24,4 \pm 0,3 °C) unterschieden sich höchst signifikant (ANOVA, post-hoc: Scheffé, $p \leq 0,001$). Die Entwicklung bei 25 °C verlief am schnellsten, bei 15 °C am langsamsten (Abb. 10). Demnach konnte ein eindeutiger Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *I. cembrae* gezeigt werden.

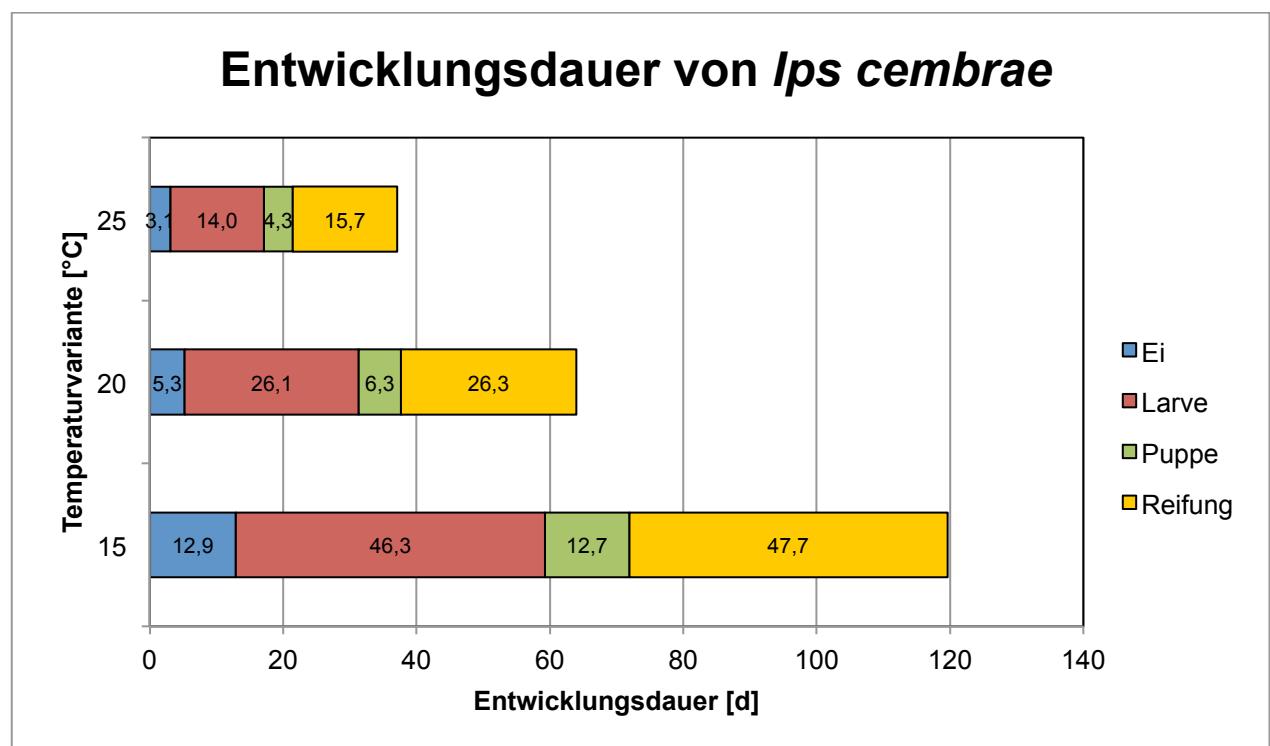


Abb. 10: Entwickldauer von *I. cembrae* bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (L:D 16:8) in Tagen. Die Dauer der einzelnen Stadien sowie der Gesamtentwicklung unterschieden sich höchst signifikant ($p \leq 0,001$).

Bei 15 °C umfasste die Gesamtentwicklung 120 Tage, bei 20 °C 64 Tage und bei 25 °C 37 Tage.

Der relative Anteil des Eistadiums an der Gesamtentwicklungsduer betrug bei allen drei Varianten ca. 9 %, der Anteil der Larvalentwicklung ca. 39 % und jener des Puppenstadiums ca. 11 %. Die Phase des Reifungsfraßes an der Gesamtentwicklung umfasste ca. 41 %. Demnach nahm die Dauer der Präimaginalentwicklung (von der Eiablage bis zum Schlupf des Filialkäfers) ca. 59 % ein. Die größten Schwankungen in der Entwicklungsduer wiesen das Larvenstadium sowie die Reifungsphase auf (Tab. 2).

Tab. 2: Absolute (in Tagen [d] ± Standardfehler) und relative (in [%]) mittlere Entwicklungsduer der einzelnen Stadien von *I. cembrae* bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (L:D 16:8).

Stadium/Temperatur	15 °C [d] bzw. [%]		20 °C [d] bzw. [%]		25 °C [d] bzw. [%]	
	[d]	[%]	[d]	[%]	[d]	[%]
Ei	12,9 ± 0,2	11	5,3 ± 0,2	8	3,1 ± 0,1	8
Larve	46,3 ± 1,5	39	26,1 ± 2,1	41	14,0 ± 1,8	38
Puppe	12,7 ± 0,3	10	6,3 ± 0,1	10	4,3 ± 0,2	12
Präimaginal	71,9	60	37,7	59	21,4	58
Reifung	47,7 ± 0,7	40	26,3 ± 2,1	41	15,7 ± 1,6	42
Gesamt	120	100	64	100	37	100

Der untere Entwicklungsnullpunkt (= ENP) wurde sowohl für das Ei-, das Larven- und das Puppenstadium sowie für die Präimaginal- als auch für die Gesamtentwicklung aus dem Kehrwert der Entwicklungsduer (= Entwicklungsrate) mittels einer linearen Regression abgeleitet. Das Ei wies von den untersuchten Entwicklungsstadien den höchsten ENP auf, das Puppenstadium den niedrigsten. Die ENPs der übrigen Stadien zeigten denselben Wert (Tab. 3, Abb. 11 bis 15).

Tab. 3: Entwicklungsnullpunkte (= ENP) [°C] verschiedener Stadien von *I. cembrae*.

	Ei	Larve	Puppe	Präimaginal	Gesamt
ENP [°C]	12,0	11,2	9,8	11,2	11,2

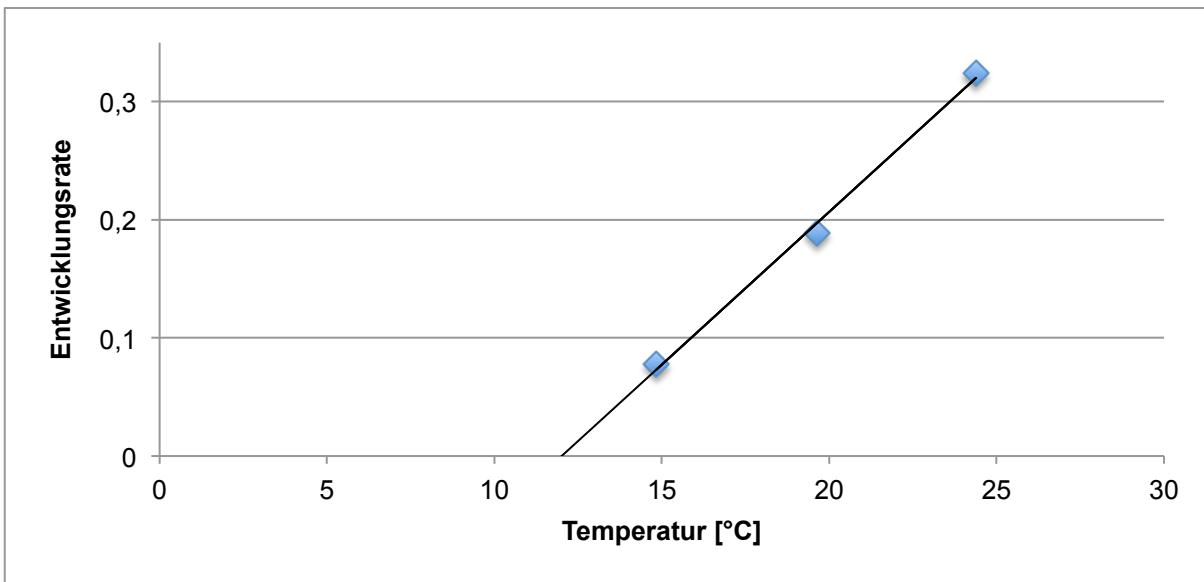


Abb. 11: Entwicklungsnullpunkt des Eistadiums von *I. cembrae* (12,0 °C). Werte der Entwicklungsrate:
 $x_{15\text{ °C}} = 0,077$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,004$; $n_{15\text{ °C}} = 49$; $x_{20\text{ °C}} = 0,189$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,019$; $n_{20\text{ °C}} = 45$; $x_{25\text{ °C}} = 0,324$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,016$; $n_{25\text{ °C}} = 33$; $y = 0,0259x - 0,3106$; $R^2 = 0,996$.

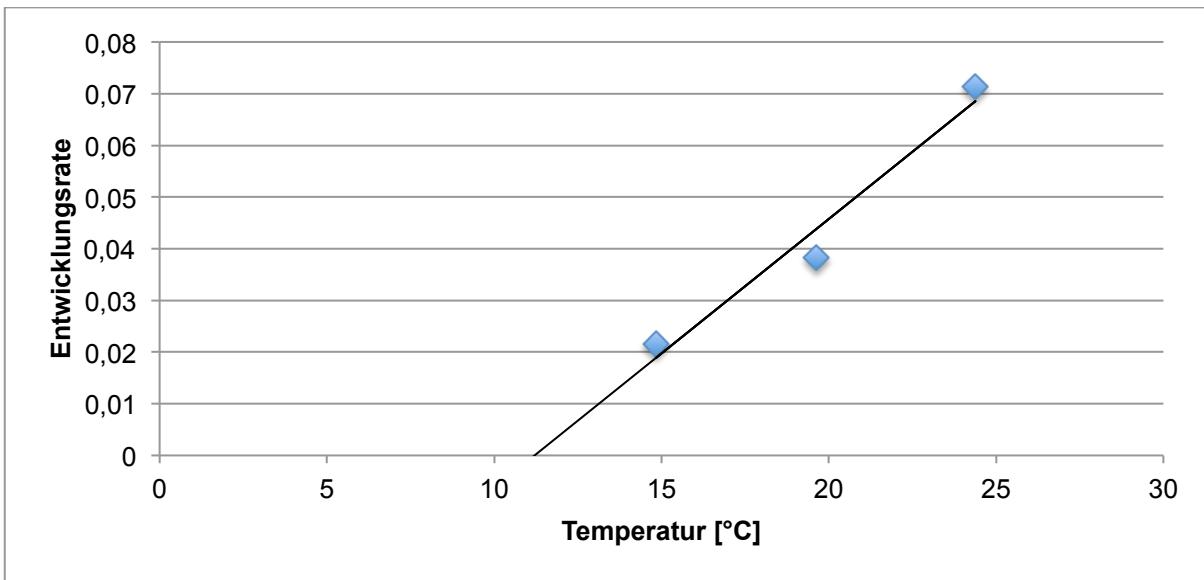


Abb. 12: Entwicklungsnullpunkt des Larvenstadiums von *I. cembrae* (11,2 °C). Werte der Entwicklungsrate: $x_{15\text{ °C}} = 0,022$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,002$; $n_{15\text{ °C}} = 25$; $x_{20\text{ °C}} = 0,038$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,013$; $n_{20\text{ °C}} = 21$; $x_{25\text{ °C}} = 0,071$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,026$; $n_{25\text{ °C}} = 27$; $y = 0,0052x - 0,0583$; $R^2 = 0,964$.

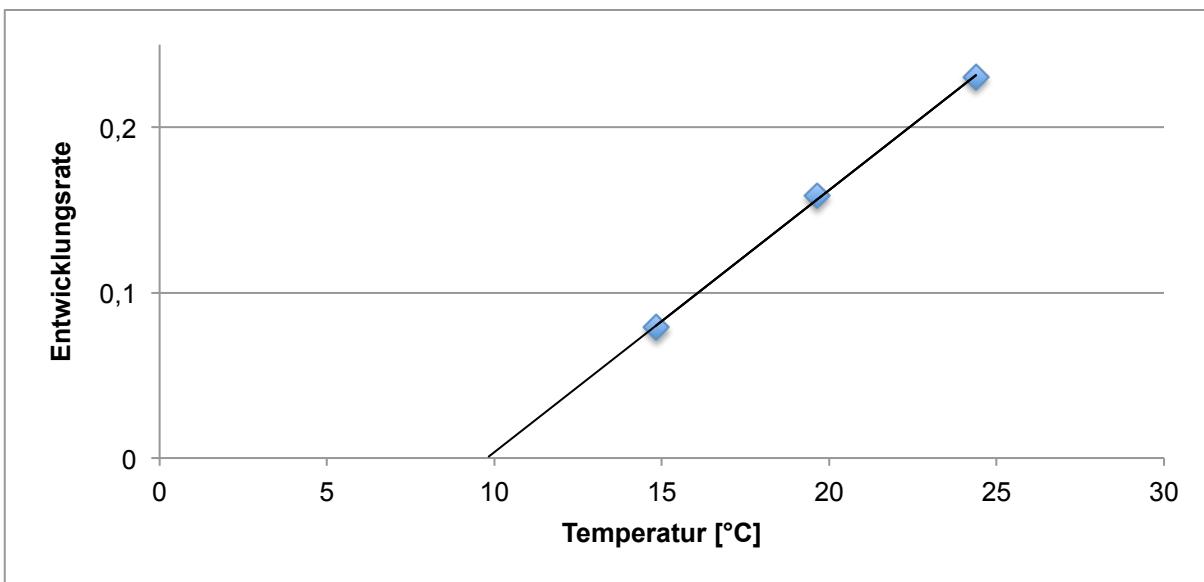


Abb. 13: Entwicklungsnullpunkt des Puppenstadiums von *I. cembrae* (9,8 °C). Werte der Entwicklungsrate: $x_{15\text{ °C}} = 0,079$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,005$; $n_{15\text{ °C}} = 24$; $x_{20\text{ °C}} = 0,159$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,014$; $n_{20\text{ °C}} = 19$; $x_{25\text{ °C}} = 0,230$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,032$; $n_{25\text{ °C}} = 26$; $y = 0,0158x - 0,1549$; $R^2 = 0,999$.

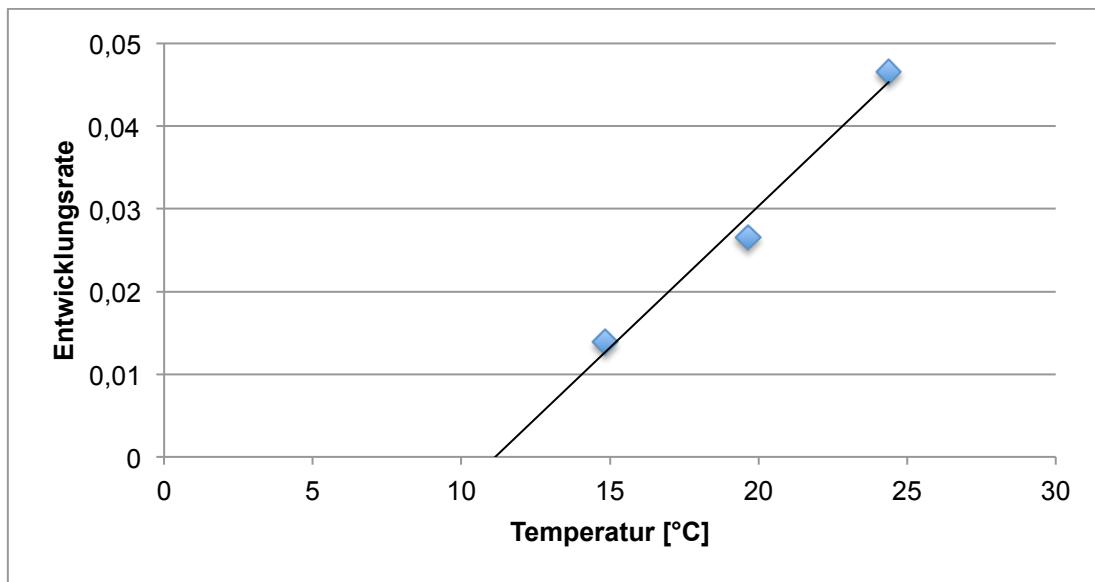


Abb. 14: Entwicklungsnullpunkt der Präimaginalstadien von *I. cembrae* (11,2 °C). Werte der Entwicklungsrate: $x_{15\text{ °C}} = 0,014$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,001$; $n_{15\text{ °C}} = 98$; $x_{20\text{ °C}} = 0,027$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,006$; $n_{20\text{ °C}} = 85$; $x_{25\text{ °C}} = 0,047$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,010$; $n_{25\text{ °C}} = 86$; $y = 0,0034x - 0,0382$; $R^2 = 0,982$.

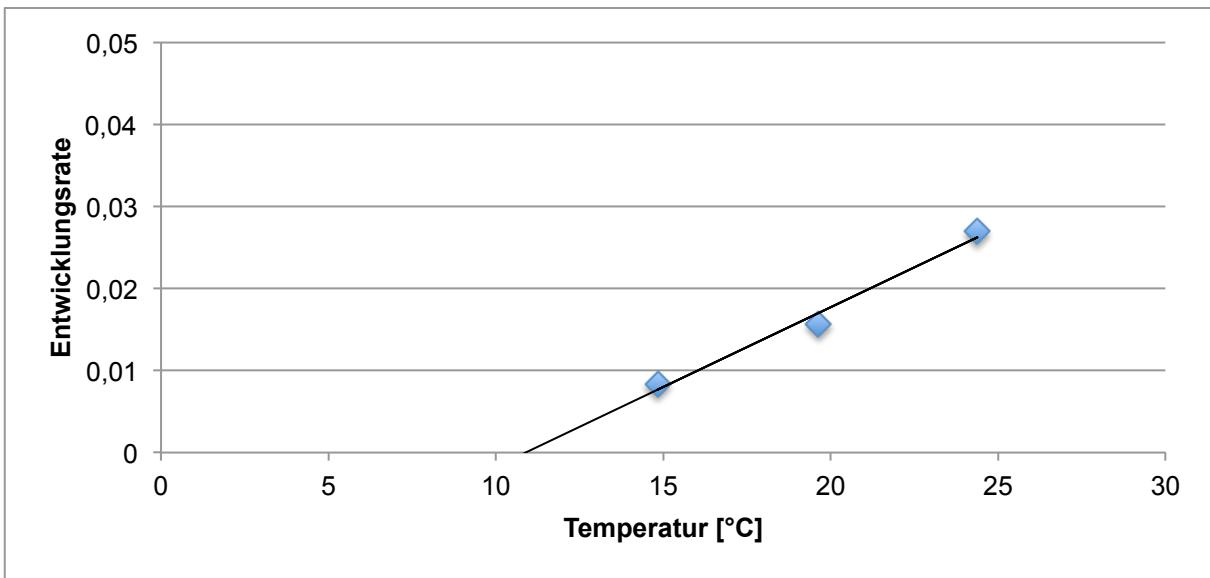


Abb. 15: Entwicklungsnulypunkt für die Gesamtentwicklung von *I. cembrae* (11,2 °). Werte der Entwicklungsrat: $x_{15\text{ °C}} = 0,008$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,0002$; $n_{15\text{ °C}} = 110$; $x_{20\text{ °C}} = 0,016$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,003$; $n_{20\text{ °C}} = 96$; $x_{25\text{ °C}} = 0,027$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,004$; $n_{25\text{ °C}} = 103$; $y = 0,0019x - 0,0212$; $R^2 = 0,984$.

3.2 Mortalität während der Entwicklung

Bei der Entwicklung der Filialgeneration wurden die höchsten Mortalitäten während des Larvenstadiums und während der Reifungsphase der Jungkäfer beobachtet. Bei 15 °C und bei 20 °C entwickelte sich ca. die Hälfte der Larven zu Puppen, bei 25 °C starb ungefähr ein Fünftel. Die Puppensterblichkeit bei allen drei Temperaturvarianten betrug unter 10%, während diese bei der Reifungsphase der Jungkäfer zwischen einem Drittel und der Hälfte lag (Tab. 4). Für das Eistadium wurde keine Mortalität bestimmt, da abgelegte Eier aufgrund der Dicke des Bastes nicht immer festgestellt werden konnten.

Tab. 4: Mortalität der Larven, Puppen und Jungkäfer von *I. cembrae* während der Entwicklung bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (L:D 16:8).

Temperatur/Stadium	15 °C	20 °C	25 °C
Larve	49,0%	53,3%	18,2%
Puppe	4,0%	9,5%	3,7%
Jungkäfer	50,0%	42,1%	34,6%

3.3 Gonadenreifung weiblicher Filialkäfer

Der Anteil weiblicher Filialkäfer mit reifen Eiern in ihren Ovarien konnte nur bei wenigen Individuen untersucht werden. Wenn sich mehrere Filialkäfer in einer SWP unterschiedlich schnell entwickelten, war mitunter ein Teil der Individuen schon tot, bevor der letzte Käfer vollständig sklerotisiert war. Bei toten Individuen war das Gewebe im Abdomen z.T. schon dermaßen stark zersetzt, sodass keine eindeutigen Strukturen mehr erkannt werden konnten.

Bei 15 °C war von den zwölf vollständig sklerotisierten Filialkäfern die Hälfte weiblich; von drei untersuchten Käfern wurden bei keinem Gonaden mit reifen Eiern beobachtet. Bei 20 °C wies eines von sieben Weibchen (gesamt 11 Filialkäfer, 4 Weibchen untersucht) ablagebereite Eier auf, bei 25 °C hatte einer von neun weiblichen Käfern (gesamt 17 Filialkäfer, 3 Weibchen untersucht) reife Eier in den Ovarien. Nach der Sektion lebender weiblicher Filialkäfer, die in den SWPs ihre Entwicklung als letzte abgeschlossen hatten, konnte der genaue Ort des Reifungsfraßes nicht festgestellt werden.

3.4 Frostresistenz

Die mittleren SCPs von Larven des 3. Stadiums ($-12,3^{\circ}\text{C}$; $n = 42$) und Puppen ($-15,4^{\circ}\text{C}$; $n = 15$), gemessen im Februar 2013, unterschieden sich höchst signifikant (t-Test, $p = 0,001$) (Abb. 16). Der tiefste gemessene SCP von Larven lag bei $-17,7^{\circ}\text{C}$, von Puppen bei $-20,6^{\circ}\text{C}$.

Das Larvenstadium wurde anhand der Kopfkapselbreite bestimmt (durchschnittliche Kopfkapselbreite = $1,01\text{ mm}$; $SD = 0,08\text{ mm}$, Minimum: $0,80\text{ mm}$, Maximum: $1,20\text{ mm}$) und konnte in Anlehnung an Untersuchungen von Obrist (2013) dem 3. Stadium zugeordnet werden.

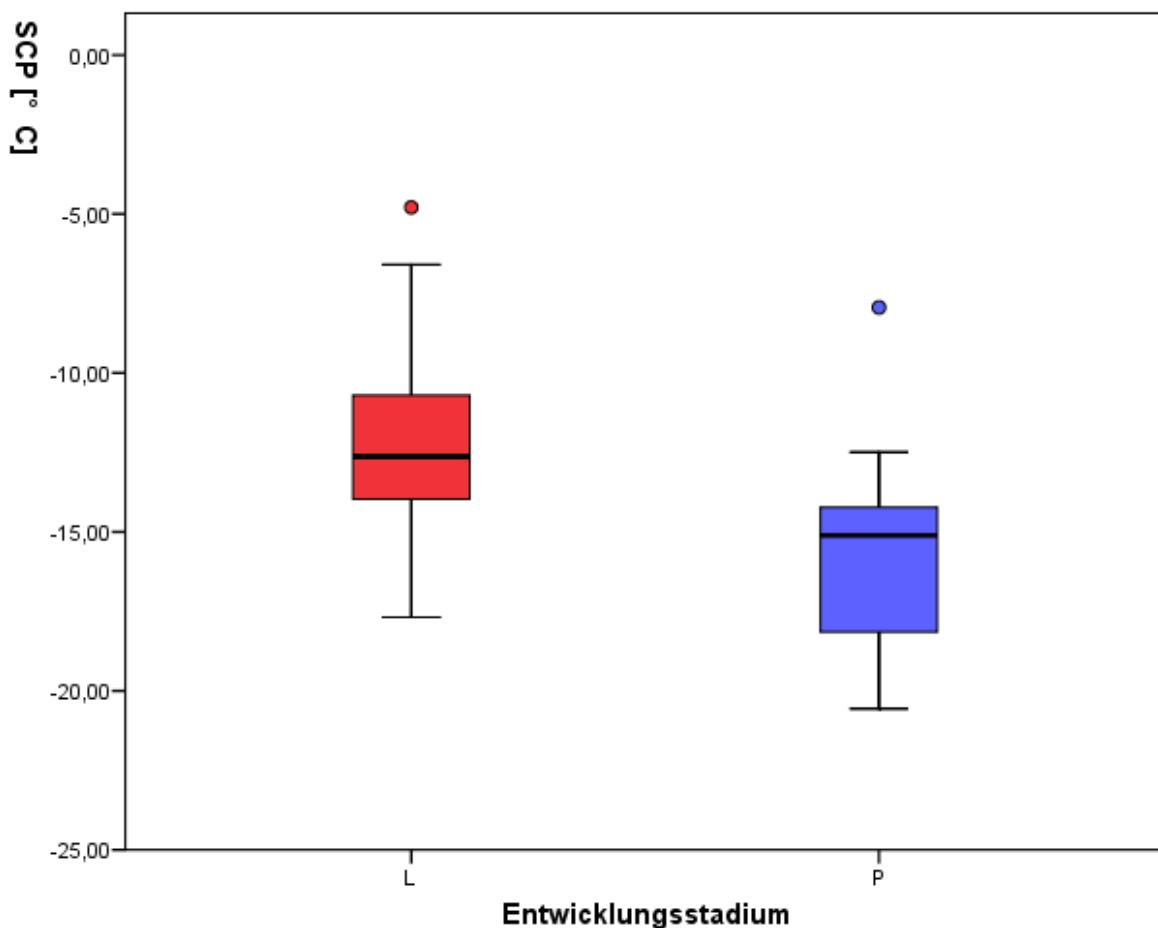


Abb. 16: Supercooling Points von Larven des 3. Stadiums (L) ($n = 42$) und Puppen (P) ($n = 15$) von *I. cembrae* im Februar 2013 ($p = 0,001$).

Der mittlere SCP der am 4. April 2013 untersuchten Imagines betrug $-11,3 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ (Mittelwert \pm Standardfehler, $n = 20$). Der tiefste gemessene Wert lag bei $-14,9^{\circ}\text{C}$.

Zwischen dem Gewicht und dem SCP der untersuchten Larven, Puppen und Imagines konnte kein Zusammenhang beobachtet werden ($y = -0,0684x - 12,017$; $R^2 = 0,0066$) (Abb. 17).

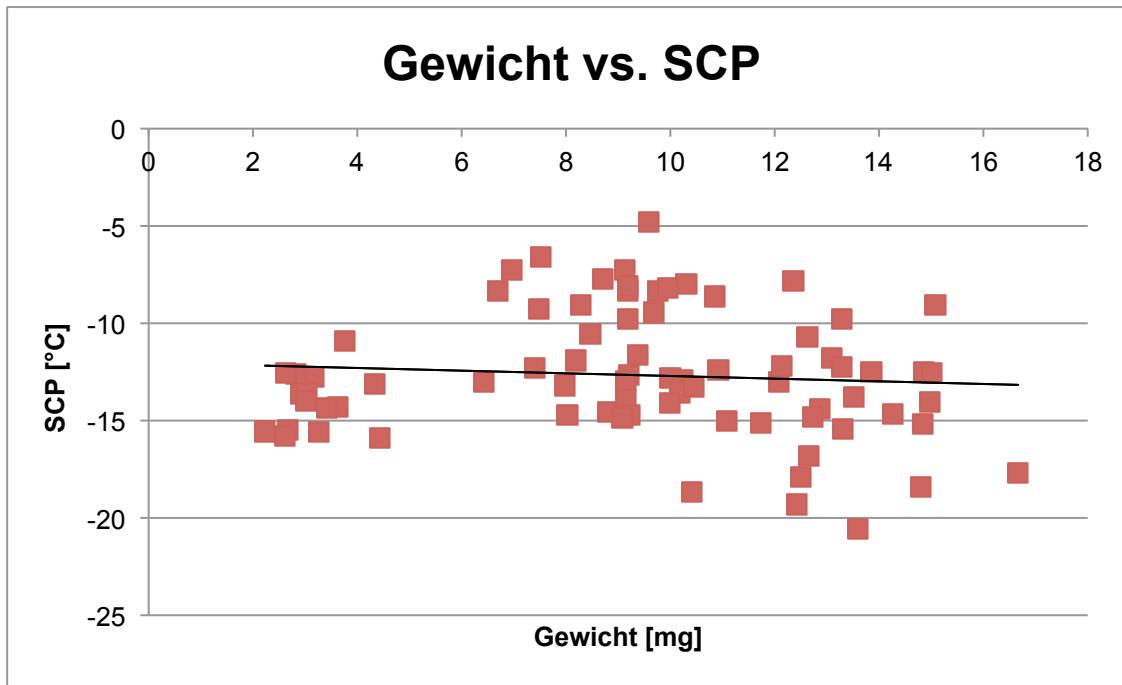


Abb. 17: Beziehung von Gewicht und Supercooling Points von Larven, Puppen und Imagines von *I. cembrae* ($n = 77$; $y = -0,0684x - 12,017$; $R^2 = 0,0066$).

3.5 Respiration

Die Respirationsraten adulter Käfer (die den Winter von November 2012 bis Februar bzw. März 2013 im Freiland verbrachten), gemessen im Februar und März 2013, unterschieden sich nicht signifikant (t-Test, $p = 0,267$) (Tab. 5).

Tab. 5: Mittlere Respirationsraten (\pm Standardabweichung/SD und \pm Standardfehler/SE) von Imagines von *I. cembrae* im Februar ($n = 30$) und März 2013 ($n = 26$; $p = 0,267$).

Messtermin	Mittlere Respirationsrate [$\mu\text{l O}_2/\text{h/mg}$]	SD	SE
Februar	1,091	0,269	0,049
März	1,202	0,459	0,090

3.5 Wintermortalität

Nach drei Wochen Expositionszeit (von Ende Jänner bis Ende Februar; Adoptionsphase siehe 2.3.1) unter Freilandbedingungen im Garten des IFFF betrug die Mortalität der Larven ein Drittel, jene der Puppen ein Zehntel. Nach weiteren fünf Wochen (acht Wochen Gesamtexpositionszeit) stiegen die Mortalitätsraten bei Larven um mehr als das Doppelte und bei Puppen um ca. das Vierfache an (Abb. 18).

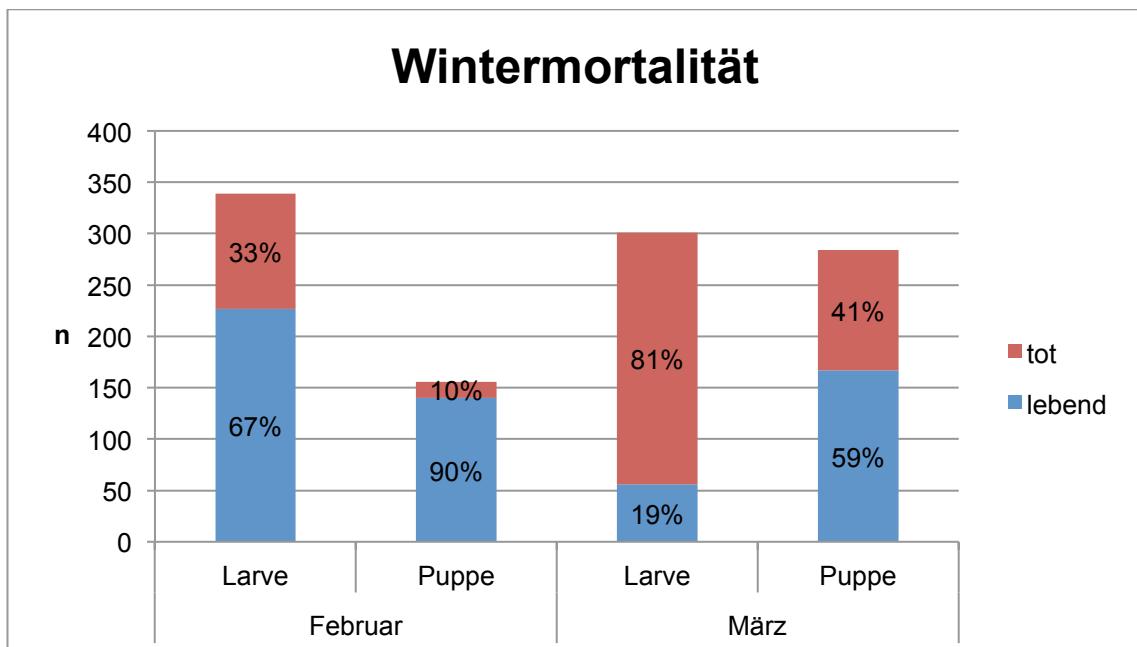


Abb. 18: Wintermortalität von Larven und Puppen von *I. cembrae* unter Freilandbedingungen im Februar (nach drei Wochen) und März (nach acht Wochen) 2013.

In dieser Periode lagen die Tagesmitteltemperaturen zwischen –3,3 °C und +11,8 °C (Abb. 19).

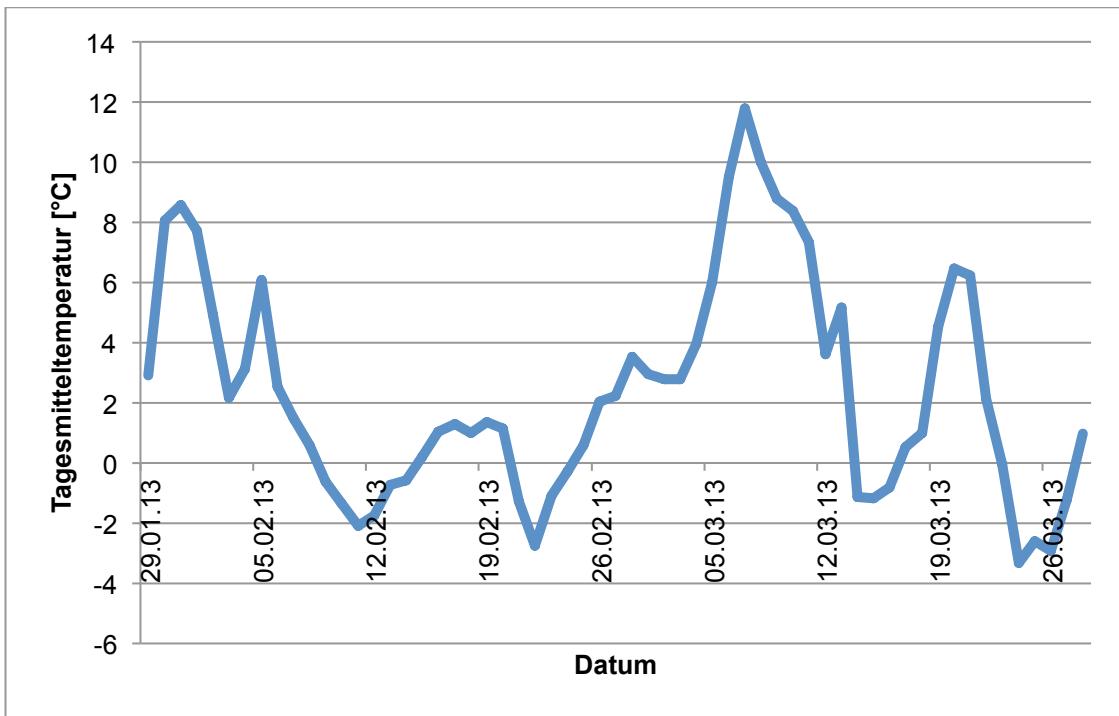


Abb. 19: Verlauf der Tagesmitteltemperatur vom 29.1. bis 28.3.2013

3.6 Unterkühlungsschäden (Chilling Injury)

Die Ergebnisse zur Chilling Injury zeigten eine 100 %ige Mortalität der Larven bei -4°C und -10°C bei einer Exposition von ein und zwei Wochen. Nach einer einwöchigen Exposition bei -4°C und -10°C lebten jedoch noch alle Puppen. Nach zwei Wochen bei denselben Temperaturen lag die Mortalität der Puppen bei -4°C bei einem Viertel, bei -10°C starb knapp die Hälfte der Individuen (Tab. 6). Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass zwei Drittel der toten Puppen bei -10°C nach zwei Wochen wohl durch Vertrocknung abgestorben waren, was sich durch die Untersuchungsmethode (Gaze-Säckchen) ergab.

Tab. 6: Wintermortalität von Larven und Puppen von *I. cembrae* bei -4°C und -10°C nach 1 und 2 Wochen Expositionszeit.

Temperatur	-4°C		-10°C		
	Expositionszeit	1 Woche	2 Wochen	1 Woche	2 Wochen
Anzahl Larven lebend/tot	0/20	0/20	0/20	0/20	0/20
Anzahl Puppen lebend/tot	20/0	15/5	20/0	11/9	

Das Körperhinterende der toten Larven wies eine dunkelbraune bis schwarze Färbung im Bereich des Mittel- und Enddarmes auf, was auf eine Verletzung des Darmepithels schließen lässt (Abb. 20 und 21).

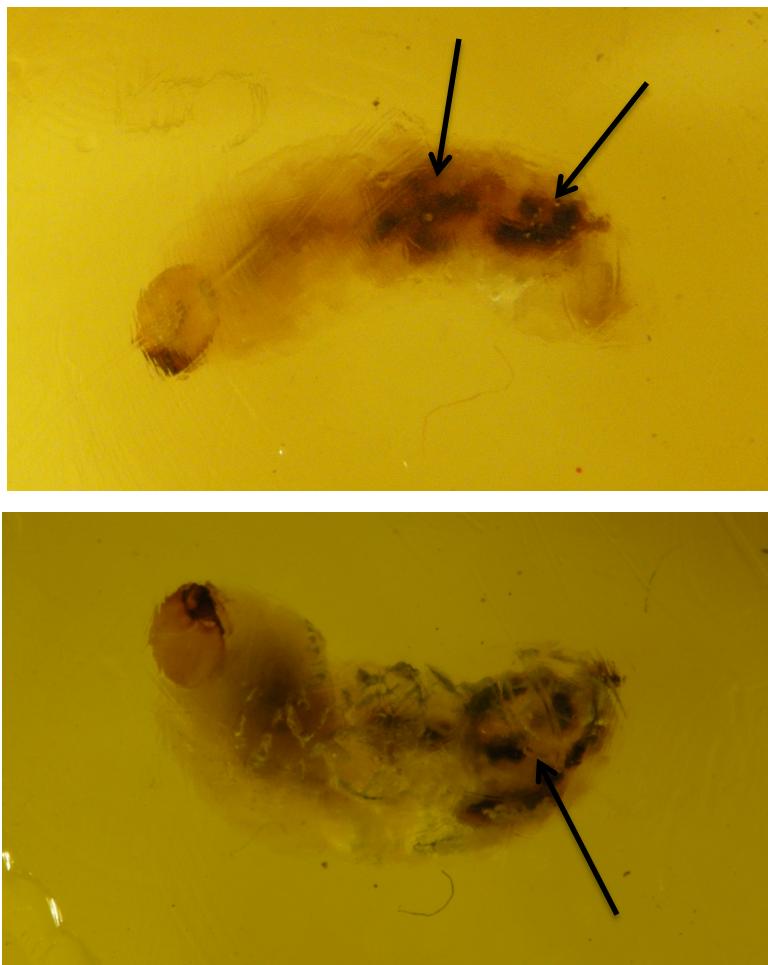


Abb. 20 und 21: Unterkühlungsschäden von Larven von *I. cembrae* im Bereich des Darms.

4 Diskussion

Im Rahmen dieser Arbeit wurden Kennwerte zur Entwicklung und Überwinterung von *I. cembrae* ermittelt, die zum einen die Grundlage von Prognose- und Monitoringmodellen (z.B. PHENIPS (Baier et al. 2007)) darstellen und zum anderen zusätzliche Kenntnisse zur Biologie dieser Art beisteuern sollen.

Die Entwicklungsdauer bei drei unterschiedlichen Temperaturbedingungen unterschied sich höchst signifikant voneinander und dauerte bei tieferen Temperaturen länger als bei höheren. Aus der Entwicklungsdauer konnten somit untere Entwicklungsnullpunkte (= ENP) für jedes einzelne Entwicklungsstadium sowie für die Gesamtentwicklung abgeleitet werden. Der ENP für die Gesamtentwicklung betrug 11,2 °C. Die Larvalentwicklung sowie der Reifungsfraß wiesen einerseits die höchste Dauer aller Entwicklungsphasen und diesbezüglich die höchsten Schwankungen auf, ebenso konnten während dieser Stadien die höchsten Mortalitäten beobachtet werden.

I. cembrae ist ein gefrierintolerantes Insekt, d.h., dass die Eisbildung von Körperflüssigkeiten zum Tod führt. Die Überwinterungsfähigkeit wurde anhand des Supercooling Points (SCP) und anhand von Unterkühlungsschäden (Chilling Injuries) untersucht. Puppen wiesen bei Messungen zu Ende des Winters einen tieferen SCP als Larven und Imagines auf. Überdies zeigten Larven eine höhere Anfälligkeit gegenüber Unterkühlungsschäden als Puppen. In dieser Untersuchung konnte kein Zusammenhang zwischen dem Gewicht und dem SCP von Larven, Puppen und Imagines gezeigt werden.

Die Wintermortalität wurde unter Freilandbedingungen in Stämmen an Larven und Puppen untersucht. Hierbei wurden bei Larven generell höhere Mortalitätszahlen und steigende Zahlen bei längerer Expositionszeit beobachtet.

Die Respirationsraten zweier Messungen zu Ende des Winters (Februar, März) zeigten keine signifikanten Unterschiede.

4.1 Temperaturabhängige Entwicklung von *I. cembrae*

In dieser Untersuchung konnte ein Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *I. cembrae* gezeigt werden. Die Entwicklungsgeschwindigkeit sämtlicher Stadien verlief bei höheren Temperaturen schneller, was durch Ektothermie und chemisch-reaktionskinetische Zusammenhänge erklärt werden kann (van't Hoff'sche Regel) (Mortimer & Müller 2007).

Bei Entwicklungsversuchen von Obrist (2013) schlüpfte bei 25 °C und Langtagbedingungen (LT = L:D 16:8) der erste Filialkäfer nach 24 Tagen, bei 20 °C LT nach 53 Tagen und bei 15 °C LT nach 79 Tagen. Die mittleren Entwicklungsdauern einer Filialgeneration in Stämmen und Sandwichplatten (= SWP) unterscheiden sich stark (Tab. 7). Eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse dieser beiden Methoden ist nicht uneingeschränkt möglich. Als Startpunkt der Entwicklung beim Stamm-Versuch galt der Ansatztermin der Parentalkäfer. Bei der SWP-Methode wurde nur die Entwicklung der Filialgeneration, d.h., ab dem Zeitpunkt der Eiablage untersucht. Demnach floss die Zeit bis die Käfer eine geeignete Einbohrstelle gefunden, sich eingebohrt, eine Rammelkammer angelegt, ein Weibchen angelockt, eine Kopula durchgeführt und den ersten Teil des Mutterganges angelegt hatten, nicht in die SWP-Versuche ein.

Tab. 7: Mittlere Gesamtentwicklungsduer von *I. cembrae* bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (L:D 16:8) bei Entwicklung in Stämmen (Obrist 2013) und in Sandwichplatten (SWP).

	15 °C	20 °C	25 °C
Stamm	143	110	47
SWP	120	64	37

Ohne Angaben zur Photoperiode dauerte bei Untersuchungen von Balogun (1970) die Gesamtentwicklung bei ca. 16 °C ungefähr 74 Tage. Schimitschek (1931) beobachtete unter günstigen Freilandbedingungen den ersten geschlüpften Jungkäfer nach 46 Tagen, die ersten Käfer mit reifen Gonaden nach 50 Tagen. Jedoch liefern diese Ergebnisse keine direkten Vergleichsmöglichkeiten zur vorliegenden Untersuchung, da unterschiedliche Methoden angewandt wurden.

Die Larvalentwicklung bei *I. cembrae* umfasst ca. 66 % der Präimaginalentwicklung und dauert demnach etwas länger als bei *I. typographus*, wo sie bei denselben Temperatur- und Lichtbedingungen ca. 60 % einnimmt. Das Eistadium bei *I. cembrae* beläuft sich im Schnitt auf 16 %, bei *I. typographus* auf 20 %; das Puppenstadium bei *I. cembrae* auf 18 % und bei *I. typographus* auf 20 % der Präimaginalentwicklung. In absoluten Zahlen verlief die Entwicklung bei *I. typographus* schneller als bei *I. cembrae* (Tab. 8) (Wermelinger & Seifert 1998).

Tab. 8: Entwicklungsdauer [Tage] der einzelnen Entwicklungsstadien von *I. cembrae* und *I. typographus* (Wermelinger & Seifert 1998).

		15 °C	20 °C	25 °C
<i>I. cembrae</i>	Ei	12,9	5,3	3,1
	Larve	46,3	26,1	14,0
	Puppe	12,7	6,3	4,3
	Reifung	47,7	26,3	15,7
	Gesamt	119,6	64,0	37,1
<i>I. typographus</i>	Ei	11,8	5,9	3,7
	Larve	30,2	17,8	12,5
	Puppe	10,8	6,1	3,6
	Reifung	-	16,9	12,8
	Gesamt	-	46,7	32,6

Der Anteil der Reifungsphase an der Gesamtentwicklung von ca. 41 % bei *I. cembrae* nimmt eine ähnliche Größenordnung wie bei *I. typographus* ein (ca. 38 %) (Wermelinger & Seifert 1998).

Mittels Schlupfversuchen an Lärchenstämmen wurde ein ENP von *I. cembrae* für die Gesamtentwicklung von 10,8 °C ermittelt (Obrist 2013). In Verbindung mit den hier vorliegenden Ergebnissen liegt der ENP bei 11,2 °C.

Die ENPs des Ei- und Larvenstadiums von *I. typographus* liegen unter jenen von *I. cembrae*, das Puppenstadium weist bei beiden Arten annähernd denselben Wert auf. Der ENP der Präimaginalentwicklung von *I. typographus* liegt deutlich unter jenem von *I. cembrae* (Tab. 9) (Wermelinger & Seifert 1998).

Tab. 9: Entwicklungsnnullpunkte (ENP) verschiedener Entwicklungsstadien und der Präimaginalentwicklung von *I. cembrae* und *I. typographus* (Wermelinger & Seifert 1998).

Stadium	ENP [°C] – <i>I. cembrae</i>	ENP [°C] – <i>I. typographus</i>
Ei	12,0	10,6
Larve	11,2	8,2
Puppe	9,8	9,9
Präimaginalentwicklung	11,2	8,3

Der relativ hohe Entwicklungsnnullpunkt des Eies kann eine Anpassung an späte Kälteperioden im Frühling, vor allem in größeren Höhenlagen, sein (Wermelinger & Seifert 1998). Diese kalten Temperaturen könnten zum Absterben von zu früh geschlüpften Junglarven und somit zum Ausfall einer Generation führen, weshalb der ENP von Eiern bei Temperaturen liegt, die erst später im Jahr auftreten und somit das Risiko von Spätfrostereignissen schon geringer ist.

Unterschiede in der Entwicklungsdauer im Vergleich zu anderen Untersuchungen (Schimitschek 1931, Balogun 1970, Obrist 2013) können sich durch die angewandten Methoden ergeben. Ein Aspekt liegt wahrscheinlich in der bereits oben beschriebenen unterschiedlichen Bemessung von Entwicklungszeiten.

Des Weiteren hat mit großer Wahrscheinlichkeit die Qualität des Brut- und Nahrungssubstrates Einfluss auf die Entwicklung. Da durch die Sandwich-Methode eine künstliche Umgebung geschaffen wird, bei der nur der Bast und die Borke verwendet werden können, ergeben sich Unterschiede zu natürlichen Bedingungen in Stämmen. Dies führte zur vergleichsweise schnellen Austrocknung des Bastes mit fortschreitender Entwicklungszeit und so zu einer sinkenden Qualität der direkten

Umweltbedingungen. Dies spiegelte sich in den Mortalitäten während der Entwicklung wider, die bei 25 °C – also bei der schnellsten Entwicklung – am geringsten waren. Das bedeutet, dass die Individuen in dieser Zeit die günstigsten Bedingungen des Brut- und Nahrungssubstrates vorfanden. Des Weiteren wiesen jene Stadien die höchste Sterblichkeit auf, die anteilmäßig die längste Dauer an der Gesamtentwicklung hatten. Unterschiedliche Vertrocknungserscheinungen waren, vor allem bei den längeren Entwicklungsdauern, der Hauptmortalitätsfaktor. Die Austrocknung des Bastes wurde auch bei anderen Untersuchungen nach der Sandwich-Methode als problematisch hervorgehoben (Wermelinger & Seifert 1998). Darüber hinaus wurden die höchsten Schwankungen in der Entwicklungsgeschwindigkeit bei Larven und bei geschlüpften Filialkäfern, also bei nahrungsabhängigen Stadien, beobachtet. Somit kann auf einen Einfluss der Nahrung auf die Entwicklung geschlossen werden. Dies kann auch ein Grund sein, weshalb sich die ENPs von *I. typographus* bei verschiedenen Untersuchungen nach der gleichen Methode unterscheiden (Coeln et al. 1996, Wermelinger & Seifert 1998).

Des Weiteren ist es möglich, dass Kontakt zu Schimmelpilzen bestand oder während der Nahrungsaufnahme Schimmelpilze gefressen wurden, die sich negativ auf die Gesundheit und die Entwicklung der Tiere auswirkten. Auch bei gründlicher Desinfektion der Plexiglasplatten und der verwendeten Instrumente war es nicht möglich, Schimmelbildung gänzlich zu vermeiden.

Der geringe Anteil von weiblichen Filialkäfern mit reifen, ablagebereiten Eiern in den Ovarien lässt sich vermutlich auf die Anwendung der Sandwich-Methode zurückführen. Da bei dieser Untersuchung die Frage nach der Entwicklungsdauer im Vordergrund stand, wurden die Platten erst geöffnet, als sich auch der letzten Filialkäfer fertig entwickelt hatte. Dadurch konnten nur bei wenigen Weibchen die Gonaden untersucht werden, da ein Teil der Tiere bei der Öffnung schon tot war. Anhand dieser Ergebnisse kann nicht darauf geschlossen werden, ob der Reifungsfraß im Anschluss an die Puppenwiege oder an Trieben von Lärchen erfolgt. Daten mit höherer Aussagekraft müssen von frisch geschlüpften Käfern, die sich in Stämmen, also unter natürlichen Bedingungen entwickeln konnten, genommen werden. Ein Einfluss der Nahrung bzw. des Zustands des Bastes auf die Eireifung kann nicht ausgeschlossen werden, jedoch ist hierzu die Anzahl untersuchter Weibchen zu gering.

4.2 Überwinterung von *I. cembrae*

Die Ergebnisse zur Frostresistenz der vorliegenden Untersuchung zu Larven, Puppen und Adulten sowie jene von Obrist (2013) zu Imagines weisen *I. cembrae* als ein gefrierintolerantes Insekt aus. Studien über andere Borkenkäferarten der Gattungen *Ips*, *Dendroctonus* und *Pityogenes* zeigten, dass auch diese gefrierintolerant sind (Lombardero et al. 2000, Kostal et al. 2011, 2014). Ob dieses Merkmal einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung hat oder ob es unabhängig entstanden ist, bedarf noch weiterer, vor allem genetischer Untersuchungen.

Im Vergleich zu Imagines weisen die untersuchten Larven und Puppen z.T. tiefere SCPs auf. Bei monatlichen Messungen zwischen Oktober 2012 und Jänner 2013 lagen die mittleren SCPs der Adulttiere zwischen $-10,9^{\circ}\text{C}$ und $-13,5^{\circ}\text{C}$ (Obrist 2013). Larven wiesen im Februar 2013 einen mittleren SCP von $-12,3^{\circ}\text{C}$ und Puppen von $-15,4^{\circ}\text{C}$ auf. Bei zukünftigen Untersuchungen sollten monatliche Messungen der SCPs von Oktober bis April auch bei Larven und Puppen durchgeführt werden, um saisonale Trends abbilden zu können und so auf eine erfolgreiche Überwinterung dieser beiden Stadien schließen zu können.

Ein Zusammenhang zwischen dem Körpergewicht und dem SCP von Larven, Puppen und Imagines konnte hier nicht gezeigt werden. Die Annahme, dass bei schwereren Tieren ein höherer Körperwassergehalt vorliegt und dadurch Eisbildung schon bei höheren Temperaturen erfolgt (Lee 2010), konnte nicht unterstützt werden. Möglicherweise ist auch die Zusammensetzung der Körpermasse und die Verfügbarkeit von Wasser entscheidend.

Die Analyse der Frostresistenz von Imagines lässt darauf schließen, dass Anfang April die Frosthärté noch nicht gebrochen wurde. Die SCPs von Imagines von Oktober 2012 bis Jänner 2013 lagen im Mittel zwischen $-10,9^{\circ}\text{C}$ und $-13,5^{\circ}\text{C}$ (Obrist 2013), im April 2013 bei $-11,3^{\circ}\text{C}$. Dies kann als Anpassung an tiefe Temperaturen bzw. Temperaturstürze im Frühling interpretiert werden. Trotzdem legen die Werte der mittleren SCPs von Oktober 2012 bis April 2013 die Vermutung nahe, dass eine erfolgreiche Überwinterung von Imagines, vor allem in höheren Lagen, in der Bodenstreu erfolgt. Vergleicht man den Verlauf der SCPs über die Wintermonate mit *I. typographus* oder *P. chalcographus*, ist bei *I. cembrae* kein

saisonaler Gang ausgebildet. *I. typographus* weist von Dezember bis März die niedrigsten SCPs auf (ca. –20 °C bis –22 °C), hingegen liegen diese im August bei ca. –12 °C und im April bei ca. –8 °C (Schopf & Kritsch 2010, Kostal et al. 2011). Bei *P. chalcographus* wurden die tiefsten Werte im Jänner (–26,3 °C) gemessen, die sich höchst signifikant von jenen im Spätsommer (August: –12,8 °C) oder Frühling (April: –11,9 °C) (Kostal et al. 2014) unterschieden. Die Tiefe der SCPs muss jedoch auch mit den Außentemperaturen in Beziehung gesetzt werden, da höhere Frostresistenzen bei kälteren Umgebungstemperaturen beobachtet werden (Schopf & Kritsch 2010).

Die tieferen SCPs von *I. typographus* und *P. chalcographus* im Hochwinter verglichen mit jenen von *I. cembrae* sind ein weiterer Hinweis darauf, dass der Buchdrucker und der Kupferstecher in Mitteleuropa unter der Rinde überwintern können, dies beim Lärchenborkenkäfer aber außerhalb des Wirtsbaumes erfolgt (Schopf & Kritsch 2010, Kostal et al. 2011, 2014). Am IFFF wurden unter Freilandbedingungen vereinzelt Imagines von *I. cembrae* beobachtet, die im Herbst den Stamm verließen (persönliche Information: Schopf 2014).

Schimitschek (1931) schließt eine Überwinterung der Käfer in der Bodenstreu aus, obwohl dort einzelne Tiere beobachtet wurden. Balogun (1970) und Postner (1974) führen die Bodenstreu als passendes Überwinterungshabitat an.

I. typographus kann in Nordskandinavien aufgrund tiefer Temperaturen nur in der Bodenstreu mit zusätzlicher Isolation der Schneedecke überwintern. Die Mortalitäten von Larven, Puppen und Imagines unter der Rinde liegen bei nahezu 100% (Annala 1969). Die Wintermortalität von Adulttieren von *I. typographus* unter der Rinde in Mitteleuropa liegt bei ca. 50% (Faccoli 2002, Schopf & Kritsch 2010).

Untersuchungen an Imagines von *P. chalcographus* zeigten Winter-Überlebensraten unter Freilandbedingungen über einen Zeitraum von ca. 4 Monaten zwischen 24% und 69%, obwohl die Raten in den meisten Fällen über 50% lagen (Kostal et al. 2014). Vergleichende Daten zur Überwinterungsmortalität aller Entwicklungsstadien von *I. cembrae* würden weitere Kenntnisse zur Biologie dieser Art liefern. Unter welchen Umweltbedingungen und in welchen Anteilen Imagines den Stamm Richtung Bodenstreu verlassen, ist ebenso unklar, wie die Frage, ob bei unterschiedlichen Populationen, je nach Lebensraum, ein anderes Winterhabitat gewählt wird.

Die Überwinterungsfähigkeit von *I. cembrae* im Larven- und Puppenstadium muss nach den vorliegenden Ergebnissen kritisch betrachtet werden. Es kommen mehrere Faktoren in Frage, die eine erfolgreiche Hibernation gefährden. Zum einen müssen Borkenkäfer Kontaktgefrieren zu feuchten Oberflächen und das damit in Verbindung stehende inokulative Gefrieren vermeiden, bei dem Eiskristalle über Körperöffnungen das Körperwasser zum Gefrieren bringen. Vor allem Larven und Puppen, da sie eingeschränkte Mobilität aufweisen, müssen kutikuläre Anpassungen treffen, um den Eiseintritt zu verhindern. Anpassungen gegenüber inokulativem Gefrieren unterliegen auch einem saisonalen Trend und zeigen sich in einem veränderlichen Aufbau des Integuments (Olsen et al. 1998). Überwinternde Imagines können die Gefahr des Kontaktgefrierens minimieren, indem sie Stellen aufsuchen, die relativ trocken sind. Für im Stamm überwinternde Tiere kann dies der Bereich der äußeren Borke sein, wie es bei *I. typographus* auftritt (Dolezal & Sehnal 2007). Darüber hinaus können im Boden, in der Streu oder unter einer Schneedecke gedämpfte Temperaturbedingungen vorgefunden werden, die das Risiko inokulativen Gefrierens verringern.

Ein wichtiger Aspekt für ein erfolgreiches Überwintern von Stadien, die Nahrung aufnehmen, ist die Leerung des Darms vor Kälteperioden. Die in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen zu Unterkühlungsschäden (-4°C und -10°C bei 1 und 2 Wochen Exposition) zeigten bei Larven eine 100%ige Mortalität, die zuvor im Brutsystem Nahrung aufgenommen hatten. Hingegen wiesen Puppen eine deutlich geringere Sterblichkeit auf. Vergleichbare Untersuchungen mit Larven des Buchdruckers zeigten ähnliche Ergebnisse, wobei tote Individuen ebenfalls dunkle Verfärbungen im Bereich des Verdauungstraktes aufwiesen. Der Feuchtegehalt von im Darm enthaltenen Nahrungspartikeln führt womöglich zu Eisbildung und die damit verbundene Volumausdehnung des Wassers beim Gefrieren zu einer Ruptur des Darms. Die im Verdauungstrakt enthaltenen Mikroorganismen können so eine Septikämie hervorrufen (Schopf & Kritsch 2010).

Die Individuen wurden im vorliegenden Versuch nach einer Entwicklung bei ca. 25°C stufenweise kalten Temperaturen ausgesetzt. Eine Wiederholung dieses Versuchs sollte unter Freilandbedingungen erfolgen, um zu überprüfen, ob Larven (und Imagines) unter natürlichen Verhältnissen den Verdauungstrakt vor dem Winter leeren. Wenn keine rechtzeitige Entleerung des Darms erfolgt, wäre eine erfolgreiche Überwinterung der Larve stark vom Zufall geprägt.

Die in dieser Arbeit beobachteten Mortalitäten von Larven und Puppen unter der Rinde bei Freilandbedingungen können nur als Richtwerte verstanden werden und bedürfen sicherlich noch detaillierterer Untersuchungen. Künftige Versuche müssten vor allem über längere Zeiträume und hinsichtlich biotischer und abiotischer Bedingungen unter der Rinde durchgeführt werden.

Wie bereits einleitend erwähnt, treten während der Überwinterung von vielen Insekten in gemäßigten Breiten Dormanzen auf (Kostal 2006). Der spezielle Fall einer genetisch fixierten, endogen gesteuerten Diapause steht mit einer Reduktion des Stoffwechsels, einer Synchronisation von Lebenszyklen und – in manchen Fällen – mit einer Erhöhung der Kältehärte in Verbindung (Schopf 1985). *I. typographus* tritt in eine reproduktive Diapause ein, wenn bei Dauertemperaturen unterhalb 23 °C die Tageslichtlänge unter 14,7 Stunden fällt (Dolezal & Sehnal 2007).

In Verbindung mit Untersuchungen von Obrist (2013) liegen Daten zur Respirationstätigkeit von Imagines von *I. cembrae* von Oktober 2012 bis März 2013, also über einen weiten Zeitraum eines Winters vor (Tab. 10). Anhand der zusätzlichen Analysen zu Ende des Winters in dieser Arbeit konnte keine Diapausemanifestation durch jahreszeitliche Temperatur- und Photoperiode-Veränderungen anhand der Respirationsrate festgestellt werden. Es konnte aber ein Trend beobachtet werden, dass die mittlere Respirationsrate im Dezember und Jänner am niedrigsten ist, jedoch unterschieden sich die Ergebnisse nicht signifikant. Dieser Versuch wurde bei einer Wassertemperatur von 23 °C durchgeführt. Möglicherweise war diese Temperatur zu hoch und somit der Unterschied zwischen Freiland- und Versuchsbedingungen zu groß, sodass sich keine signifikanten Unterschiede zeigen ließen. Bei einer Versuchswiederholung sollte eine Wassertemperatur zwischen 10 °C und 15 °C gewählt werden.

Tab. 10: Mittlere Respirationsraten und Standardabweichung (SD) von Imagines von *I. cembrae* von Oktober 2012 bis März 2013.

Messtermin	Respirationsrate [$\mu\text{l O}_2/\text{h/mg}$]	SD [$\mu\text{l O}_2/\text{h/mg}$]	n	Autor
Oktober 2012	1,104	0,308	26	Obrist (2013)
November 2012	1,234	0,295	20	Obrist (2013)
Dezember 2012 (1)	1,070	0,507	12	Obrist (2013)
Dezember 2012 (2)	0,986	0,390	15	Obrist (2013)
Jänner 2013	0,999	0,327	17	Obrist (2013)
Februar 2013	1,091	0,269	30	Schebeck (2014)
März 2013	1,202	0,459	26	Schebeck (2014)

Hingegen wird die Annahme, dass *I. cembrae* während des Winters keine Diapause ausbildet von Untersuchungen zum Schlupfverhalten und zur Oocytenentwicklung bei verschiedenen Bedingungen (Photoperioden und Temperaturen) unterstützt (Obrist 2013).

Der nicht beobachtete saisonale Gang der SCPs von Oktober 2012 bis April 2013, könnte ebenfalls auf das Fehlen einer Diapausemanifestation hindeuten (Obrist 2013). Bei *I. typographus* und *P. chalcographus*, die beide eine Diapause im Imaginalstadium ausbilden (Führer & Chen 1979, Schopf 1989, Dolezal & Sehnal 2007), wurden während des Winters deutlich niedrigere SCPs gemessen als im späten Herbst oder im beginnenden Frühling (Schopf & Kritsch 2010, Kostal et al. 2011, 2014). Bei einer Versuchswiederholung sollten die SCPs von *I. cembrae* wiederum über den gesamten Winter bestimmt werden, jedoch muss darauf geachtet werden, dass die Messungen sofort nach der Entnahme aus dem Freiland durchgeführt werden und die Individuen eine möglichst kurze Zeit Raumtemperaturen ausgesetzt sind, um so auch nur geringe Änderungen der Kältehärte abilden zu können. Möglicherweise ist bei *I. cembrae* eine Diapause ausgebildet, zeigt sich jedoch nur in kleinen messbaren Unterschieden, und ist in ihrer Intensität von den Außenbedingungen beeinflusst (so treten z.B. bei *I. typographus* tiefere SCPs bei kälteren Temperaturen auf (Schopf & Kritsch 2010)).

Bei weiteren Studien sollten die Respirationsraten und SCPs aller Entwicklungsstadien untersucht werden, um jenes Stadium bzw. jene Stadien zu determinieren, die während des Winters in eine Diapause fallen. Die

Borkenkäferarten *I. typographus* und *P. chalcographus* bilden nur eine imaginale Diapause aus (Führer & Chen 1979, Schopf 1989, Dolezal & Sehnal 2007). Bei Untersuchungen an *D. ponderosae* wurden Hinweise sowohl für eine imaginale als auch für eine embryonale Diapause gefunden. Saisonale Gänge der Metabolismusraten sowie der SCPs weisen darauf hin, jedoch gibt es hierfür noch keine Untersuchungen zu einem auslösenden Umweltreiz (Lester & Irwin 2012). Detaillierte Untersuchungen zu Dormanzen von Larven und Puppen von *D. ponderosae* würden zum besseren Verständnis der Überwinterungsbiologie dieser Art beitragen. Die Larve stellt hier das Stadium mit der größten Kältehärte (bis –40 °C) dar, jedoch konnte bei diesem bislang keine Diapausemanifestation nachgewiesen werden (Bentz et al. 1991, Safranyik & Carroll 2006). Ob diese starke Anpassung an tiefe Temperaturen unabhängig von einer Diapause auftritt, bedarf noch weiterführender Studien.

Wie bereits oben erwähnt, lassen die Daten zur Frostresistenz vermuten, dass im natürlichen Habitat eine erfolgreiche Überwinterung von *I. cembrae* im Adultstadium hauptsächlich im Boden erfolgt. Faktoren, die bei den Käfern das Verlassen des Stammes zum Aufsuchen des Überwinterungsortes auslösen, sind jedoch noch nicht bekannt. Des Weiteren bedarf es noch Untersuchungen zu Umweltreizen, die möglicherweise eine Diapause induzieren und inwieweit letztere an die Ausformung einer Kältehärte gekoppelt ist. Ein modifizierender Einfluss der Außentemperatur auf die Frostresistenz kann wie beim Buchdrucker (Schopf & Kritsch 2010) auch für *I. cembrae* angenommen werden. Die Tiere in meiner Untersuchung waren milden Winterbedingungen im städtischen Bereich ausgesetzt, die eine stärkere Frostresistenz womöglich nicht zustande kommen ließen.

Eine erfolgreiche Überwinterung als Larve und Puppe hängt aufgrund der Gefahr des inokulativen Gefrierens stark von den Temperatur- und Feuchtebedingungen im Bast-Splintbereich des Stammes ab und ist so vom Zufall geprägt. Daher ist anzunehmen, dass die Käfer im Adultstadium erfolgreicher überwintern können und die Wintermortalität generell für *I. cembrae* ein wichtiges demographisches Regulativ darstellt. Insofern muss befürchtet werden, dass eine zukünftige winterliche Erwärmung zu höheren Populationsdichten des Käfers in unseren subalpinen Lärchen- und Zirbenbeständen führen wird.

Neben den hier durchgeführten Untersuchungen spielen jedoch noch weitere Faktoren eine Rolle, die das Überleben kalter Perioden unter natürlichen Bedingungen beeinflussen. Die Werte der SCPs geben nur das Limit tiefer Temperaturen an, die unter Laborbedingungen von Tieren einer speziellen Population ermittelt wurden. Die Mortalität unter natürlichen Gegebenheiten wird von einem komplexen Faktorengefüge gesteuert, das wahrscheinlich noch nicht zur Gänze verstanden ist (Kostal et al. 2014). Der Einfluss tiefer Temperaturen oberhalb des SCP über einen langen Zeitraum und schwankende Temperaturen sind nur zwei Aspekte, die einen Einfluss auf das Überleben ausüben (Lee 2010), da bei Borkenkäfern z.T. hohe Mortalitäten bei Temperaturen oberhalb des SCP auftreten (Kostal et al. 2014). Der Einfluss warmer Wintertemperaturen kann auch höhere Mortalitäten durch Gegenspieler von Borkenkäfern zur Folge haben. *I. typographus* weist ein breites Spektrum antagonistischer Bakterien, Viren, Mikrosporidien und entomopathogener Pilze auf (Wegensteiner et al. 1996), die Mortalitäten bei warmen Winterbedingungen hervorrufen könnten. Ähnliche Effekte wären auch für *I. cembrae* möglich.

Der Einfluss des Klimawandels mit steigenden Wintertemperaturen kann sich in Zukunft auch auf die Überwinterungsmortalität und somit auf die Verbreitung und Abundanzen von *I. cembrae* auswirken.

Die in nordamerikanischen Kiefernwäldern bedeutende Art *D. ponderosae* überwintert als Larve im 3. oder 4. Stadium (Safranyik & Carroll 2006). Populationsdichten und Verbreitungsmuster hängen stark von der Wintermortalität der Larven ab (Bentz & Mullins 1999, Chapman et al. 2012). Höhere Wintertemperaturen aufgrund des Klimawandels können zu einem erhöhten Überleben der Larven und dadurch zu einer weiteren Ausdehnung des Verbreitungsareals (in größere Höhenlagen und Richtung Norden), zu höheren Abundanzen und schnelleren Entwicklungen führen, was Auswirkungen auf das künftige Schadauftreten haben könnte (Logan et al. 2003, Chapman et al. 2012).

Zum besseren Verständnis der Überwinterungsbiologie von *I. cembrae* würden auch biochemisch-physiologische Untersuchungen beitragen. Die Bedeutung der Einlagerung osmotisch aktiver Substanzen, die den Schmelzpunkt der Hämolymphe von Insekten senken, wurde schon Mitte des 20. Jahrhunderts anhand von Glycerol

erkannt (Salt 1957, 1961). Daten zu Antigefriersubstanzen liegen für die Borkenkäfer *I. typographus* und *P. chalcographus* vor (Kostal et al. 2007, 2011, 2014). Vergleichende Untersuchungen zur Art und zu saisonalen Konzentrationsänderungen dieser Substanzen könnten wichtige Beiträge zur Biologie von *I. cembrae* liefern.

Des Weiteren könnten Untersuchungen zur Bedeutung von Hysteresisproteinen durchgeführt werden, die einerseits Nukleationskeime umschließen und somit die Eisbildung unterbinden oder aber auch das Wachstum bereits entstandener Eiskristalle einschränken (Danks 2005).

Untersuchungen zur saisonal unterschiedlichen Zusammensetzung von ungesättigten Fettsäuren, die die Membranfluidität aufrechterhalten, könnten zusätzliches Licht auf Parameter für eine erfolgreiche Überwinterung werfen (Kostal et al. 2003).

4.3 Zukünftiges Auftreten und forstliche Bedeutung von *I. cembrae*

Der Einfluss steigender Temperaturen und sich ändernder Niederschlagsverhältnisse durch klimatische Veränderungen im 21. Jahrhundert auf Wälder und Schadorganismen kann aus heutiger Sicht noch schwer abgeschätzt werden. Da es sich bei Wäldern um sehr langlebige und langsam wachsende Ökosysteme handelt, sind allgemein gültige Prognosen schwierig. Die Auswirkungen von sich ändernden Umweltbedingungen können vielfältig sein und betreffen einerseits Schadorganismen und andererseits das Stressverhalten und Abwehrvermögen von Wirtsbäumen (Netherer & Schopf 2010).

Klimamodelle prognostizieren für Österreich vor allem in den Sommermonaten eine erhöhte Wahrscheinlichkeit von Hitze- und Trockenperioden (Kronberger-Kießwetter et al. 2013). Dies kann die Anfälligkeit von Lärchenbeständen gegenüber Befall von *I. cembrae* vor allem in Regionen außerhalb der natürlichen Verbreitung der Lärche erhöhen. Zusätzlich können andere forstliche Schaderreger dieser Baumart, bei denen in Österreich in den letzten Jahren vermehrt Schäden beobachtet wurden, eine Schwächung von Beständen verursachen (z.B. Lärchenschüttre verursacht v.a. durch *Hypodermella laricis*, Lärchenkrebs *Lachnellula willkommii*, Grauer Lärchenwickler *Zeiraphera griseana*, Lärchenbock *Tetropium gabrieli*) (BFW 2014a).

Darüber hinaus wird seit 2004 ein verstärktes Auftreten von Kronenschäden an der Lärche beobachtet. Dafür sind mehrere biotische Faktoren wie die Lärchenknospengallmücke (*Dasineura kellneri*), die Lärchennadel-Knicklaus (*Adelges geniculatus*) und die Lärchenminiermotte (*Coleophora laricella*) verantwortlich (BFW 2014b). Diese verschiedenen Schadorganismen können wiederum zu einer Schwächung und erhöhten Anfälligkeit gegenüber *I. cembrae* führen (Schimitschek 1931).

Durch höhere Temperaturen während der Vegetationsperiode kann im Allgemeinen für ektotherme Tiere eine schnellere Entwicklung und ein früheres Überschreiten von unteren Entwicklungsnullpunkten angenommen werden.

In einer Studie über Veränderungen in der Phänologie von *I. typographus* in Südtirol von 1922-2007 konnte eine Vorverlegung des Schwärms von Generationen um fast einen Monat und eine schnellere Entwicklung beobachtet werden. In diesem Zeitraum konnte eine Zunahme der mittleren Temperatur um ca. 2 °C und eine Abnahme des Niederschlags um ca. 20 % dokumentiert werden. Dadurch waren Fichtenbestände einer erhöhten Stresssituation durch Hitze und Trockenheit ausgesetzt (Faccoli 2009).

Bei Untersuchungen in Nordamerika korrelierten höhere Befallszahlen von *D. ponderosae* und *D. rufipennis* mit höheren Temperaturen und geringeren Niederschlägen (Powell & Logan 2005, Berg et al. 2006, Bentz et al. 2010).

Ähnliche Effekte wären auch für *I. cembrae* möglich. Eine schnellere Entwicklung des Borkenkäfers und eine veränderte Stresssituation von Lärchen können zu höheren Bestandesschäden führen. Eine Ausbreitung in größere Höhenlagen ist ebenso ein mögliches Szenario, welches bei anderen Borkenkäferarten (z.B. *D. ponderosae*) durch steigende Temperaturen beobachtet wurde (Bentz et al. 2010).

4.4 Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit war es, Daten zur Entwicklung und Überwinterung von *I. cembrae* zu erarbeiten. Es konnte ein eindeutiger Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung nachgewiesen werden. Die Gesamtentwicklung einer Generation dauerte bei 15 °C 120 Tage, bei 20 °C 64 Tage und bei 25 °C 37. Anhand dieser Daten konnte ein unterer Entwicklungsnullpunkt für die Gesamtentwicklung von 11,2 °C ermittelt werden.

Die Überwinterungsfähigkeit wurde anhand der Messung der Frostresistenz (SCPs) und der Untersuchung von Unterkühlungsschäden bestimmt. Der mittlere SCP zu Ende des Winters 2012/13 von Larven betrug –12,3 °C, von Puppen –15,4 °C und von Imagines –11,3 °C. Larven wiesen starke Unterkühlungsschäden oberhalb des SCP mit hohen Mortalität auf, Puppen eine geringere. Für eine erfolgreiche Überwinterung scheint die Entleerung des Verdauungstrakts entscheidend zu sein. Die Ergebnisse der Respirations- und SCP-Messungen von adulten Käfern, die im Winter Freilandbedingungen ausgesetzt waren, lassen auf keine Diapausemanifestation während des Winters schließen.

5 Literaturverzeichnis

- Annila E. (1969): Influence of temperature upon the development and the voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Annales Zoologici Fennici* **6**: 161-208.
- Asahina E. (1970): Frost Resistance in Insects. In: Beament J.W.L, Treherne J.E. & Wigglesworth V.B. (eds.): *Advances in Insect Physiology* **6**: 1-49. Academic Press, New York, 308 pp.
- Baier P., Pennerstorfer J. & Schopf A. (2007): PHENIPS – A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *Forest Ecology and Management* **249**: 171-186.
- Bale J.S. (1991): Insects at low temperatures: a predictable relationship? *Functional Ecology* **5**: 291-298.
- Bale J.S. (1996): Insect cold hardiness: A matter of life and death. *European Journal of Entomology* **93**: 369-382.
- Balogun R.A. (1970): The Life-History and Habits of the Larch Bark Beetle, *Ips cembrae* (Coleoptera: Scolytidae), in the North-East of Scotland. *The Canadian Entomologist* **102**: 226-239.
- Bentz B.J., Logan J.A. & Amman G.D. (1991): Temperature-dependent development of the mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) and simulation of its phenology. *The Canadian Entomologist* **123**: 1083-1094.
- Bentz B.J. & Mullins D.E. (1999): Ecology of Mountain Pine Beetle (Coleoptera: Scolytidae) Cold Hardening in the Intermountain West. *Environmental Entomology* **28**: 577-587.
- Bentz B.J., Regniere J., Fettig C.J., Hansen E.M., Hayes J.L., Hicke J.A., Kelsey R.G. Negrón J.F. & Seybold S. (2010): Climate Change and Bark Beetles of the Western United States and Canada: Direct and Indirect Effects. *BioScience* **60**: 602-613.
- Berg E.E., Henry J.D., Fastie C.L., De Volder A.D. & Matsuoka S.M. (2006): Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane National Park and Reserve, Yukon Territory: Relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes. *Forest Ecology and Management* **227**: 219-232.

- BFW (2014a): Dokumentation der Waldschadensfaktoren. Homepage des Bundesamts und Forschungszentrums für Wald, Wien. www.bfw.ac.at. Abruf: 24.6.2014.
- BFW (2014b): Mehr Kronenschäden bei der Lärche. Homepage des Bundesamts und Forschungszentrums für Wald, Wien. www.bfw.ac.at. Abruf: 24.6.2014.
- Block W. (1991): To freeze or not to freeze? Invertebrate survival of sub-zero temperatures. *Functional Ecology* **5**: 284–290.
- Chapman T.B., Veblen T.T. & Schoennagel T. (2012): Spatiotemporal patterns of mountain pine beetle activity in the southern Rocky Mountains. *Ecology* **93**: 2175-2185.
- Coeln M., Niu Y. & Führer E. (1996): Entwicklung von Fichtenborkenkäfern in Abhängigkeit von thermischen Bedingungen verschiedener montaner Waldstufen. *Entomologia generalis* **21**: 37-54.
- Danks H.V. (2005): Key themes in the study of seasonal adaptions in insects I. Patterns of cold hardiness. *Applied Entomology and Zoology* **40**: 199-211.
- Danks. H.V. (2006): Insect adaptions to cold and changing environments. *The Canadian Entomologist* **138**: 1-23.
- Dolezal P. & Sehnal F. (2007): Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology* **131**: 165-173.
- Faccoli M. (2002): Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps. *Journal of Pest Science* **75**: 62-68.
- Faccoli M. (2009): Effect of Weather on *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) Phenology, Voltinism, and Associated Spruce Mortality in the Southeastern Alps. *Environmental Entomology* **38**: 307-316.
- Führer E. & Chen Z.Y. (1979): Zum Einfluss der Photoperiode und Temperatur auf die Entwicklung des Kupferstechers, *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **98**: 87-91.
- Gehrken U. (1992): Inoculative freezing and thermal hysteresis in the adult beetles *Ips acuminatus* and *Rhagium inquisitor*. *Journal of Insect Physiology* **38**: 519-524.
- Hodek I. (2012): Adult Diapause in Coleoptera. *Psyche*: 1-10. Hindawi Publishing Corporation.

- IPCC (2013): Climate Change 2013. The Physical Basis. 1535 pp.
- Kirisits T. (2004): Fungal Associates of European Bark Beetles with Special Emphasis on the ophiostomatoid Fungi. In: Lieutier F. et al. (eds.): Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis: 181-235. Kluwer Academic Publishers, 569 pp.
- Kostal V. (2006): Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology* **52**: 113-127.
- Kostal V., Berkova B. & Simek P. (2003): Remodelling of membrane phospholipids during transition to diapause and cold-acclimation in the larvae of *Chymomyza costata* (Drosophilidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* **135**: 407-419.
- Kostal V., Dolezal P., Rozsypal J., Moravcova M., Zahradnickova H. & Simek P. (2011): Physiological and biochemical analysis of overwintering and cold tolerance in two Central European populations of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Journal of Insect Physiology* **57**: 1136-1146.
- Kostal V., Miklas B., Dolezal P., Rozsypal J. & Zahradnickova H. (2014): Physiology of cold tolerance in the bark beetle, *Pityogenes chalcographus* and its overwintering in spruce stands. *Journal of Insect Physiology* **63**: 62-70.
- Kostal V., Zahradnickova H., Simek P. & Zeleny J. (2007): Multiple component system of sugars and polyols in the overwintering spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Journal of Insect Physiology* **53**: 580-586.
- Kronberger-Kießwetter B., Balas M. & Prutsch A. (2013): Die Österreichische Strategie zur Anpassung an den Klimawandel, Teil 1. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, 135 pp.
- Lee R.E. (2010): A primer on insect cold-tolerance. In: Denlinger D.L. & Lee R.E. (eds.): Low Temperature Biology of Insects: 3-34. Cambridge University Press, Cambrigde, 390 pp.
- Lester J.D. & Irwin J.T. (2012): Metabolism and cold tolerance of overwintering adult mountain pine beetles (*Dendroctonus ponderosae*): Evidence of facultative diapause? *Journal of Insect Physiology* **58**: 808-815.
- Lobinger G. (2003): Borkenkäfer – aktuelle Befallssituation. *LWFaktuell* **41**: 16-18.
- Logan J.A., Regniere J. & Powell J.A. (2003): Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**: 130-137.

- Lombardero M.J., Ayres M.P., Ayres B.D. & Reeve J.D. (2000): Cold Tolerance of Four Species of Bark Beetle (Coleoptera: Scolytidae) in North America. *Environmental Entomology* **29**: 421–432.
- Merker E. & Wild M. (1954): Das Reifen der Geschlechtsdrüsen bei dem großen Fichtenborkenkäfer und sein Einfluss auf das Verhalten der Tiere. *Beiträge zur Entomologie* **4**: 451-468.
- Miller K. (1982): Cold-hardiness strategies of some adult and immature insects overwintering in interior Alaska. *Comparative Biochemistry and Physiology (A)* **73A**: 595-604.
- Mortimer C.E. & Müller U. (2007): Chemie. Das Basiswissen der Chemie. Georg Thieme Verlag, 9. Auflage, Stuttgart, 766 pp.
- Netherer S. & Schopf A. (2010): Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management* **259**: 831-838.
- Nierhaus-Wunderwald D. (1995): Der Grosse Lärchenborkenkäfer. Biologie, Überwachung und forstliche Massnahmen. *Wald und Holz* **76** (11): 8-12.
- Obrist T. (2013): Untersuchungen zur Entwicklung und Überwinterung des großen Lärchenborkenkäfers, *Ips cembrae* (H.) (Coleoptera, Scolytinae). Masterarbeit am Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz, Universität für Bodenkultur, Wien, 43 pp.
- Olsen T.M., Sass S.J., Li N. & Duman J.G. (1998): Factors contributing to seasonal increases in inoculative freezing resistance in overwintering fire-colored beetle larvae *Dendroctoides canadensis* (Pyrochroidae). *The Journal of Experimental Biology* **201**: 1585–1594.
- Postner M. (1974): Scolytidae (= Ipidae), Borkenkäfer: 334-482. In: Schwenke W. (ed.): Die Forstsäädlinge Europas. Band 2: Käfer. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, 500 pp.
- Powell J.A. & Logan J.A. (2005): Insect seasonality: Circle map analysis of temperature driven life cycles. *Theoretical Population Biology* **67**: 161-179.
- Pruscha H. (1984): A volumetric micro-respirometer with automatic recording equipment. *Oecologia* **62**: 287-288.
- Regniere J. & Bentz B.J. (2007): Modeling cold tolerance in the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*. *Journal of Insect Physiology* **53**: 559–572.

- Safranyik L. & Carroll A.L. (2006): The biology and epidemiology of the mountain pine beetle in lodgepole pine forests. In: Safranyik L. & Wilson B. (eds.): The Mountain Pine Beetle. A Synthesis of Biology, Management, and Impacts on Lodgepole Pine: 3-66. Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre, Natural Resources Canada, Victoria, British Columbia, Canada, 304 pp.
- Salt R.W. (1957): Natural occurrence of glycerol in insects and its relation to their ability to survive freezing. *The Canadian Entomologist* **89**: 491-494.
- Salt R.W. (1961): Principles of insect cold-hardiness. *Annual Review of Entomology* **6**: 55-74.
- Salt R.W. (1963): Delayed inoculative freezing of insects. *Canadian Entomologist* **95**: 1190-1202.
- Schaidreiter R. (2011): Phylogeographic Analysis of Palaearctic *Ips cembrae* (Coleoptera, Scolytinae) Populations. Masterarbeit am Institut für Forstentomologie, Forstpathologie und Forstschutz, Universität für Bodenkultur, Wien, 61 pp.
- Schimitschek E. (1931): Der achtzähnige Lärchenborkenkäfer *Ips cembrae* Heer. Zur Kenntnis seiner Biologie und Ökologie sowie seines Lebensvereins. *Journal of Applied Entomology* **17**: 253-344.
- Scholander P.F., Claff C.L., Andrews J.R. & Wallach D.F. (1952): Microvolumetric respirometry. Methods for measuring O₂-consumption and CO₂-production by cells and enzymic reactions. *The Journal of General Physiology* **35**: 375-395.
- Schopf A. (1985): Zum Einfluss der Photoperiode auf die Entwicklung und Kälteresistenz des Buchdruckers, *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz und Umweltschutz* **58**: 73-75.
- Schopf A. (1989): Die Wirkung der Photoperiode auf die Induktion der Imaginaldiapause von *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* **107**: 275-288.
- Schopf A. & Kritsch P. (2010): Kältehärte und Überwinterung des Buchdruckers. *Forstschutz Aktuell* **50**: 11-16.
- Schwerdtfeger F. (1981): Die Waldkrankheiten. Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes. Verlag Paul Parey, 4. Auflage, Hamburg, Berlin, 486 pp.
- Sinclair B.J., Vernon P., Klok C.J. & Chown S.L. (2003): Insects at low temperatures: an ecological perspective. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 257-262.

- Sømme L. (1982): Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods. *Comparative Biochemistry and Physiology (A)*: **73A**: 519–543.
- Sømme L. (1999): The physiology of cold hardiness in terrestrial arthropods. *European Journal of Entomology* **96**: 1–10.
- Stauffer C., Kirisits T., Nussbaumer C., Pavlin R., & Wingfield M.J. (2001): Phylogenetic relationships between the European and Asian eight spined larch bark beetle populations (Coleoptera, Scolytidae) inferred from DNA sequences and fungal associates. *European Journal of Entomology* **98**: 99-105.
- Tran J.K., Ylioja T., Billings R.F., Regnieri J. & Ayres M.P. (2007): Impact of minimum winter temperatures on the population dynamics of *Dendroctonus frontalis*. *Ecological Applications* **17**: 882-899.
- Ungerer M.J., Ayres M.P. & Lombardero M.J. (1999): Climate and the northern distribution limits of *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Biogeography* **26**: 1133-1145.
- Williams D.W. & Liebhold A.M. (2002): Climate change and the outbreak ranges of two North American bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* **4**: 87-99.
- Wegensteiner R., Weiser J. & Führer E. (1996): Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* **120**: 199-204.
- Wermelinger B. & Seifert M. (1998): Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* **122**: 185-191.
- Zachariassen K.E. (1982): Nucleating agents in cold-hardy insects. *Comparative Biochemistry and Physiology (A)* **73A**: 557-562.
- Zachariassen K.E. (1985): Physiology of cold tolerance in insects. *Physiological Reviews* **65**: 799-832.
- Zachariassen K.E. & Kristiansen E. (2000): Ice Nucleation and Antinucleation in Nature. *Cryobiology* **41**: 257-279.
- ZAMG (2014): Homepage der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik. www.zamg.ac.at, Abruf: 24. Juni 2014.
- Zhang Q.H. & Niemeyer H. (1992): Morphological characteristics for sexing living adults of *Ips cembrae* (Heer) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* **114**: 403-409.

6 Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Jährliche Schadholzmengen [fm] durch <i>I. cembrae</i> von 2002-2013 in Österreich (BFW 2014a).....	7
Abb. 2: Hauptschadensgebiete nach Schadholzmengen von <i>I. cembrae</i> in Österreich im Jahr 2013 (BFW 2014a).....	8
Abb. 3: Sandwichplatte für Entwicklungsversuche.....	18
Abb. 4: Zwei Ovariole von <i>I. cembrae</i> . 1: unreifes Ei, 2: reifes Ei, 3: Germarium, 4: Vitellarium. (Das Ovar mit den übrigen Strukturen wurde durch die Präparation zerstört.).....	19
Abb. 5: Verlauf der Tagesmitteltemperatur vom 9.1. bis 20.2 2013. Der Stamm wurde stufenweise tieferen Temperaturen und kürzeren Lichtphasen ausgesetzt (a: Raumtemperatur ca. 10 °C, b: Raumtemperatur ca. 0 °C, c: Freilandbedingungen).....	20
Abb. 6: Temperaturverlauf bei der Ermittlung des Supercooling Points (SCP = rot). 21	
Abb. 7: Automatisch registrierendes Mikrorespirometer (Eigenbau IFFF).....	22
Abb. 8: Detailansicht Mikrorespirometer. a: Lichtschranke, b: Ausgleichsgefäß, c: Reaktionsgefäß.....	23
Abb. 9: Styroporbox mit Schrotkugelchen und Gazesäckchen zur Untersuchung von Unterkühlungsschäden.	24
Abb. 10: Entwicklungsdauer von <i>I. cembrae</i> bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (L:D 16:8) in Tagen. Die Dauer der einzelnen Stadien sowie der Gesamtentwicklung unterschieden sich höchst signifikant ($p \leq 0,001$).	26
Abb. 11: Entwicklungsn Nullpunkt des Eistadiums von <i>I. cembrae</i> (12,0 °C). Werte der Entwicklungsrate: $x_{15\text{ °C}} = 0,077$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,004$; $n_{15\text{ °C}} = 49$; $x_{20\text{ °C}} = 0,189$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,019$; $n_{20\text{ °C}} = 45$; $x_{25\text{ °C}} = 0,324$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,016$; $n_{25\text{ °C}} = 33$; $y = 0,0259x - 0,3106$; $R^2 = 0,996$	28
Abb. 12: Entwicklungsn Nullpunkt des Larvenstadiums von <i>I. cembrae</i> (11,2 °C). Werte der Entwicklungsrate: $x_{15\text{ °C}} = 0,022$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,002$; $n_{15\text{ °C}} = 25$; $x_{20\text{ °C}} = 0,038$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,013$; $n_{20\text{ °C}} = 21$; $x_{25\text{ °C}} = 0,071$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,026$; $n_{25\text{ °C}} = 27$; $y = 0,0052x - 0,0583$; $R^2 = 0,964$	28
Abb. 13: Entwicklungsn Nullpunkt des Puppenstadiums von <i>I. cembrae</i> (9,8 °C). Werte der Entwicklungsrate: $x_{15\text{ °C}} = 0,079$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,005$; $n_{15\text{ °C}} = 24$; $x_{20\text{ °C}} = 0,159$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,014$; $n_{20\text{ °C}} = 19$; $x_{25\text{ °C}} = 0,230$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,032$; $n_{25\text{ °C}} = 26$; $y = 0,0158x - 0,1549$; $R^2 = 0,999$	29

Abb. 14: Entwicklungsnullpunkt der Präimaginalstadien von <i>I. cembrae</i> (11,2 °C). Werte der Entwicklungsrate: $x_{15\text{ °C}} = 0,014$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,001$; $n_{15\text{ °C}} = 98$; $x_{20\text{ °C}} = 0,027$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,006$; $n_{20\text{ °C}} = 85$; $x_{25\text{ °C}} = 0,047$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,010$; $n_{25\text{ °C}} = 86$; $y = 0,0034x - 0,0382$; $R^2 = 0,982$	29
Abb. 15: Entwicklungsnullpunkt für die Gesamtentwicklung von <i>I. cembrae</i> (11,2 °C). Werte der Entwicklungsrate: $x_{15\text{ °C}} = 0,008$; $SD_{15\text{ °C}} = 0,0002$; $n_{15\text{ °C}} = 110$; $x_{20\text{ °C}} = 0,016$; $SD_{20\text{ °C}} = 0,003$; $n_{20\text{ °C}} = 96$; $x_{25\text{ °C}} = 0,027$; $SD_{25\text{ °C}} = 0,004$; $n_{25\text{ °C}} = 103$; $y = 0,0019x - 0,0212$; $R^2 = 0,984$	30
Abb. 16: Supercooling Points von Larven des 3. Stadiums (L) ($n = 42$) und Puppen (P) ($n = 15$) von <i>I. cembrae</i> im Februar 2013 ($p = 0,001$).	32
Abb. 17: Beziehung von Gewicht und Supercooling Points von Larven, Puppen und Imagines von <i>I. cembrae</i> ($n = 77$; $y = -0,0684x - 12,017$; $R^2 = 0,0066$).....	33
Abb. 18: Wintermortalität von Larven und Puppen von <i>I. cembrae</i> unter Freilandbedingungen im Februar (nach drei Wochen) und März (nach acht Wochen) 2013.....	34
Abb. 19: Verlauf der Tagesmitteltemperatur vom 29.1. bis 28.3.2013	35
Abb. 20 und 21: Unterkühlungsschäden von Larven von <i>I. cembrae</i> im Bereich des Darms.....	36

7 Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Anzahl untersuchter Individuen von <i>I. cembrae</i> (ohne Klammern) und Anzahl der Sandwichplatten (mit Klammern) für die Entwicklungsversuche.	17
Tab. 2: Absolute (in Tagen [d] \pm Standardfehler) und relative (in [%]) mittlere Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien von <i>I. cembrae</i> bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (L:D 16:8).	27
Tab. 3: Entwicklungsnullpunkte (= ENP) [°C] verschiedener Stadien von <i>I. cembrae</i>	27
Tab. 4: Mortalität der Larven, Puppen und Jungkäfer von <i>I. cembrae</i> während der Entwicklung bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (L:D 16:8).	31
Tab. 5: Mittlere Respirationsraten (\pm Standardabweichung/SD und \pm Standardfehler/SE) von Imagines von <i>I. cembrae</i> im Februar (n = 30) und März 2013 (n = 26; p = 0,267).	33
Tab. 6: Wintermortalität von Larven und Puppen von <i>I. cembrae</i> bei -4 °C und -10 °C nach 1 und 2 Wochen Expositionszeit.	35
Tab. 7: Mittlere Gesamtentwicklungsdauer von <i>I. cembrae</i> bei 15 °C, 20 °C und 25 °C (L:D 16:8) bei Entwicklung in Stämmen (Obrist 2013) und in Sandwichplatten (SWP).	38
Tab. 8: Entwicklungsdauer [Tage] der einzelnen Entwicklungsstadien von <i>I. cembrae</i> und <i>I. typographus</i> (Wermelinger & Seifert 1998).	39
Tab. 9: Entwicklungsnullpunkte (ENP) verschiedener Entwicklungsstadien und der Präimaginalentwicklung von <i>I. cembrae</i> und <i>I. typographus</i> (Wermelinger & Seifert 1998).	40
Tab. 10: Mittlere Respirationsraten und Standardabweichung (SD) von Imagines von <i>I. cembrae</i> von Oktober 2012 bis März 2013.	46

8 Anhang

8.1 Curriculum Vitae

Name: Martin Schebeck
Geburtsdatum: 6. Jänner 1985 in Wien
Staatsbürger-schaft: Österreich
Adresse: Schönbrunner Straße 201/14, A-1120 Wien, Österreich
Tel.: 0043 699 180 391 30
E-Mail: martin.schebeck@boku.ac.at

Ausbildung

2012-2014	Masterstudium Zoologie Masterarbeit: "Entwicklung und Überwinterung des Großen Lärchenborkenkäfers, <i>Ips cembrae</i> (Heer, 1836) (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae)"; Universität Wien/Universität für Bodenkultur Wien. Betreuer: Univ.-Prof. Dr. Axel Schopf; Mentor: Univ.-Prof. Dr. Harald Krenn
2009-2013	Masterstudium Wildtierökologie und Wildtiermanagement Masterarbeit: "Zur Zeckenfauna von Wildtieren in Ostösterreich"; Universität für Bodenkultur Wien. Betreuer: Univ.-Doz. Dr. Armin Deutz
2009-2012	Bachelorstudium Biologie (Schwerpunkt Zoologie) Universität Wien
2006-2009	Bachelorstudium Forstwirtschaft Universität für Bodenkultur Wien
2004	Matura Höhere Bundeslehranstalt für Forstwirtschaft, Bruck/Mur

Berufliche Erfahrungen

2013-2014	Technischer Assistent Interreg-Projekt: Forstsäädlinge und Klimawandel, Universität für Bodenkultur Wien
2013	Tutor Lehrveranstaltung: Kenntnisse mitteleuropäischer Lebensräume, Universität Wien
2012-2013	Studienassistent Univ.-Prof. Dr. Horst Aspöck, Medizinische Universität Wien
07-09/2010 and 07-09/2011	Datenerhebung für das Österreichische Wildeinflussmonitoring BFW (Bundesforschungszentrum für Wald), Wien
07-08/2008 and 07-08/2009	Praktikum: Zivilingenieurbüro Gäßler Rettenegg
07-08/2007	Praktikum: Esterhazy Forstbetriebe Eisenstadt
2005-2006	Forstadjunkt: Forstverwaltung Langau Maierhöfen
07/2003	Praktikum: Forstgut Rosenhof Sandl
05-08/2002	Praktikum: MA 49 der Stadt Wien Hirschwang
07/2000 and 07/2001	Praktikum: Forstverwaltung Stift Klosterneuburg Klosterneuburg

Weitere Erfahrungen

2013	Datenerhebung für den “Österreichischen Brutvogelatlas” Bird Life Österreich
08/2012	Forensic Biology Training Benecke Forensic Consulting & Research, Köln

Vorträge
2014

Österreichische Entomologische Gesellschaft, Graz, Österreich

Max Planck Institut für Chemische Ökologie/Insect Symbiosis,
Jena, Deutschland

Österreichische Gesellschaft für Tropenmedizin, Parasitologie
und Migrationsmedizin, Marz, Österreich

Publikationen

Schebeck M., Deutz A. & Guggenberger T. (2014): Zur Zeckenfauna von Wildtieren in Ostösterreich (Ixodida, Ixodidae). *Entomologica Austriaca* 21: 209-222.

Schebeck M. (2014): Untersuchungen zur Entwicklung und Überwinterung des Großen Lärchenborkenkäfers, *Ips cembrae* (Heer, 1836) (Insecta: Coleoptera: Curculionidae: Scolytina). Kolloquium der Österreichischen Entomologischen Gesellschaft, Graz, Österreich, 22. März 2014. *Entomologica Austriaca* 21: 234-235. [Abstract]

Schebeck M., Deutz A. & Guggenberger T. (2014): On the Tick Fauna of Wildlife Species in Eastern Austria. Parasitological Day der Österreichischen Gesellschaft für Tropenmedizin, Parasitologie und Migrationsmedizin, Marz, Österreich, 23. Mai 2014. Program/Abstracts: 13. [Abstract]

Schafellner C., Marschnig M., Schebeck M. & Schopf A. (2014): Recent Shifts in the Population of two Sawfly Species: The Impact of Climate Change? XXVth Interagency Forum on Invasive Species, Anapolis, Maryland, US, 7-10 January 2014. [Abstract]

Stauffer C., Schebeck M., Schopf A. & Ragland G. (2014): Population Genomics of Diapause Phenotypes in European *Ips typographus* (Coleoptera, Curculionidae) Using High-Throughput RADSeq. First FAO/IAEA Research Coordination Meeting on "Dormancy Management to Enable Mass-rearing and Increase Efficacy of Sterile Insects and Natural Enemies", Vienna International Centre (IAEA Headquarters), Wien, Österreich, 21.-25. Juli 2014. [Abstract].

Schafellner C., Andrae A., Fromm F., Marschnig M., Schebeck M., Wegensteiner R. & Schopf A. (2014): Massenvermehrungen der Fichtengebirgsblattwespe, *Pachynematus montanus*, in Österreich & Bayern eine Folge des Klimawandels? 59. Deutsche Pflanzenschutztageung, Freiburg, Deutschland, 23.-26. September 2014. [Poster]