



Technische Universität München
Lehrstuhl für Tierökologie

Raum-Zeit-Dynamik der Ausbreitung des Buchdruckerbefalls (*Ips typographus* L.)

Markus Kautz

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften genehmigten Dissertation.

Prüfungskommission:

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. R. Mosandl

Prüfer der

- Dissertation: 1. Univ.-Prof. Dr. R. Schopf (i.R.)
2. Univ.-Prof. Dr. B. Schröder

Die Dissertation wurde am 25.04.2013 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 08.08.2013 angenommen.

Vorwort

Ein besonderer Dank an dieser Stelle gilt zuallererst meinem Doktorvater Prof. **Reinhard Schopf**, welcher mich bei der Erstellung dieser Arbeit maßgeblich unterstützte. Er ließ mir einerseits genügend Freiheiten, kreativ und eigenverantwortlich Forschungsschwerpunkte zu setzen, stand mir andererseits wiederum jederzeit für offene Fragen und anregende Diskussionen zur Seite. Ich danke Ihm zudem für die Möglichkeit der Teilnahme an (inter)nationalen Fachkongressen und -seminaren, einem wichtigen Aspekt bei der persönlichen Entwicklung eines jeden jungen Wissenschaftlers.

Des Weiteren möchte ich mich ganz besonders bei Prof. **Joachim Ohser** (Hochschule Darmstadt) und Dr. **Muhammad Imron** (Gadjah Mada University, Indonesien) für die Kooperationen bedanken. In enger Zusammenarbeit mit Prof. Ohser konnte ich Ideen der räumlichen Statistik in die Auswertungen integrieren, welche ohne seine Unterstützung nicht umsetzbar gewesen wären. Dr. Imron half mir entscheidend bei der NetLogo-Programmierung des Dispersionsmodell IPS – Danke an beide für eine trotz der Entfernung produktive und freundschaftliche Zusammenarbeit!

Prof. **Uta Berger** (TU Dresden) danke ich für Ihre Inspiration und Motivation, welche Sie mir –damals als Laien– für die individuenbasierte Modellierung von ökologischen Prozessen vermitteln konnte.

Nicht zuletzt und in besonderem Maße möchte ich **meinen engen Kollegen** danken, welche die Arbeit am Lehrstuhl für Tierökologie sehr, sehr angenehm gemacht haben und somit auch einen großen Anteil an dieser Arbeit tragen.

Prof. **Boris Schröder** (TU München) sei recht herzlich für die unkomplizierte Übernahme des Zweitgutachtens der Arbeit gedankt, dem **NP Bayerischer Wald** für die stets gute Zusammenarbeit und der **TUM Graduate School** für die vielfältigen Möglichkeiten im Rahmen des strukturierten Doktorandenprogramms.

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	iv
Tabellenverzeichnis	vi
1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	8
2.1 Analyse räumlich-zeitlicher Ausbreitungsmuster der Befallsflächen im NP Bayerischer Wald .	8
2.1.1 Untersuchungsgebiet	8
2.1.2 Datengrundlagen	9
2.1.2.1 Rasterdaten	10
2.1.2.2 Vektordaten	10
2.1.3 Aufbereitung der Daten	11
2.1.3.1 Befallsflächen	11
2.1.3.2 Befallsfähige Fläche	13
2.1.4 Identifikation und Quantifizierung von Ausbreitungsmustern anhand von Befallswahr- scheinlichkeiten	15
2.1.4.1 GIS-basierte Verfahren	15
2.1.4.2 Bildanalyse-Verfahren	17
2.2 Das <i>Infestation Pattern Simulation</i> (IPS) - Modell	18
2.2.1 Modellbeschreibung	18
2.2.2 Parametrisierung	29
2.2.3 Simulationsszenarien	30

3	Ergebnisse	34
3.1	Befalldynamik im Zeitraum 1988 – 2011	34
3.2	Quantifizierung von Ausbreitungsmustern in Abhängigkeit verschiedener Befallsfaktoren . . .	36
3.2.1	Ausbreitungsdistanz	36
3.2.2	Ausbreitungsrichtung	38
3.2.3	Bestandesränder	38
3.2.4	Bestandesmischung	39
3.3	Individuenbasierte Modellierung räumlich-zeitlicher Ausbreitungsmuster	41
3.3.1	Globale Analyse:	
	Einfluss von käfer- und bestandesspezifischen Parametern auf Kenngrößen der Aus-	
	breitungsmuster	41
3.3.1.1	Wahrnehmungsradius	41
3.3.1.2	Bewegungsrichtung	42
3.3.1.3	Energielevel und -effizienz	43
3.3.1.4	Käferanzahl	43
3.3.1.5	Flugwellenabstand	45
3.3.1.6	Bestandesstruktur	45
3.3.2	Individuenbasierte Analyse:	
	Einfluss von Raum, Zeit und individuellen Eigenschaften auf das Dispersions- und	
	Befallsverhalten	46
3.3.2.1	Dispersions- und Befallsgradient	46
3.3.2.2	Primärattraktivität	47
3.3.2.3	Befalldichte	48
3.3.2.4	Flugwellen	48
4	Diskussion	51
5	Zusammenfassung	64
6	Summary	67

Literaturverzeichnis	70
Appendix	84
Publikationen (inklusive Auflistung der Einzelleistungen der Autoren)	

Abbildungsverzeichnis

2.1	Befallsflächen im Kammgebiet des Nationalparkes	9
2.2	Lage des Untersuchungsgebietes	9
2.3	Abschätzung des Befallszeitpunktes	13
2.4	Identifikation von Befallsflächen und befallsfähiger Fläche im CIR-Luftbild	14
2.5	GIS-Analyse der Ausbreitungsdistanz	16
2.6	GIS-Analyse der Ausbreitungsrichtung	17
2.7	Vereinfachtes Modell-Ablaufdiagramm	23
2.8	Anpassung von Käfer- und Baumeigenschaften im Zeitverlauf	25
2.9	Zufallsgesteuerte Modellprozesse	26
2.10	Visualisierung der simulierten Bestände	31
3.1	Quantifizierung des jährlichen Neubefalls 1989 – 2011	35
3.2	Räumliche Verteilung des Neubefalls 1989 – 2011	35
3.3	Befallsanteile im Untersuchungsgebiet 1989 – 2011	36
3.4	Ausbreitungsdistanzen der Jahre 1990 – 2009	37
3.5	Ausbreitungsrichtung der Jahre 2002 – 2009	38
3.6	Befallsdisposition an Bestandesrändern	39
3.7	Richtungsspezifische Befallsdisposition an Befallsflächenrändern im 2. Jahr	40
3.8	Befallsdisposition in Bestandesmischungen	40
3.9	Einfluss des Wahrnehmungsradius der Käfer	42
3.10	Einfluss der Bewegungsrichtung der Käfer	42
3.11	Einfluss von Energielevel und -effizienz der Käfer	43

3.12 Einfluss der Käferanzahl	44
3.13 Einfluss des Flugwellenabstandes der Käfer	45
3.14 Einfluss der Bestandesstruktur	46
3.15 Dispersions- und Befallsgradienten	47
3.16 Primärattraktivität befallener Bäume	48
3.17 Befallsdichte an befallenen Bäumen	49
3.18 Käfererfolg und Befallsdistanz in Abhängigkeit zur Flugwelle	50
4.1 Zusammenhang zwischen Flugkapazität, Dispersions- und Befallsgradient	59
4.2 Integration lokaler Befallsgradienten auf Bestandes-/Landschaftsebene	60

Tabellenverzeichnis

2.1	Aufzistung und Beschreibung der im Modell verwendeten Variablen	22
2.2	Käferspezifische Parameter für die Sensitivitätsanalyse	33

Kapitel 1

Einleitung

Der Buchdrucker (=Großer achtzähliger Fichtenborkenkäfer), *Ips typographus* L., zählt taxonomisch betrachtet zur Unterfamilie der Borkenkäfer (Scolytinae) innerhalb der Familie der Rüsselkäfer (Curculionidae). Als Rindenbrüter legt er seine Brutsysteme unter die Rinde seiner Wirtsbäume (Gemeine Fichte, *Picea abies* L. Karst., Pinaceae), wo Käfer- und insbesondere Larvenfraß das Kambium und Phloem zerstören und der Wirtsbaum in der Folge abstirbt. Er zählt daher zu den bedeutendsten Forstschädlingen in europäischen Nutzwäldern. Grégoire und Evans (2004) beziffern die jährliche Schadholzmenge in Europa auf knapp 3 Millionen m³, was einer Befallsfläche von etwa 5.000 km² / Jahr¹ entspricht. Im globalen Maßstab wird dies nur vom Kiefernborkekäfer *Dendroctonus ponderosae* H. in den Nadelwäldern Nordamerikas übertroffen (Raffa et al., 2008; FAO, 2010). Die Populationsdynamik von *I. typographus* ist gekennzeichnet durch eine temporäre Massenvermehrung (Thalenhorst, 1958), oft infolge von Vorschädigungen der Wirtsbäume, z.B. durch Windwurf (Wichmann und Ravn, 2001; Komonen et al., 2011), Schneebruch (Schroeder und Eidmann, 1993) oder extremer Trockenheit (Worrell, 1983; Jactel et al., 2012). Während *I. typographus* in endemischen Phasen als Sekundärschädling bezeichnet werden kann, ist er in epidemischen Phasen in der Lage aufgrund hoher Populationsdichten auch gesunde Wirtsbäume zu befallen, welches wiederum beträchtliche ökologische und ökonomische Konsequenzen nach sich zieht (Grégoire und Evans, 2004; Edburg et al., 2012). Beispiele für Massenvermehrungen in Mitteleuropa und Skandinavien beschreiben Wellenstein (1954), Schwerdtfeger (1955), Bakke (1989), Eidmann (1997), Meier et al. (2003) und Komonen et al. (2011). Eine der wenigen Möglichkeiten zur Beobachtung und Untersuchung einer langjährig vom menschlichen Einfluss ungestörten Populationsdynamik von *I. typographus* bietet der deutsche Nationalpark Bayerischer Wald (Heurich et al., 2001; Lausch et al., 2011, 2013).

¹Für diese Rechnung wurde eine durchschnittliche Bestockung von 500-600 m³/ha zugrunde gelegt (vgl. www.bundeswaldinventur.de).

Während Borkenkäfern zunehmend eine große ökologische Bedeutung hinsichtlich Biodiversität und naturnaher Waldverjüngung zu gesprochen wird (Müller et al., 2008; Svoboda et al., 2010), suchen Waldbewirtschaftler nach geeigneten Methoden zur Reduzierung der ökonomischen Schäden. Borkenkäfermanagement beinhaltet sowohl das frühe Erkennen und sorgfältige Ausräumen von Befall bzw. potenziellen Befallsbäumen (Windwurf) als auch präventive waldbauliche Maßnahmen (Wermelinger, 2004; Fettig et al., 2007). Strategien den Befall durch das Aufstellen von Pheromonfallen bzw. Fangbäumen zu minimieren, erwiesen sich als weitgehend unwirksam (Weslien, 1992; Dimitri et al., 1992; Koleva et al., 2012). Ein effizientes Management basiert demzufolge in erster Linie auf der Abschätzung von Befallswahrscheinlichkeiten. Diese wiederum können als das Ergebnis komplexer räumlich-zeitlicher Interaktionen im System *P. abies* – *I. typographus* unter dem Einfluss der biotischen und abiotischen Umwelt verstanden werden.

Grundlagen der räumlichen Ausbreitung und Wirtsbaumsuche von *I. typographus*

Wie alle Borkenkäfer entwickelt sich *I. typographus* vom Ei- über das Larven- und Puppen-, Jungkäferstadium bis zum adulten Stadium unter der Rinde des Wirtsbaumes. Temperatur (Wermelinger und Seifert, 1998) spielt dabei –neben Verfügbarkeit und Qualität des Fraßsubstrates (Botterweg, 1983; Anderbrant et al., 1985; Netherer und Pennerstorfer, 2001)– eine entscheidende Rolle für die Entwicklung. Die sich im Lebenszyklus von *I. typographus* daran anschließende Phase der Wirtsbaumsuche zur Anlage einer neuen Generation steht im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit. Diese Phase steht insbesondere wegen ihrer unbestrittenen populationsökologischen sowie forstschutzfachlichen Bedeutung im Fokus aktueller Forschungen, wirft gleichzeitig jedoch aufgrund der Komplexität von Wirkungen und Wechselwirkungen eine Vielzahl noch ungeklärter Fragen auf. Wood (1982), Wermelinger (2004), Byers (1999, 2004) und Kausrud et al. (2012) fassen den jeweils aktuellen Kenntnisstand zu diesem Thema zusammen. Demnach kann die Phase der Ausbreitung (=Dispersion) mit dem Ziel der Wirtsbaumsuche in folgende Schritte unterteilt werden: Schwärmflug – Reaktion auf volatile und z.T. visuelle Signale – Wirtsbaumauswahl – erfolgreicher Befall (oder Tod durch Erschöpfung bzw. Wirtsbaumabwehr). Der initiale Schwärmflug folgt zunächst solange einer nicht-linearen zufallsgerichteten Bewegung (Byers, 1996, 2000) bis die Käfer durch baumbürtige volatile (Byers, 2004; Hietz et al., 2005; Pureswaran und Borden, 2005) oder auch visuelle Signale (Strom et al., 1999; Campbell und Borden, 2009) zu geeigneten Wirtsbäumen geleitet werden (Primärattraktion). Eine erfolgreiche Besiedlung durch die männlichen Pionierkäfer hat aufgrund der Vergrößerung der Rindenoberfläche wiederum eine verstärkte Freisetzung volatiler Kaiomone zur Folge. Hinzu kommt die gleichzeitig einsetzende Produktion von Pheromonen durch die Pionierkäfer, welche weitere sowohl männliche als auch weibliche Artgenossen anlockt (Sekundärattraktion, Vité et al., 1972; Blomquist et al., 2010). Die Wahrnehmung volatiler Lockstoffe und die Reaktion darauf steigen im Verlauf des Dispersionsfluges mit zunehmendem Verbrauch der käfereigenen Energievorräte an (Gries, 1985; Němec et al., 1993). Die pheromongesteuerte Aggregation führt

zu lokal hohen Käferdichten, welche das Risiko einer erfolgreichen Wirtsbaumabwehr minimieren (Raffa und Berryman, 1983; Mulock und Christiansen, 1986; Franceschi et al., 2005). Dies ermöglicht nun den Weibchen die Anlage von Brutgängen unter der Rinde und die Ablage der Eier. Durch die Anlage der Brutgänge im Phloem und Kambium wird der Assimilattransport im Baum nachhaltig gestört, was letztlich zum Absterben eines stehenden Wirtsbaumes führt. Stark vorgeschädigte (z.B. windgeworfene) Fichten bieten aufgrund der gestörten Wasser- und Nährstoffversorgung und der somit reduzierten Abwehrmechanismen ideale Ziele für die Wirtsbaumsuche von *I. typographus*. Komplett abgestorbene Bäume werden nicht besiedelt, da ein Mindestmaß an lebendem Phloem für die Entwicklung der Brut notwendig ist (Thalenhorst, 1958; Christiansen et al., 1987). Intraspezifische Variabilität im Flug- und Reaktionsverhalten (Forsse und Solbeck, 1985; Raffa, 2001; Wallin und Raffa, 2002, 2004) sowie die unterschiedliche Attraktivität der potenziellen Wirtsbäume in der Umgebung (Christiansen et al., 1987) führen zu einer räumlichen Ausbreitung der Individuen und letztendlich zu spezifischen inhomogenen Befallsmustern.

Zur Quantifizierung von Ausbreitungsmustern

Die Prozesse der räumlichen Ausbreitung, Aggregation und Besiedlung von Wirtsbäumen umfassen eine sehr kurze Zeitspanne im Lebenszyklus von *I. typographus*. Sie sind jedoch entscheidend bezüglich der Überlebenswahrscheinlichkeit und spielen eine Schlüsselrolle auf Metapopulationsebene (Hawkes, 2009). Die Ausbreitungsdistanz der Individuen innerhalb einer Population ist stets ein Kompromiss zwischen einer hohen Befallswahrscheinlichkeit aufgrund hoher Angriffsdichten in der Nähe des verlassenen Brutbaumes und dem Erreichen entfernter Habitate, um Lebensraum zu erschließen, Feinden auszuweichen und den genetischen Austausch mit anderen Populationen zu begünstigen (Byers, 2004). Ihre Quantifizierung ist anhand eines Ausbreitungsgradienten möglich, der die Häufigkeitsverteilung der *source – sink* Distanzen, d.h. der Entfernungen zwischen Startpunkt (Verlassen des alten Brutbaumes) und Endpunkt (erfolgreicher Neubefalls oder Tod), abbildet. Populationen sind allgemein gekennzeichnet durch einen stark abfallenden Ausbreitungsgradienten: ein Großteil der Individuen verbleibt in einem Bereich nahe des Startpunktes (Nahdispersion), während sich wenige Individuen sehr weit ausbreiten (Ferndispersion). Der Anteil der erfolgreichen Ferndispersierer beeinflusst in hohem Maße nicht nur die Entwicklung und Ausbreitung der eigenen Population, sondern hat darüber hinaus weitreichende Effekte auf die Ökologie des Gesamtlebensraumes (Nathan et al., 2003). Während sich die Ausbreitung größerer Tiere telemetrisch meist hinreichend gut verfolgen lässt, stellt die Bestimmung des Ausbreitungsgradienten für kleine Insekten wie *I. typographus* ein methodisches Problem dar. Bisherige Studien untersuchten zum einen reine Flugdistanzen in Flugmühlen im Labor (Forsse und Solbeck, 1985; Williams und Robertson, 2008; Dworschak, 2013), zum anderen Ausbreitungsdistancen im Freiland mittels *mark – release – recapture* Experimenten mit Pheromonfallen (Zumr, 1992; Zolubas und Byers, 1995; Duelli et al., 1997) oder Passivfallen (Franklin und Grégoire, 1999) bzw. Pheromonfallen

in der Nähe von Befallsflächen (Angst et al., 2012). Flugmühlenversuche geben Auskunft über die potenzielle Flugleistung, nicht jedoch über die reale Ausbreitungsdistanz im natürlichen System, in welchem z.B. Flugrichtungswechsel, Wind und die Stimulation durch Kairomone und Pheromone die Distanz beeinflussen. Freilandversuche mit Pheromonfallen hingegen überschätzen nahe Distanzen und können kaum Aussagen hinsichtlich Ferndispersion geben (Turchin und Thoeny, 1993; Byers, 1999; Yamamura et al., 2003), während die Verwendung von Passivfallen bei *mark – release – recapture* Experimenten zu nicht ausreichenden Fangzahlen führt (Franklin und Grégoire, 1999).

Neben der distanzbasierten Häufigkeitsverteilung von Flugleistung und Ausbreitung der Käfer gibt es einen dritten Gradienten, welcher wiederum die Verteilung des Befalls abbildet. Dieser Befallsgradient quantifiziert den Folgebefall in Bezug zur Ausbreitungsquelle und ist von besonderem Interesse für das Management von Schadinsekten (Jeger, 1999; Esker et al., 2007). Er ist im Falle von Borkenkäfern prinzipiell von ersteren zu unterscheiden, da das Auftreten von Individuen nicht proportional zu Befall führt (Christiansen et al., 1987). Das komplexe Zusammenspiel zwischen diesen verschiedenen Gradienten im System *P. abies – I. typographus* wird modellhaft in dieser Arbeit untersucht (3.3). Die Befallswahrscheinlichkeit P (=Befallsrisiko, -disposition ²), ein weiterer zentraler Begriff innerhalb dieser Arbeit, ergibt sich aus dem tatsächlichen Befall pro Flächeneinheit und charakterisiert demnach die Befallsintensität. Trotz einer Reihe von –zunehmend auch fernerkundlich gestützten– Untersuchungen zu Befallsmustern durch Borkenkäfer ist das Wissen über Befallsgradienten und -wahrscheinlichkeiten immer noch unvollständig. Bestandesparameter, wie Baumvitalität und -physiologie (Christiansen et al., 1987; Führer et al., 1997), Struktur und Exposition (Grodzki, 2004; Netherer und Nopp-Mayr, 2005; Jakuš et al., 2011) wurden neben der Distanz zur Ausbreitungsquelle (Wichmann und Ravn, 2001; Lausch et al., 2011) als entscheidende Faktoren identifiziert, welche die standörtliche (d.h. weitgehend populationsdichteunabhängige) Befallswahrscheinlichkeit bestimmen. Im Allgemeinen verhindert jedoch die räumlich oder zeitlich limitierte Verfügbarkeit von Daten belastbare Aussagen über langfristig ablaufende Prozesse in einem ungestörten System.

Individuenbasierte Modellierung

Individuenbasierte Modelle (IBM ³) bieten die Möglichkeit, komplexe natürliche Prozesse –wie die Ausbreitung von Borkenkäfern–, welche durch Feld- oder Laborexperimente nur schwer experimentell zu untersuchen sind, mit Hilfe weniger induzierter Regeln modellhaft nachzubilden. Das generelle Konzept von IBM basiert

²Im engeren Sinn bezeichnet Disposition eine (relative) Bereitschaft (d.h. Anfälligkeit, fehlende Resistenz) des Wirtsbaumes gegenüber einem möglichen Borkenkäferbefall, unabhängig von der Existenz von Borkenkäfern (vgl. Schwerdtfeger, 1955). Der Begriff Disposition wird im Kontext dieser Arbeit jedoch synonym zu Befallswahrscheinlichkeit verwendet, da eine Quantifizierung der Disposition von Wirtsbäumen letztlich nur anhand von Befallswahrscheinlichkeiten möglich ist.

³Der parallel existierende Begriff agentenbasierte Modelle (ABM) wird in der Literatur häufig synonym verwendet.

auf dem *bottom up* -Ansatz, d.h. der Ableitung von emergenten Systemeigenschaften aus Eigenschaften der Individuen (in unserem Fall Borkenkäfer und Fichte), die dieses System bilden (Łomnicki, 1992). Dabei stellen die (i.d.R. bekannten) individuellen Eigenschaften die Eingangsparameter (z.B. Flugleistung, Reaktion auf Pheromone, Wirtsbaumabwehr), welche unter dem Einfluss von raum-zeit-abhängigen Interaktionen zu (unbekannten) Ausgangsparametern des Gesamtsystems (z.B. Befallsmustern) führen. Ein Vergleich der Muster, die das Modell abbildet, mit jenen der realen Welt, kann wiederum auf die Modellgüte und letztlich auf die Präzision und Prozessrelevanz der induzierten Regeln schließen lassen. In IBM-Simulationen werden die Eigenschaften jedes einzelnen Individuums im Zeitverlauf aufgezeichnet. Dies steht im Gegensatz zu den grobskaligeren Modellierungsansätzen, in denen Mittelwerte für eine Gesamtpopulation die Basis für die Modellierung darstellen. IBM können –wie im Fall des hier vorgestellten Modells– räumlich explizit sein, d.h., die Individuen sind räumlich assoziiert mit einem konkreten Lagepunkt. Die Methoden der individuenbasierten Modellierung finden einen weiten Anwendungsbereich bei der Untersuchung sozialer, ökonomischer und ökologischer Fragestellungen und erfahren zunehmende Bedeutung sowohl in der theoretischen als auch in der angewandten Forschung (Grimm und Railsback, 2005; Łomnicki, 2011). Insbesondere eignen sich IBM zur Untersuchung von einzelnen Populationen, welche in hohem Maße orts- und zeitabhängig mit ihrer Umwelt interagieren (DeAngelis et al., 1992). Sie können z.B. den wechselnden Einfluss einer heterogenen Umgebung sowie das stochastisch bestimmte Aufeinandertreffen mit anderen Individuen, wie im Fall der Borkenkäferausbreitung, sehr gut simulieren (Di Cola et al., 1999).

Die Geschichte der IBM in der Borkenkäferforschung geht bis in die 1970er Jahre zurück und war zumeist motiviert durch praktische Fragen des Forstschutzes (Burnell, 1977; Geiszler et al., 1980). Die existierenden individuenbasierten Borkenkäfermodelle unterscheiden sich z.T. grundlegend in ihrer Zielsetzung und demzufolge auch in den betrachteten Raum- und Zeitskalen. Es gibt artspezifische Entwicklungsmodelle, die anhand von populationsbestimmenden Faktoren wie Klima, Vorkommen von Feinden und der Verfügbarkeit von Ressourcen die Entwicklung bzw. die (regionale) Verteilung einer Art determinieren (z.B. Aukema et al., 2005; Baier et al., 2007; Jönsson et al., 2009; Økland et al., 2009). Auf die Abschätzung der Bestandesentwicklung während und nach einer Kalamität fokussieren Wald- bzw. Störungsmodelle, in welche Entwicklungsmodelle sowie statistische Modelle, die das Befallsrisiko beschreiben, modular integriert sind (Seidl et al., 2007, 2011). Im Folgenden liegt jedoch der Schwerpunkt auf solchen IBM, die die individuelle Ausbreitung der Borkenkäfer im Bestand simulieren, sog. Dispersionsmodelle. Diese sind gekennzeichnet durch eine hohe räumliche Auflösung (meist Einzelindividuen: Käfer und Bäume) sowie zeitliche Auflösung (Tage und Monate, max. wenige Jahre), und können einzelne oder mehrere Dispersionsprozesse umfassen: Flug, Wirtsbaumsuche und -auswahl, Aggregation durch Pheromone und Befall bzw. die Abwehr des Baumes (z.B. Geiszler et al., 1980; Gries et al., 1989; Logan et al., 1998; Heavilin und Powell, 2008). Darüber hinaus wurde modellhaft speziell der Einfluss von Wind, Pheromonen und Flugwinkel (Byers, 1996, 2009, 2012), der Wirtsbaumabwehr (Nelson und Lewis, 2008; Lewis et al., 2010) sowie der Habitatverfügbarkeit

(Hughes et al., 2006) auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster von Borkenkäfern untersucht. Fahse und Heinrich (2011) simulierten den Effekt von Antagonisten (=Management) auf das Ausbruchsrisiko einer Epidemie in verschiedenen Beständen. Die Integration von GIS-Daten in ein IBM ermöglicht Befallssimulationen in realen Landschaften (Pérez und Dragičević, 2011). Neben praktischen forstschutzzfachlichen Fragen werden zunehmend systembiologisch motivierte Problemstellungen untersucht, wie z.B. die Komplexität der pheromongesteuerten Wirtsbaumsuche und -auswahl (Chubaty et al., 2009; Kausrud et al., 2011).

Aufbau und Ziele der Arbeit

Die Ziele dieser Arbeit bestehen zunächst darin, auf Basis einer hervorragenden Datengrundlage des Nationalparks (NP) Bayerischer Wald räumlich-zeitliche Befallsmuster zu identifizieren und diese zu quantifizieren. Die Datenbasis liefert eine langjährige Luftbildserie, die die Ausbreitung von Befallsflächen jährlich dokumentiert. Sie bezieht ihre Einzigartigkeit aus der Kombination folgender Kriterien:

1. hohe räumliche Auflösung (Einzelbaumebene) verfügbar auf Landschaftsebene
2. hohe zeitliche Auflösung (Jahr) verfügbar über einen hinreichend langen Zeitraum (insgesamt 22 Jahre), der mehrere epidemische und endemische Populationsphasen umfasst
3. Ausbreitungsprozesse laufen in der NP-Kernzone ungestört, d.h. ohne Management ab.

Die Anwendung von Geographischen Informationssystemen (GIS) und Bildanalyse-Verfahren auf diesen Datensatz ermöglicht somit erstmalig statistisch belastbare Erkenntnisse hinsichtlich Befallsgradienten in verschiedenen Populationsphasen (3.2.1) sowie Befallswahrscheinlichkeiten innerhalb von Beständen bzw. an deren Rändern (3.2.2 – 3.2.4).

Den zweiten großen Teil der Arbeit bildet eine Modellstudie mit dem generellen Ziel, die räumlich-zeitlichen Zusammenhänge im komplexen System *P. abies* – *I. typographus* abzubilden (2.2 bzw. 3.3). Dafür wurde ein individuenbasiertes Dispersionsmodell entwickelt, welches zunächst vorgestellt wird und dessen Ergebnisse auch im Kontext der realen Ausbreitungsmuster im Untersuchungsgebiet diskutiert werden. Es umfasst sämtliche Phasen einer Dispersions- und Befallswelle, integriert eine Vielzahl neuer Erkenntnisse aus Feld- und Laboruntersuchungen und versucht somit, eine Synthese des aktuellen Wissenstandes darzustellen. Primäres Ziel der Modellstudie ist es, mögliche Effekte von Populations- und Habitatsstruktur auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster während einer Dispersionswelle zu bestimmen. In der abschließenden Diskussion (4) werden die einzelnen Teilergebnisse zueinander in Beziehung gesetzt, sowie Methoden und Ergebnisse ausführlich diskutiert, insbesondere hinsichtlich ihrer Relevanz für die angewandte Forschung.

Im Rahmen dieser kumulativen Dissertation werden einzelne Untersuchungen zusammengefasst, welche die Grundlage für 3 Publikationen bildeten:

Artikel 1: Kautz, M., Dworschak, K., Gruppe, A., Schopf, R. (2011). Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle infestations in epidemic and non-epidemic conditions. *Forest Ecology and Management* 262, 598-608. doi:10.1016/j.foreco.2011.04.023

Artikel 2: Kautz, M., Düll, J., Ohser, J. (2011). Spatial dependence of random sets and its application to dispersion of bark beetle infestation in a natural forest. *Image Analysis & Stereology* 30, 123-131. doi:10.5566/ias.v30.p123-131

Artikel 3: Kautz, M., Schopf, R., Ohser, J. (2013). The “sun-effect“: microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations. *European Journal of Forest Research*, 132, 453-465. doi:10.1007/s10342-013-0685-2 (erratum: 10.1007/s10342-013-0686-1)

Auf diese Artikel wird im Verlauf der Arbeit verwiesen. Sie sind in ihrer Vollständigkeit im Anhang (Appendix) einzusehen. Alle weiteren, bisher unveröffentlichten, Ergebnisse werden innerhalb dieser Arbeit ausführlich dargestellt. Ausgewählte Ergebnisse wurden auf verschiedenen Tagungen^{4 5 6 7} in Vorträgen vorgestellt.

⁴Kautz, M., Gruppe, A., Schopf, R. (2010). Spreading of bark beetle infestations in the National Park Bavarian Forest, IX. Europäischer Entomologie-Kongress, Budapest / Ungarn.

⁵Dworschak, K., Kautz, M., Schopf, R. (2011). Are dispersal and infestation distances in *Ips typographus* limited by energy reserves? Tagung der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie (DGaaE), Berlin.

⁶Kautz, M., Gruppe, A., Schopf, R. (2012). Vom Individuum zum System: Ausbreitung des Buchdruckers und Befallsmuster im Nationalpark Bayerischer Wald. Forstwissenschaftliche Tagung, Freising.

⁷Kautz, M., Schopf, R., Ohser, J. (2013). Raum-Zeit-Variabilität des Befallsrisikos durch *Ips typographus* an Waldrändern. Tagung der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie (DGaaE), Göttingen.

Kapitel 2

Material und Methoden

2.1 Analyse räumlich-zeitlicher Ausbreitungsmuster der Befallsflächen im NP Bayerischer Wald

2.1.1 Untersuchungsgebiet

Der deutsche NP Bayerischer Wald (240 km²) bildet zusammen mit dem direkt angrenzenden tschechischen NP Šumava (680 km²) das größte zusammenhängende Waldgebiet Mitteleuropas, bestehend vorwiegend aus montanen und submontanen (Fichten-)Waldgesellschaften. Die Topographie ist gekennzeichnet durch Höhenlagen zwischen 500 und 1.500 m. Die höchsten Erhebungen (Rachel 1.453 m, Plechý 1.378 m, Lusen 1.373 m) werden am Grenzkamm erreicht. Der strenge Schutzstatus in den Nationalparks ermöglicht die Forschung an langfristigen ökologischen Prozessen unter vom Menschen ungestörten Bedingungen. Wiederholte Epidemien von *I. typographus* zählen zu den natürlichen Störungen dieses Waldökosystems. Escherich (1923) berichtet von ca. 11.000 ha Befallsfläche, die in den Jahren 1868 bis 1875 entstanden. Die nachfolgende großflächige Aufforstung resultierte in weitgehend homogenen Beständen mit z.T. unzureichender Standortanpassung (Heurich, 2001). Den Auslöser für die erneute Massenvermehrung von *I. typographus* während der vergangenen 2 Jahrzehnte bilden 2 Windwurfereignisse in den Jahren 1983/84. Die geworfenen Fichten verblieben entsprechend den NP-Statuten z.T. ohne weitere Aufarbeitung liegen (Strunz, 1995). In der Folge konnte sich *I. typographus* ungestört vermehren und letztendlich das heute charakteristische Landschaftsbild prägen (Abb. 2.1).

Das Untersuchungsgebiet (UG), auf das in den Kapiteln 2.1, 3.1 und 3.2 Bezug genommen wird, umfasst den südöstlichen Teil des heutigen NP Bayerischer Wald (Altpark, 130 km²). Dieser wurde bereits 1970 zum NP erklärt und bildet somit den in Deutschland am längsten unter NP-Schutz gestellten Bereich. Das UG



Abbildung 2.1: Großflächige Befallsflächen prägen das Landschaftsbild im Kammegebiet des Großen Rachel

teilt sich in eine natürlich belassene Kernzone ohne jeglichen Eingriff (75%) und eine Managementzone (25%), in der im Randbereich des NP zu umgebenden Wirtschaftswäldern ein intensives Borkenkäfermanagement, d.h. das Entfernen von befallenen Bäumen, stattfindet (Abb. 2.2).

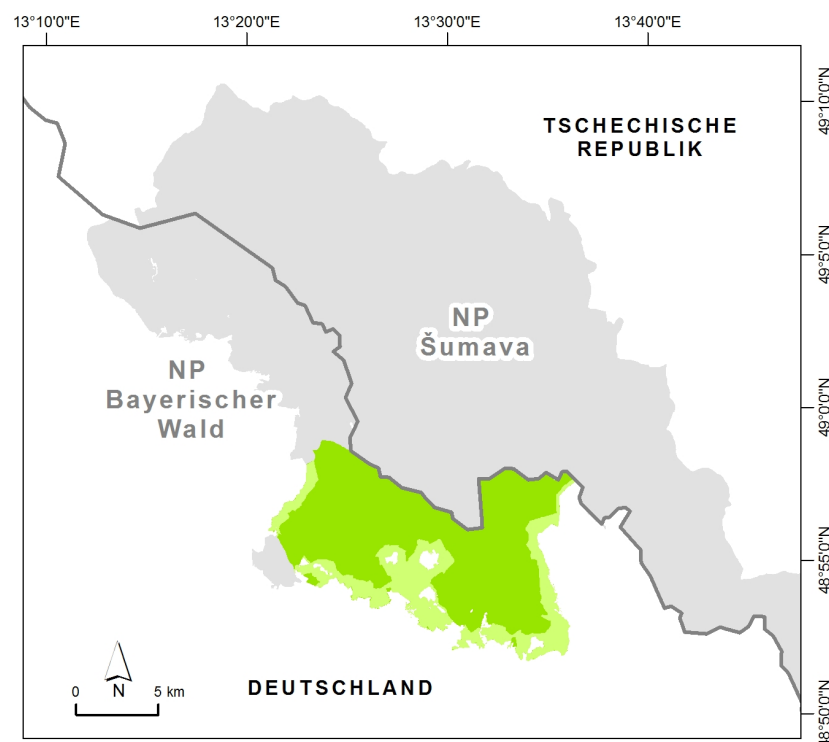


Abbildung 2.2: Das Untersuchungsgebiet mit Kern- (dunkelgrün) und Managementzone (hellgrün).

2.1.2 Datengrundlagen

Die Basis für die im ersten Teil dieser Arbeit untersuchte Raum-Zeit-Dynamik der Ausbreitung von *I. typographus* im UG bilden jährliche Luftbilder aus den Jahren 1988 bis 2011. Je nach Fragestellung wurden entweder der gesamte Zeitraum oder nur bestimmte Zeitfenster aus diesem Datensatz einbezogen. Die aus

den Luftbildern extrahierte Information stellt sowohl hinsichtlich der räumlichen und zeitlichen Dimension als auch Auflösung einen einmaligen Datensatz zur Auswertung bereit. Im Folgenden wird dieser getrennt nach Raster- und Vektordaten detaillierter beschrieben.

2.1.2.1 Rasterdaten

Durch vom NP in Auftrag gegebene Befliegungen stehen für die Jahre 1988 bis 2011 für das komplette UG jährliche hoch aufgelöste Luftbilddaten (Auflösung $<0,5$ m) zur Verfügung. Der zunehmende technische Fortschritt über die Jahre beeinflusste die Aufnahme- und Auswertungsqualität, jedoch nicht in dem Maße, dass eine vergleichende Auswertung über den gesamten Zeitraum nicht möglich wäre. So kam beispielsweise ab dem Jahr 2004 digitale Aufnahmetechnik zum Einsatz. Generell wurden Falschfarbaufnahmen (CIR: farb-infrarot) für die Auswertung verwendet, da diese im Gegensatz zu den Echtfarbaufnahmen (RGB: rot-grün-blau) ein Absterben von Fichten infolge von Borkenkäferbefall schon früher und eindeutiger zeigen. Als Ursache für das Absterben der Fichte wurde generell Borkenkäferbefall angenommen (Rall und Martin, 2002). Weitere Details zur Luftbildaufnahme und -auswertung sind im **Artikel 1** sowie in Rall und Martin (2002) und Heurich et al. (2010) beschrieben. Trotz der guten und umfangreichen Datenlage erschweren folgende Tatsachen die Auswertung: (1) Die Intervalle zwischen den jährlichen Befliegungen betragen witterungsbedingt nicht exakt 12 Monate, und (2) die im Luftbild erfasste Situation spiegelt aufgrund der Zeitspanne zwischen Befall und Absterben des Baumes nicht den aktuellen Befallsstand zum Befliegungszeitpunkt wider. Beide Gesichtspunkte sind bei der Auswertung und Interpretation zu berücksichtigen (vgl. 2.1.3.1 und 3.1).

2.1.2.2 Vektordaten

Zur Verarbeitung und Auswertung standen neben den Rasterdaten zusätzlich bereits Vektordaten der jährlichen (Stehend-)Befallsflächen zur Verfügung. Diese wurden im Zeitraum 1988 – 2000 zunächst analog auf Basis der CIR-Luftbilder erfasst und später digitalisiert. Ab dem Jahr 2001 wurden diese Befallsflächen dann durch das SLU ¹ digital und methodisch einheitlich ² für das UG detektiert (Abb. 2.4). Sie liegen somit für den gesamten Zeitraum in Form von flächigen Vektordaten (Polygon- *shapefile*) vor und beinhalten neben dem zeitlichen Attribut des Befallsjahres auch die Information, ob eine Fläche im Rahmen des Borkenkäfermanagements im NP-Randbereich ausgeräumt wurde oder nicht. Der Neubefall des Jahres 1988 kann nicht separiert werden, da der im 1988er-Luftbild erkannte Befall sämtliche in den Vorjahren befallene und noch erkennbare (stehende) Totbäume umfasst.

¹Sachverständigenbüro für Luftbilddauswertung und Umweltfragen, Lohenstraße 14, D-82166 Gräfelfing

²Unter Benutzung der Software Stereo Analyst (ERDAS Inc.)

Die unterschiedlichen Auswertungsmethoden resultieren in den nicht vollständig konsistenten Datensätzen 1988 – 2000 und 2001 – 2011 (Rall und Martin, 2002). Um den Neubefall im 2001er Luftbild zu quantifizieren, wurden sämtliche im Luftbild des Jahres 2000 identifizierbaren Befallsflächen (belassene sowie ausgeräumte Flächen) mit der neuen Methodik erfasst. Die somit ermittelte Flächensumme liegt unter dem ursprünglichen Wert und ist der höheren Genauigkeit der neuen digitalen Auswertungsmethodik zuzuschreiben (Rall und Martin, 2002). Sowohl die analog als auch die digital detektierten Befallsflächen wiesen räumliche Überschneidungen auf, welche in einem ersten Arbeitsschritt bereinigt wurden (2.1.3.1). Informationen zu einzelnen befallenen Bäumen bzw. Befallsflächen mit <5 Befallsbäumen standen generell nicht zur Verfügung. Eine Teststudie von Heurich et al. (2010) zeigte, dass eine (semi-)automatisierte Erkennung einzelner befallener Bäume auf Basis einer objektorientierten Klassifizierung der Rasterdaten ebenfalls gute Ergebnisse liefern kann, solange die Rasterdatenqualität –anders als in unserem Fall– relativ homogen ist. Ergänzende Vektordaten, z.B. zu Infrastruktur, NP-Grenzen und Managementzone, wurden von der NP-Verwaltung zur Verfügung gestellt und im Rahmen der Auswertung und Darstellung der Ergebnisse genutzt.

2.1.3 Aufbereitung der Daten

Für die Analyse und Interpretation der Daten wurde zunächst eine Aufbereitung des Datensatzes erforderlich. Diese umfasst eine Überprüfung und Korrektur inkonsistenter Vektordaten, eine Normierung der unterschiedlichen Intervalle zwischen den Befliegungen sowie die Identifizierung der potenziell befallsfähigen Fichtenfläche.

2.1.3.1 Befallsflächen

Nach einer Korrektur der räumlichen Überschneidungen einzelner Befallsflächen innerhalb eines Luftbildes bzw. zwischen Luftbildern verschiedener Jahre wurden die Daten zunächst hinsichtlich verschiedener deskriptiver Merkmale wie Form, Größe und Anzahl der Befallsflächen untersucht. Für die Quantifizierung des Gesamtbefalls im UG in Abhängigkeit der Zeit (1988 – 2011) wurde eine Transformation der Zeitachse (Zeitpunkt des Erkennens, d.h. Befliegungsdatum \rightarrow Zeitpunkt der Entstehung des Befalls) vorgenommen. Zumeist wird der Zeitpunkt der Befallserkennung im Luftbild (Erkennungsjahr) als Bezug für Darstellung und statistische Auswertungen hergenommen, d.h., das Erkennungsjahr wird mit dem Befallsjahr wie in Heurich et al. (2001) gleichgesetzt. Jedoch bildet eine transformierte Zeitskala, die den Aufnahmezeitpunkt sowie die Zeit zwischen Befall und phänologischer Erkennbarkeit im Luftbild berücksichtigt, eine bessere Möglichkeit, die Dynamik in Bezug zu anderen temporären Umwelteinflüssen (z.B. Feinde, Witterung) zu interpretieren. Ausgehend von der Annahme, dass ein befallener Baum im pflanzenphysiologisch aktiven Sommerzeitraum

etwa 3 Monate braucht ³, bis sich die Kronenfärbung im Luftbild zeigt, liefert eine jährliche Befliegung im Herbst des Jahres x also stets den Spätbefall des Jahres $x-1$ (vgl. Zeitintervall t_3 in Abb. 2.3) und den Frühbefall des Jahres x (t_4). Bei den ausgeräumten Befallsflächen beträgt die Differenz zwischen Befalls- und Erkennungszeitpunkt hingegen meist nur Tage bis wenige Wochen (in Abhängigkeit von der Zeitnähe der Managementmaßnahmen). Der Berechnung des Befalls im Jahr x liegen demnach vereinfachend folgende Annahmen zugrunde:

1. Der mögliche Befallszeitraum erstreckt sich vom 1. April (Tag 91) bis zum 30. September (Tag 270) jeden Jahres (360 Tage).
2. Die Befallsintensität ist über den gesamten Befallszeitraum konstant.
3. Stehend belassener Befall ist frühestens 90 Tage nach Befallszeitpunkt im Luftbild erkennbar.
4. Befallszeitpunkt und Erkennbarkeit im Luftbild sind bei ausgeräumtem Befall identisch.

Gemäß diesen Annahmen werden zunächst vier Zeitintervalle t , getrennt für belassenen bzw. ausgeräumten Befall, berechnet. In einem weiteren Schritt wird der im Luftbild identifizierte Befall (BSI bzw. BAI) jeweils mit diesen Zeitintervallen in Beziehung gesetzt (vgl. Abb. 2.3). Die Funktion $f(t)$ ist wie folgt definiert:

$$f(t) = \begin{cases} 180 & , \text{für } t > 180 \\ t & , \text{für } 0 \leq t \leq 180 \\ 0 & , \text{für } t < 0. \end{cases}$$

	Belassener Befall	Ausgeräumter Befall
Berechnung der Zeitintervalle	$t_1 = f(360 - T_x)$ $t_2 = f(T_{x+1} - 180)$ $t_3 = f(360 - T_{x-1})$ $t_4 = f(T_x - 180)$	$t_5 = f(270 - T_x)$ $t_6 = f(T_{x+1} - 90)$ $t_7 = f(T_x - 90)$ $t_8 = f(270 - T_{x-1})$
Berechnung der Befallsanteile	$BS_1 = (t_4 / (t_3 + t_4)) * BSI_x$ $BS_2 = (t_1 / (t_1 + t_2)) * BSI_{x+1}$ $BS_x = BS_1 + BS_2$	$BA_1 = (t_7 / (t_7 + t_8)) * BAI_x$ $BA_2 = (t_5 / (t_5 + t_6)) * BAI_{x+1}$ $BA_x = BA_1 + BA_2$

Aus oben stehenden Berechnungen der Befallsanteile für belassenen (BS) und ausgeräumten Befall (BA) lässt sich nun der Gesamtbefall (B) im Jahr x wie folgt ableiten:

$$B_x = BS_x + BA_x \tag{2.1}$$

³Es handelt sich hierbei um eine grobe Abschätzung, da genaue Kenntnisse hierzu fehlen. Eine Anpassung des Berechnungsmodells auf Basis neuerer Erkenntnisse ist möglich.

- x ... Index des Jahres
- T ... Aufnahmetag des Luftbildes
- t ... Zeitintervall
- BSI ... Identifizierter belassener Befall
- BAI ... Identifizierter ausgeräumter Befall
- BS ... Entstandener belassener Befall
- BA ... Entstandener ausgeräumter Befall
- B ... Entstandener Gesamtbefall.

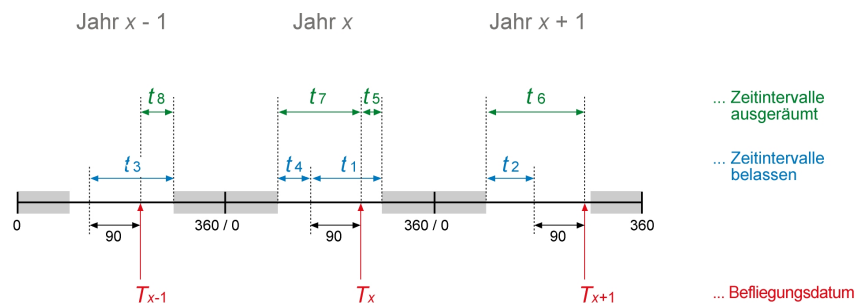


Abbildung 2.3: Visualisierung der berechneten Zeitintervalle beispielhaft anhand einer Zeitachse über 3 Jahre (à 360 Tagen); grau unterlegt sind die Monate Januar – März bzw. Oktober – Dezember, in denen kein Befall stattfindet. Die Bezeichnung der Variablen ist analog zu Gleichung 2.1 vorgenommen worden.

2.1.3.2 Befallsfähige Fläche

Für die Analyse der räumlich-zeitlichen Befallsmuster (2.1.4 und 3.2) und für Prognosen des zukünftig zu erwartenden Befalls ist die Identifizierung der potenziell befallsfähigen Fläche im UG essentielle Voraussetzung. Dieser Schritt ist im Sinne einer Maskierung (d.h. Reduzierung des Beobachtungsfensters) zu verstehen, welche nicht befallsfähige Flächen –z.B. Nicht-Fichtenbestände, Totholz, Jungwuchs, Offenland, Gewässer– innerhalb des UG für die räumliche Statistik generell ausschließt.

Durch einen Vergleich von vorhandenen Daten zur Bestandessituation (z.B. Inventurdaten) und den tatsächlich befallenen Flächen wurde erkannt, dass eine ausreichend gute Maskierung auf der benötigten Betrachtungsebene (<Bestand) nicht verfügbar war. Es sind verschiedene Optionen denkbar, einzelne Baumarten –z.B. Fichten– im Luftbild zu identifizieren, abhängig von der Qualität der Datengrundlage und der räumlichen Skala, welche untersucht werden soll (Key et al., 2001; Leckie et al., 2002; Waser et al., 2011). Für den Zweck, die Fichtenfläche im UG mit den gegebenen Luftbilddaten zu bestimmen, bietet sich die

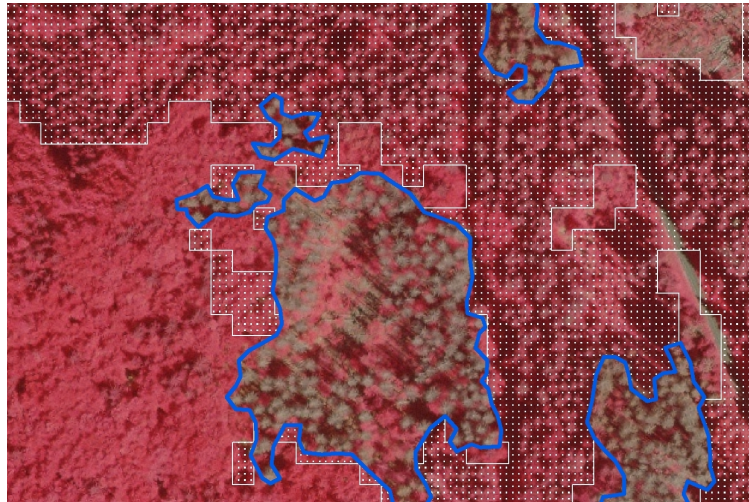


Abbildung 2.4: CIR-Luftbild mit manuell vektorisierten Befallsflächen (blau) und klassifizierter potenzieller Befallsfläche im 10 x 10 m-Raster (weiß punktiert)

Methode der überwachten Rasterbild-Klassifizierung⁴ an. Zunächst wurden dafür verschiedene Testflächen im Luftbild ausgewählt, welche mittels Stereo-Interpretation eindeutig als Fichte mit einer Höhe >10 m identifiziert werden konnten. Die spektrale Signatur dieser ausgewählten Testflächen diente in einem zweiten Schritt der Klassifizierung des gesamten Luftbildes. Da das Ergebnis dieser pixelbasierten Klassifizierung die Fichtenfläche unzureichend repräsentiert, wurden anschließend Filterfunktionen⁵ angewandt und das Ergebnis auf ein 10 x 10 m-Raster generalisiert, was zu homogenen, realitätsnahen Strukturen führt (Abb. 2.4). Diese Schritte sind nur für das 2009er-Luftbild durchgeführt worden. Alle früheren (2000 – 2008) bzw. späteren Jahre (2010, 2011) sind durch Hinzunahme bzw. Abzug der jeweiligen Befallsfläche ableitbar. Für die Jahre <2000 konnte aufgrund der Inkonsistenz der verschiedenen Auswertungsmethoden (vgl. 2.1.2.2) nur eine grobe Abschätzung vorgenommen werden. Die Validierung des Klassifizierungsergebnisses anhand von zufällig ausgewählten 10 x 10 m-Kontrollflächen im 2009er-Luftbild wies eine Genauigkeit von 92% aus, was für den Zweck der Untersuchung als ausreichend angesehen wird. Für die Klassifizierung und Validierung der potenziell befallsfähigen Fläche wurde die GIS Software ArcGIS 9.3 (Esri Inc., 2008) verwendet in Kombination mit der Stereo Analyst-Erweiterung (Leica Geosystems Inc., 2007), die ein 3-dimensionales Betrachten und somit genaueres Detektieren der Fichten mit einer Höhe >10 m ermöglicht. Die Identifikation der befallsfähigen Fläche ist jeweils die Basis für die in **Artikel 1, 2 und 3** veröffentlichten Ergebnisse zu räumlich-zeitlichen Befallsmustern. Sie wurde in **Artikel 1** ausführlich beschrieben.

⁴basierend auf *Maximum Likelihood* -Algorithmen

⁵Die Anwendung der *majority filter* -Funktion führt zur Homogenisierung des Rasterbildes. Jede Rasterzelle wird mit ihren 8 direkten Nachbarzellen verglichen und ggf. angepasst, falls ≥ 4 Nachbarzellen anders klassifiziert sind.

2.1.4 Identifikation und Quantifizierung von Ausbreitungsmustern anhand von Befallswahrscheinlichkeiten

Im Folgenden werden die verschiedenen Methoden räumlicher Statistik vorgestellt, welche für die Befallsmusteranalyse im UG angewandt wurden. Es sei vorangestellt, dass Befallsflächen aufgrund ihrer Inhomogenität in Größe und Form (vgl. **Artikel 1**) nur unzureichend durch einen einzigen Punkt, z.B. den Schwerpunkt der Fläche, beschrieben werden, weshalb die Anwendung üblicher Punktmusteranalysen keine geeignete Option zur Quantifizierung der Befallsmuster darstellt. Die Flächen wurden daher im Sinne von sog. *random sets* (=zufällige abgeschlossene Mengen) im 2-dimensionalen Raum betrachtet. Eine weitere wichtige Annahme ist, dass sich Befallsflächen aus verschiedenen Jahren nicht überlappen, demnach disjunkt sind.

2.1.4.1 GIS-basierte Verfahren

GIS-basierte Verfahren wurden für die Ermittlung der in Kapitel 3.2 dargestellten Ergebnisse angewandt. Sie führen entweder direkt zu diesen Ergebnissen (3.2.1, 3.2.2, 3.2.4) oder liefern die Grundlage für angewandte Bildanalysen (3.2.1, 3.2.3). Für die Bearbeitung wurde ArcGIS 9.3 (Esri Inc., 2008) verwendet.

Die Methode zur Bestimmung der Ausbreitungsdistanz (3.2.1) über einen Zeitschritt (Jahr $x \rightarrow$ Jahr $x+1$) wurde im **Artikel 1** detailliert beschrieben. Sie betrachtet im Zeitraum 1989 – 2009 den entstandenen Neubefall (im Jahr $x+1$) in konzentrischen Distanzzonen á 100 m um den Quellbefall (Jahr x) und setzt diesen in Relation zur jeweils vorhandenen befallsfähigen Fläche:

$$P(r) = (BF(r)/A_{pot}(r)) * 100 \quad (2.2)$$

P ... Befallswahrscheinlichkeit

BF ... Befallsfläche

A_{pot} ... Potenziell befallsfähige Fläche

r ... Distanz zur Ausbreitungsquelle.

Hervorgehoben werden sollte, dass diese Methode die Nächste-Nachbar-Beziehung (NN) als Annahme zugrunde legt, d.h. im Jahr $x+1$ entstandene Flächen jeweils der nächstliegenden Vorjahresfläche zuordnet (Abb. 2.5). Es werden sowohl ausgeräumte Befallsflächen berücksichtigt (d.h. als Quelle ausgeschlossen) als auch eine NN-basierte Randkorrektur (nach Hanisch, 1984) durchgeführt.

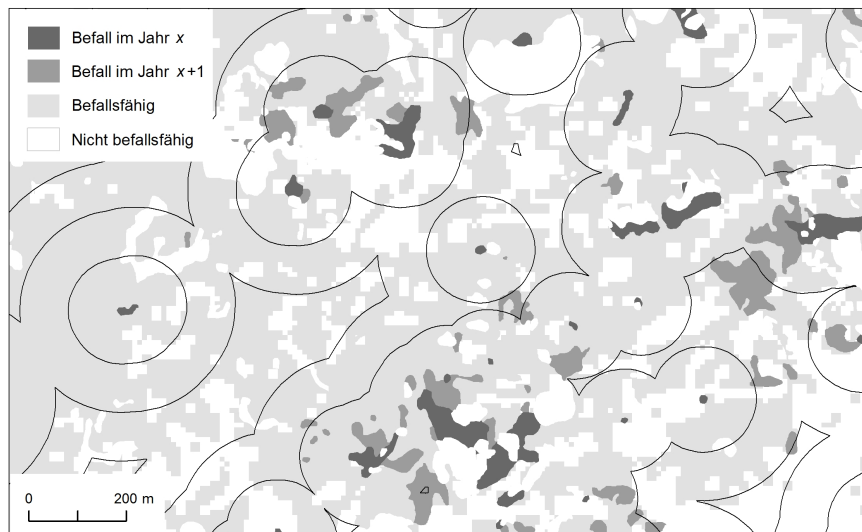


Abbildung 2.5: Distanzzonenmethode; um die Quellbefallsflächen werden Distanzzonen á 100 m gelegt, für welche jeweils die Befallswahrscheinlichkeit nach Gleichung 2.2 berechnet wird

Ebenfalls mittels GIS wurde die Ausbreitungsrichtung (3.2.2), d.h. die gerichtete direkte Ausweitung bestehender Befallsflächen im Folgejahr, im Zeitraum 2001 – 2009 (= 8 Zeitschritte) analysiert. Isoliert neu entstandene Befallsflächen bzw. stagnierende Befallsherde ohne weitere Ausweitung gingen in diese Untersuchung somit nicht ein. Es wurden Richtungsvektoren ermittelt, welche die potenzielle Befallsfläche sowie den Neubefall im unmittelbaren Umfeld (5 m-Zone) um diese Quellflächen aufzeigen. Die Richtungsvektoren stehen orthogonal auf Vertexpunkten der Grenzlinie des Quellbefalls und verbinden somit die Grenzlinie und die 5 m-Linie mit dem kürzesten Abstand (Abb. 2.6). Die Befallswahrscheinlichkeit P wurde, analog zu Gleichung 2.2, in jedem Jahr jeweils für die 8 Richtungssektoren á 45° (N, NW, W, etc.) ermittelt:

$$P(i) = (BF(i)/A_{pot}(i)) * 100 \quad (2.3)$$

- P ... Befallswahrscheinlichkeit
- BF ... Befallsfläche
- A_{pot} ... Potenziell befallsfähige Fläche
- i ... Richtungssektor.

Für die Quantifizierung der Befallswahrscheinlichkeit an Bestandesrändern (3.2.3) durch Bildanalyse-Verfahren wurde zunächst eine Aufbereitung der Daten in GIS erforderlich. Für die Jahre 2001 – 2010 wurden im UG 3 verschiedene Bestandesrandtypen selektiert, d.h. eine 10 m-Zone um belassene Befallsflächen (1), ausgeräumte Befallsflächen (2) und natürliche Freiflächen (3) definiert. Als Referenz wurden zusätzlich alle

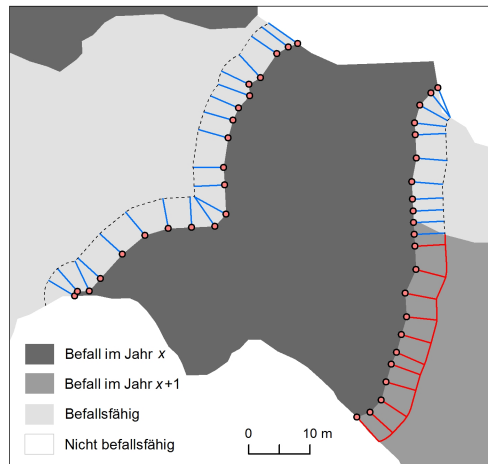


Abbildung 2.6: Methode der Richtungsvektoren; das Verhältnis von roten Vektoren (=Neubefall) zur Summe aus roten und blauen Vektoren (=befallsfähige Fläche) für jede Richtung ergibt eine richtungsbezogene Befallswahrscheinlichkeit, analog Gleichung 2.3

Nicht-Randflächen (4) betrachtet. Für die von *I. typographus* verursachten Bestandesrandtypen (1) und (2) wurde jeweils der Befall sowie die potenziell befallsfähige Fläche in den Folgejahren ($x+2$ bis $x+5$) betrachtet. Der direkte Ausbreitungseffekt ($x+1$) wurde hier explizit ausgeschlossen, um die Flächen vergleichbar zu machen. Für Bestandesrandtyp (3) konnten sämtliche Folgejahre einbezogen werden. Die Vektordaten-Layer der verschiedenen Jahre (jeweils Quellbefall, Folgebefall, befallsfähige Fläche) wurden einzeln als Binärbilder (Pixelgröße = $2,87 \times 2,87 \text{ m}^2$) gespeichert, um sie anschließend der Bildanalyse zu unterziehen (**Artikel 3**).

Der Einfluss der Bestandesmischung (3.2.4) wurde für die Jahre 2001 – 2009 mit zwei verschiedenen GIS-basierten Ansätzen untersucht. Zum einen wurde die räumliche Korrelation von Befallsflächen und Nicht-Fichtenbeständen (i.d.R. Buchen) untersucht, indem die Befallswahrscheinlichkeit in verschiedenen Distanzzonen á 50 m um diese Nicht-Fichtenflächen bestimmt wurde. Dadurch konnten mögliche Anziehungs- oder Abstoßungseffekte dieser mit Nicht-Fichten bestandenen Flächen für einen Befall aufgezeigt werden. Zum anderen wurde die Befallswahrscheinlichkeit in verschiedenen Fichten- / Nicht-Fichten-Mischungen betrachtet. Dazu wurde das UG in Rasterfelder ($300 \times 300 \text{ m}^2$; $n = 730$) aufgeteilt und diese anhand ihres Fichtenanteils klassifiziert: Fichte dominant ($>80\%$, $n = 369$), Fichte überwiegend ($>60-80\%$, $n = 135$), gemischt ($>40-60\%$, $n = 114$), Nicht-Fichte überwiegend ($>20-40\%$, $n = 82$), Nicht-Fichte dominant ($<20\%$, $n = 30$). Bei beiden angewandten Methoden blieb die Lage der Quellfläche unberücksichtigt.

2.1.4.2 Bildanalyse-Verfahren

Eine Alternative zu GIS-basierten Verfahren, insbesondere für komplexe Raum-Zeit-Analysen von *random sets*, bieten Bildanalyse-Verfahren. Die Bildanalysen wurde in Zusammenarbeit mit der Hochschule Darm-

stadt ⁶ durchgeführt. Es wurden C++ Algorithmen der Bibliothek MAVilib (Fraunhofer ITWM, 2011) verwendet. Die Ausbreitungsdistanz (3.2.1) wurde neben der in Kapitel 2.1.4.1 beschriebenen GIS-basierten Distanzzonenmethode zusätzlich mittels Bildanalyse-Verfahren untersucht. Im Gegensatz zu GIS-basierten Verfahren ist die Distanzzonenweite bei der Bildanalyse nur von der Pixelgröße (= 2,87 x 2,87 m²) determiniert, d.h., die räumliche Auflösung der Ergebnisse ist deutlich höher. Im **Artikel 2** werden zwei verschiedene statistische Ansätze zur Untersuchung räumlicher Abhängigkeiten zweier *random sets* ($x, x+1$) in den Jahren 2001 – 2010 gegenüber gestellt. Beide Ansätze unterscheiden sich im räumlichen Bezug zwischen Quell- und Folgebefall. Während die Kreuzkorrelation (*spatial cross-correlation*) alle Distanzen zwischen den *random sets* x und $x+1$ einbezieht (eindeutige Zuordnung), liegt der Distanzmethode (*distance method*) die NN-Annahme zugrunde (eineindeutige Zuordnung). Beide Ansätze basieren auf den theoretischen Grundlagen der stochastischen Geometrie (Stoyan et al., 1995). Sie sind im **Artikel 2** ausführlich beschrieben.

Die im **Artikel 2** entwickelte Distanzmethode wurde anschließend ebenfalls für die Untersuchung der Befallswahrscheinlichkeiten an Bestandesrändern angewandt (3.2.3). Sie wurde dahin gehend adaptiert, dass anstatt der befallsfähigen Fläche des gesamten UG lediglich bestimmte Zielflächen (in diesem Fall Bestandesränder á 10 m) betrachtet wurden. Somit ist ein Vergleich der distanzabhängigen Befallswahrscheinlichkeiten über verschiedene Zielflächen (d.h. verschiedene Bestandesrandtypen) hinweg möglich. Zusätzlich wurde die Orientierung dieser Bestandesränder untersucht. Dazu wurde analog zur GIS-basierten Methodik zur Bestimmung der Ausbreitungsrichtung (2.1.4.2) der Bestandesrand in 8 Richtungssektoren á 45° aufgeteilt und separat mittels Bildanalyse untersucht. Details dazu sind im **Artikel 3** aufgeführt.

2.2 Das *Infestation Pattern Simulation* (IPS) - Modell

2.2.1 Modellbeschreibung

Im Folgenden wird das entwickelte individuenbasierte, räumlich explizite *Infestation Pattern Simulation*-Modell, kurz IPS-Modell ⁷, vorgestellt und anhand des standardisierten ODD-Protokolls (Grimm et al., 2006, 2010) beschrieben. Das ODD-Protokoll (*Overview, Design concepts, Details*) beschreibt die Grundlagen der Modellkonzeption in einer knappen, verständlichen Form und macht sie damit gleichzeitig mit jenen anderer Modelle vergleichbar. Das IPS-Modell wurde in der Modellierungsumgebung NetLogo ⁸ (Wilensky,

⁶Unter der fachlichen Leitung von Prof. Dr. Joachim Ohser und Mitarbeit von Jochen Düll, Fachbereich Mathematik und Naturwissenschaften

⁷In Zusammenarbeit mit Dr. Muhammad Ali Imron, Wildlife Ecology and Management, Gadjah Mada University / Indonesien; Dr. Imron war explizit an der Implementierung des Modells in NetLogo beteiligt

⁸Verwendet wurde die Version NetLogo 5.0.2, unter <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/> steht die jeweils aktuelle Version kostenlos zum Download zur Verfügung.

1999) umgesetzt. NetLogo stellt als *open source* -Plattform und Skriptsprache eine geeignete und einfach erlernbare Umgebung dar, die sich in den letzten Jahren zum Standardwerkzeug in der IBM entwickelte (Allan, 2010; Railsback und Grimm, 2012). NetLogo-basierte Modelle finden ihre Anwendung speziell bei der Simulation räumlich-zeitlicher Dispersionsprozesse (Rands et al., 2004; Salau et al., 2012; Hargrove und Westervelt, 2012), aber auch in anderen sozialen, ökonomischen oder ökologischen Fragestellungen ⁹.

Overview – Überblick

Purpose – Zweck

Das Ziel des Modells stellt die Analyse von verschiedenen populations- und habitatsspezifischen Effekten auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster innerhalb eines Wirtsbaum-Borkenkäfer-Systems dar. Die simulierten Prozesse umfassen dabei sowohl die individuelle Käfer- als auch die Baumebene und lassen Rückschlüsse auf die Überlebenswahrscheinlichkeiten innerhalb der Käferpopulation bzw. des Bestandes zu. Aus forstpraktischer Sicht zeigen die Modellsimulationen die Relevanz der Bestandesstruktur für die Ausbreitungsmuster des Befalls und können somit Risiken, auch des waldbaulichen Handelns, prognostizieren.

Entities, state variables, and scales – Objekte, Variablen und Skalen

Im Modell interagieren zwei Typen von Individuen: Käfer werden repräsentiert durch sich bewegende Objekte (*turtles*), Bäume durch 5 x 5 m-Felder (*patches*). Die gesamte Simulationsumgebung umfasst 501 x 501 Felder, d.h. einen quadratischen Waldbestand von 627,5 ha. Für die Auswertung ist jedoch lediglich die Innenkreisfläche dieses Quadrates ($r = 1.250$ m, $A = 490,9$ ha) relevant. Im Zentrum der Simulationsumgebung befindet sich die Ausbreitungsquelle in Form eines einzelnen Quellfeldes. Die zeitliche Dimension des simulierten Ausbreitungsprozesses wird in Zeitschritten angegeben, wobei ein Zeitschritt die Zeitspanne umfasst, in der sich ein Käfer von seinem aktuellen Feld zum Nachbarfeld bewegt (also einige Minuten). Eine Simulation umfasst eine komplette Ausbreitungswelle und ist abgeschlossen, sobald sich alle Käfer vom Quellfeld ausgehend ausgebreitet haben, entweder erfolgreich (Besiedlung eines Wirtsbaumes) oder nicht erfolgreich (Tod durch Wirtsbaumabwehr bzw. Energiedefizit). Die im Modell verwendeten Variablen, mit denen die individuellen Käfer- und Baumeigenschaften definiert werden, sind in der nachfolgenden Tabelle 2.1 aufgeführt:

⁹Beispiele finden sich in der NetLogo-library unter <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/>, eine Liste von wissenschaftlichen Veröffentlichungen unter <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/references.shtml>.

KÄFER

Variable	Beschreibung	Wertebereich
Energielevel <i>energy</i>	Energielevel zu Beginn des Ausfluges; wird für jeden Käfer zufällig aus einer Gaußschen Verteilung ermittelt und sinkt linear mit zunehmender Flugdauer ab	$3 \leq energy \leq 30$ (abstrakte Werte, ohne direkten Bezug zu Lipidgehalt in mmol etc.)
Energieeffizienz <i>efficiency</i>	Bestimmt den Energieverbrauch während des Dispersionsfluges pro Zeitschritt (Energieverbrauch = $1/efficiency$); wird zu Beginn der Simulation für jeden Käfer zufällig aus einer exponentiell abnehmenden Verteilung ermittelt	$1 \leq efficiency \leq 100$ (abstrakte Werte, ohne direkten Bezug zu Verbrauch in mmol/min etc.)
Wahrnehmungsradius <i>searchdist</i>	Radius, in dem die Attraktivität eines Baumes wahrgenommen wird; für alle Käfer konstant	$0 \leq searchdist \leq 50$ m (entspricht 0-10 Felder)
Bewegungsrichtung <i>moveangle</i>	Winkel der Bewegung zu Nachbarfeld; gemessen in Bezug zur Anflugrichtung im vorherigen Zeitschritt; für jeden Bewegungsschritt wird der Winkel aus einem definierten Richtungssektor zufällig ermittelt	$-90^\circ \leq moveangle \leq 90^\circ$
Bewegungsdistanz <i>movedist</i>	Entfernung, welche während eines Zeitschrittes zurückgelegt wird; abhängig von Status und Wahrnehmungsradius	$0 \leq movedist \leq 50$ m (entspricht 0-10 Felder)
Status <i>status</i>	Aktueller Zustand; ändert sich im Verlauf einer Simulation	Dispergierend (<i>dispersing</i>): Käfer auf Dispersionsflug Wartend (<i>staying</i>): Pionierkäfer warten am Stamm auf genügend Artgenossen für erfolgreichen Befall Befallend (<i>infesting</i>): Erfolgreicher Befall Verhungert (<i>starved</i>): Tod durch Energiemangel Verloren (<i>lost</i>): Käfer außerhalb des simulierten Bestandes

Befallsbereitschaft <i>propensity</i>	Bestimmt –anhand des Verhältnisses von aktuellem Energielevel und Attraktivität des Baumes– die Entscheidung entweder für einen Befall oder dagegen, d.h. für die Fortsetzung des Dispersionsfluges	$propensity = 1$ (Befall), wenn $totalattract - energy \geq 0$; $propensity = 0$ (kein Befall), wenn $totalattract - energy < 0$
Startzeit <i>starttime</i>	Zeitpunkt des Abfluges; wird durch den Flugwellenabstand festgelegt	$0 \leq starttime \leq 450$ Zeitschritte
Wartezeit <i>staytime</i>	Zeit, welche ein Pionierkäfer am Stamm verweilt in Erwartung weiterer Artgenossen für einen erfolgreichen Befall; während dieser Zeit verbraucht er keine weitere Energie und erhöht die Attraktivität des Baumes moderat	$0 \leq staytime \leq 10$ Zeitschritte
Quelldistanz <i>dist</i>	Linearer Abstand zur Quelle; ändert sich durch Bewegung	$5 \leq dist \leq 1.250$ m (entspricht 1-250 Felder)
Flugdistanz <i>flightdist</i>	Distanz, welche ein Käfer während des Fluges zurücklegt; bei $moveangle = 0$ ist $flightdist = dist$	$5 \leq flightdist \leq 15.000$ m (entspricht 1-3.000 Felder)

BAUM

Variable	Beschreibung	Wertebereich
Befallslevel <i>infestlev</i>	Aktueller Zustand; zu Beginn der Simulation stets >nicht befallen<, kann sich je nach Anzahl der Käfer n im Laufe der Simulation zunächst in >befallen<, später in >komplett befallen< ändern	Nicht befallen (<i>not infested</i>): $n \leq LT$ Befallen (<i>infested</i>): $LT < n < UT$ Komplett befallen (<i>occupied</i>): $n = UT$
Primärattraktivität <i>primattract</i>	Baumbürtige Attraktivität zu Beginn der Simulation; spiegelt den Grad der Resistenz gegenüber den Käfern wider (lineare Abhängigkeit zu LT)	$0 \leq primattract \leq 9$ (0 bedeutet keine Primärattraktivität, d.h. nicht befallsfähig; von 1 –sehr resistenter aber befallsfähiger Baum– bis 9 –sehr anfälliger Baum– steigt die Attraktivität linear an) wenn $n = UT$: $primattract = 0$
Sekundärattraktivität <i>secattract</i>	Sekundärattraktivität wird (zusätzlich zur Primärattraktivität) im Verlauf der Simulation durch die Käfer erzeugt, welche am Stamm warten bzw. sich bereits erfolgreich eingebohrt haben	$0 \leq secattract \leq 4.999$ (wird berechnet, wenn: $n \leq LT$: $secattract = 0.1 * n$ $LT < n < UT$: $secattract = n$ $n = UT$: $secattract = 0$)

Attraktivität <i>totalattract</i>	Gesamtattraktivität, bestehend aus der Summe von Primär- und Sekundärattraktivität	$0 \leq totalattract \leq 5.008$ (wird berechnet: $totalattract = primattract + secattract$)
Unterer Schwellenwert (<i>lower threshold</i>) <i>LT</i>	Mindestanzahl an Käfern am Stamm für erfolgreichen Befall; linear abhängig von der Primärattraktivität des Baumes	$30 \leq LT \leq 200$ (wird berechnet für $primattract > 0$: $LT = -21,25 * primattract + 221,25$)
Oberer Schwellenwert (<i>upper threshold</i>) <i>UT</i>	Maximalanzahl an Käfern am Stamm, mit Erreichen dieses Wertes sinkt die Attraktivität des Baumes auf 0; konstant für alle Bäume	$UT = 5.000$
Käferanzahl am Stamm <i>n</i>	Gesamtzahl der Käfer, welche entweder warten oder sich bereits erfolgreich eingebohrert haben	$0 \leq n \leq 5.000$ (wenn $n \leq LT$: $n = nstay$ wenn $LT < n \leq UT$: $n = ninf$)
Anzahl eingeborhrter Käfer <i>ninf</i>	Anzahl der Käfer, welche sich bereits erfolgreich eingebohrert haben	$LT < ninf \leq 5.000$
Anzahl wartender Käfer <i>nstay</i>	Anzahl der Käfer, welche am Stamm warten (Pionierkäfer)	$0 \leq nstay \leq LT$
Quelldistanz <i>treedist</i>	Linearer Abstand zur Quelle	$5 \leq treedist \leq 1.250 \text{ m}$

Tabelle 2.1: Auflistung und Beschreibung der im Modell verwendeten Variablen

Process overview and scheduling – Prozessüberblick und -ablauf

Die von der Quelle startenden Käfer besitzen ein individuell spezifisches Energielevel, welches zufällig aus einer (Gaußschen) Energieverteilung der ausfliegenden Population ermittelt wird (Gries, 1984; Bohlander, 1996; Dworschak, 2013). In jedem Zeitschritt bewegen sich die Käfer –solange sie sich in einer homogenattraktiven Umgebung befinden– zufallsgerichtet zum Nachbarfeld, d.h., sie folgen jeweils einer zufälligen Richtung innerhalb eines einheitlich definierten Richtungssektors (CRW: *correlated random walk*; Byers, 1996, 2000). Nehmen die Käfer jedoch in ihrer näheren Umgebung (\rightarrow Wahrnehmungsradius) attraktivere Wirtsbäume wahr, fliegen sie unabhängig von jeglicher Richtung zielgerichtet dorthin. Während ihrer Bewegung reduziert sich das Energielevel der Käfer, d.h., sie verbrauchen ihre Energie. Dieser Verbrauch ist individuell zufällig und wird aus einer populationsspezifischen (negativen Exponential-) Verteilung ermittelt (Dworschak, 2013). Dieser individuelle Verbrauch ist käferspezifisch und bleibt während der gesamten Simu-

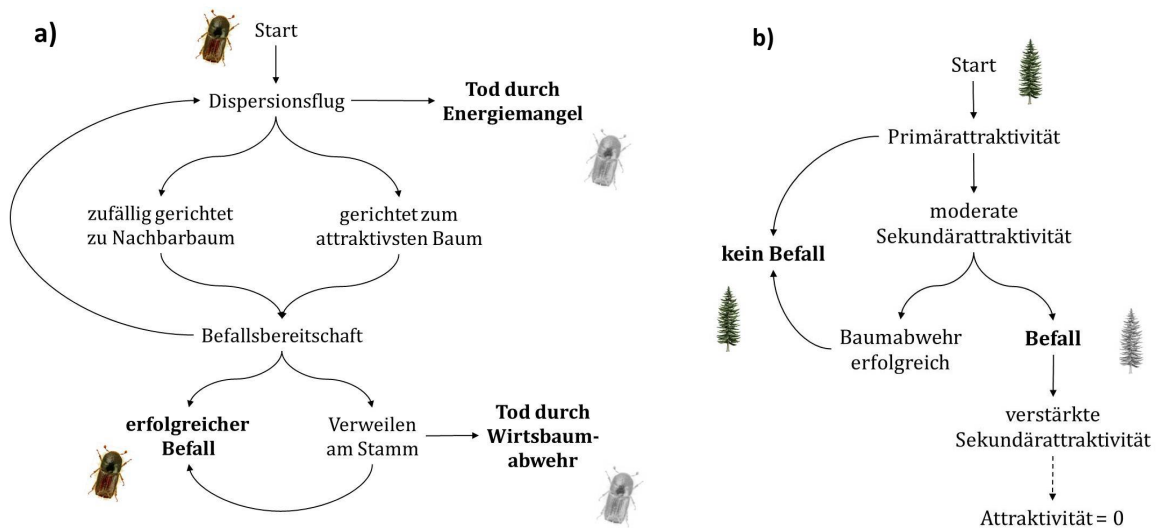


Abbildung 2.7: Vereinfachtes Ablaufdiagramm (*flow chart*) für Käfer (a) und Bäume (b).

lation konstant. Mit sich reduzierender Energie erhöht sich die Befallsbereitschaft der Käfer (Byers, 2004). Nach jedem Bewegungsschritt entscheidet der Käfer anhand seiner aktuellen Befallsbereitschaft, abhängig vom aktuellen Energielevel und der Attraktivität seines aktuellen Standorts, ob er einen Baum als potenziellen Wirtsbaum auswählt oder seinen Dispersionsflug fortsetzt. Die Attraktivität eines Baumes ist zunächst als kairomonale Primärattraktivität definiert, kann aber im Laufe des Ausbreitungsprozesses von einer pheromonalen Sekundärattraktivität überlagert werden, wenn Käfer den Baum aufspüren und erfolgreich besiedeln (Birgersson et al., 1984; Wermelinger, 2004). Ein Baum besitzt, in Abhängigkeit von seiner definierten Primärattraktivität, eine Resistenz gegenüber einzelnen Käfern. Überschreitet die Anzahl der befallsbereiten Käfer während einer Zeitspanne einen (unteren) Schwellenwert, so wird die Wirtsbaumresistenz durch die Käfer überwunden und der Baum erfolgreich besiedelt (Waring und Pitman, 1980; Mulock und Christiansen, 1986; Christiansen et al., 1987). Übersteigt die Anzahl der besiedelnden Käfer wiederum einen weiteren (oberen) Schwellenwert (Anderbrant et al., 1985; Komonen et al., 2011), ist die Kapazität in diesem Baum erreicht, d.h., eine Besiedlung durch weitere Käfer wird durch die Abgabe von Ablenkstoffen verhindert (Schlyter et al., 1989). Als Pionierkäfer werden im Folgenden jene Käfer bezeichnet, welche nicht befallene Wirtsbäume ($n \leq LT$) befallen. Sie können je nach Ankunft von genügend weiteren Artgenossen erfolgreich sein oder an der Wirtsbaumabwehr sterben. Das Schicksal eines jeden Käfers besteht aus folgenden Möglichkeiten: (1) der Käfer findet einen geeigneten Wirtsbaum und besiedelt ihn erfolgreich, oder (2) der Käfer findet keinen geeigneten Wirtsbaum und stirbt durch dessen Abwehr bzw. durch den eigenen Energiemangel, der eine Fortsetzung des Dispersionsfluges verhindert (Abb. 2.7 a). Dementsprechend wird ein Baum während einer Simulation entweder befallen oder nicht befallen, d.h., er wird nicht durch genügend Käfer gefunden, um seine Abwehr zu überwinden (Abb. 2.7 b).

Design concepts – Designkonzepte

Emergence – Emergenz

Aus den individuellen Eigenschaften und Interaktionen der Käfer und Bäume, in Kombination mit der räumlichen und zeitlichen Variabilität dieser Eigenschaften während der Simulation, ergeben sich die Ausbreitungs- und Befallsmuster als emergente Systemeigenschaften. Daraus ableitbar sind wiederum z.B. raum- / zeitabhängige Überlebenswahrscheinlichkeiten innerhalb der Käferpopulation bzw. des Bestandes sowie Käferdichten an befallenen Bäumen.

Adaption – Anpassung

Das Energielevel jedes dispergierenden Käfers sinkt pro Zeitschritt um einen konstanten, individuellen Verbrauchswert. Damit steigt gleichzeitig seine Befallsbereitschaft (Byers, 2004). Die individuelle Entscheidung des Käfers, für oder gegen einen Angriff zur Besiedlung eines Wirtsbaumes, ist aber nicht nur von den eigenen Energiereserven abhängig, sondern auch vom zur Verfügung stehenden Wirtsbaum. Beide Faktoren, das Energielevel des Käfers und die Attraktivität des Wirtsbaumes, variieren in ihrer räumlich-zeitlichen Dimension während des Dispersionsfluges des Käfers (vgl. Abb. 2.8 a). Die Attraktivität des Wirtsbaumes ist vor einem Befall allein durch seine kairomoninduzierte Primärattraktivität gekennzeichnet, d.h. einen Grad der Anfälligkeit für einen Befall, abhängig z.B. von Baumphysiologie, -vitalität und -standort (Christiansen et al., 1987; Netherer und Nopp-Mayr, 2005; Jakuš et al., 2011). Diese Baumattraktivität nimmt zu, sobald sich die ersten befallsbereiten Pionierkäfer am Baum befinden und die Pheromonproduktion beginnt. Liegt die Anzahl der Käfer n noch unterhalb des unteren Schwellenwertes LT für eine erfolgreiche Besiedlung, ist der Anstieg der Attraktivität moderat (Abb. 2.8 b). Je mehr Käfer an einem Baum verweilen, umso stärker ist diese pheromoninduzierte attraktive Wirkung. Nach Überschreitung von LT kommt es zu einer vermehrten Pheromonproduktion durch die nun vollständig eingehohten Käfer (Birgersson et al., 1984). Der lineare Anstieg der Attraktivität mit Zunahme der Käfer ist nun um das 10-fache erhöht. Erst ab einem oberen Schwellenwert UT geht die Attraktivität auf 0 zurück, da nun die Befallsdichte kritisch wird und die Käfer über repellente Duftstoffe einen weiteren Befall verhindern (Schlyter et al., 1989).

Objectives – Ziele

Das Ziel der dispergierenden Käfer ist die erfolgreiche Wirtsbaumsuche. Dies kann mit Hilfe des Anteils erfolgreicher (überlebender) Käfer an der Gesamtheit der ausfliegenden Käfer quantifiziert werden. Gleichzeitig profitiert die Käferpopulation von einer möglichst weiträumigen Ausbreitung, um neue geeignete Habitate zu erschließen sowie Inzucht und die Mortalität durch Feinde zu minimieren (Byers, 2004). Die Ausbrei-

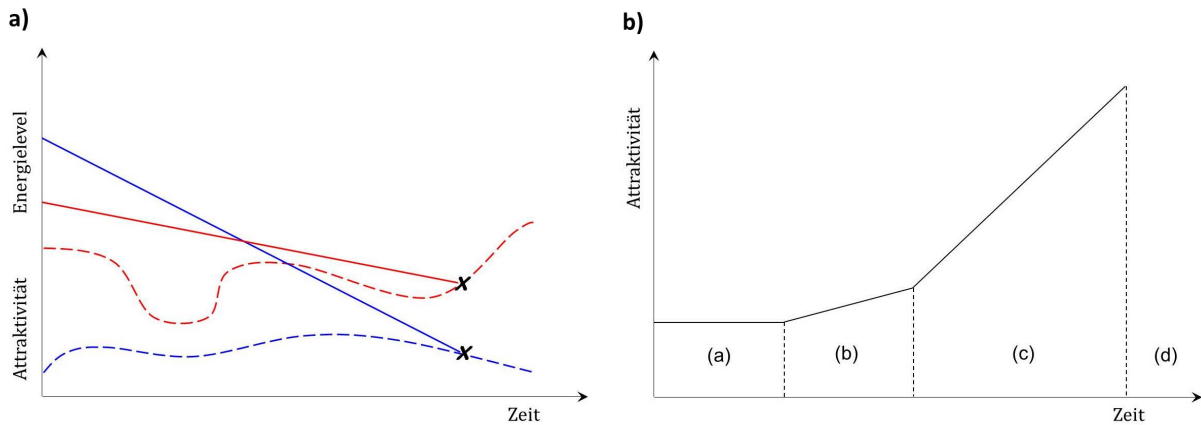


Abbildung 2.8: a) Dargestellt ist das Energielevel (durchgezogen) und die wahrgenommene Attraktivität (gestrichelt) von 2 verschiedenen Käferindividuen (rot und blau) während ihres Dispersionsfluges bis zum Erreichen der Befallsbereitschaft (x). Das rote Individuum startet mit einem geringeren Energielevel, ist aber effizienter im Energieverbrauch. Die Befallsbereitschaft tritt in diesem Beispiel zum selben Zeitschritt ein, jedoch an unterschiedlich attraktiven Standorten im Bestand. Das rote Individuum ist trotz eines relativ hohen Energielevels befallsbereit, da es sich an einem attraktiven Baum befindet.

b) Schematische Darstellung der Attraktivität eines befallenen Wirtsbaumes im Zeitverlauf: (a) Primärattraktivität bis zum Eintreffen der ersten befallsbereiten Pionierkäfer (kein Befall: $n = 0$), (b) leichter Anstieg durch einsetzende Sekundärattraktivität bis zum Erreichen des unteren Schwellenwertes (Pionierbefall: $0 < n \leq LT$), (c) starker Anstieg durch pheromoninduzierte Sekundärattraktivität (Massenbefall: $LT < n < UT$), (d) keine weitere Attraktivität nach Erreichen des oberen Schwellenwertes (Baum komplett besiedelt: $n = UT$).

tungsdistanz von der Quelle ist deshalb ebenfalls Teil der Modellberechnungen. Die Abwehr der Wirtsbäume wirkt einem erfolgreichen Befall entgegen und minimiert hierüber den Anteil befallener Bäume (Raffa und Berryman, 1983; Franceschi et al., 2005). Der Befallsanteil sowie die räumliche Verteilung des Befalls werden ermittelt.

Sensing – Wahrnehmung

Käfer nehmen kontinuierlich ihr eigenes Energielevel und die Attraktivität ihrer Umgebung wahr, um in jedem Zeitschritt ihre Befallsbereitschaft, d.h. eine Entscheidung für oder gegen einen Befall an dieser Stelle, abzuwägen. Die Befallsbereitschaft wird durch die Relation zwischen der Attraktivität des Baumes und des aktuellen Energielevels des Käfers bestimmt. Ein Käfer ist befallsbereit (*propensity* = 1), sobald gilt: $totalattract - energy \geq 0$. Die wahrgenommene Attraktivität umfasst dabei sowohl die ursprüngliche Primärattraktivität als auch die möglicherweise durch bereits vorhandene Käfer verursachte Sekundärattraktivität. Die Distanz, in der die Umgebung durch einen Käfer wahrgenommen wird, ist definiert. In diesem Wahrnehmungsradius (*searchdist*) vergleicht der Käfer die vorhandenen Attraktivitäten und reagiert auf den attraktivsten Baum, auch wenn er außerhalb des Richtungssektors liegt. Liegt die Anzahl der Käfer pro Baum n unterhalb des unteren Schwellenwertes LT , verbleiben die Pionierkäfer zunächst am Baum und nehmen wahr, wie viel

weitere Artgenossen hinzukommen. Überschreitet die Gesamtanzahl der Käfer den unteren Schwellenwert innerhalb dieser Wartezeit, ändert sich ihr Status und sie können den Baum erfolgreich befallen. Der Baum verändert seinen Status in Abhängigkeit zur Anzahl gelandeter Käfer von >nicht befallen< in >befallen<.

Interaction – Interaktion

Die Interaktion zwischen Baum und Käfer geschieht über interspezifische Duftstoffe, die Kairomone. Diese vom Baum ausgesandten volatilen Signale zeigen den Käfern die Primärattraktivität für einen (Pionier-) Befall an (Pureswaran und Borden, 2005). Käfer untereinander interagieren über intraspezifische Duftstoffe, die Pheromone. Damit kann sich einerseits die Attraktivität eines Wirtsbaumes nach einem erfolgreichen Befall für weitere Artgenossen kontinuierlich erhöhen (Vité et al., 1972), oder sich nach Erreichen der kritischen Besiedlungsdichte wieder vermindern (Schlyter et al., 1989). Der Interaktionsraum wird jeweils durch den Wahrnehmungsradius bestimmt (Schlyter, 1992).

Stochasticity – Zufallsprozesse

Zufallsprozesse spielen in verschiedenen Phasen der Simulation eine Rolle: (1) Das Energielevel jedes startenden Käfers wird zufällig aus einer Normalverteilung $N(\mu, 2)$ bestimmt, wobei der Erwartungswert μ je nach Szenario definiert wird (Abb. 2.9 a). (2) Der individuelle Energieverbrauch wird zufällig aus einer negativ-exponentiellen Verteilung $\text{Exp}(\lambda)$ bestimmt, wobei der Erwartungswert $1/\lambda$ je nach Szenario definiert wird (Abb. 2.9 b). (3) Die Bewegung jedes Käfers in einer homogen-attraktiven Umgebung ist zufallsgerichtet, d.h., der Bewegungswinkel wird zufällig aus einem je nach Szenario definierten Richtungssektor bestimmt (Abb. 2.9 c). (4) Bei der Simulation von Bestandesszenarien werden die Primärattraktivitäten der Bäume im Bestand zufällig aus einem definierten Bereich ausgewählt und zufällig im Bestand verteilt (Abb. 2.10).

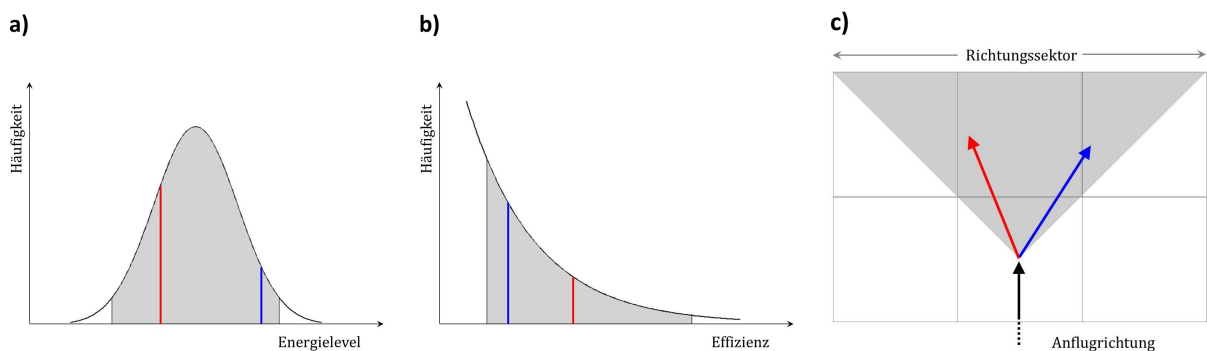


Abbildung 2.9: Veranschaulichung der zufallsgesteuerten Prozesse (1)-(3), dargestellt für 2 verschiedene Käferindividuen (rot und blau, analog Abb. 2.8 a). Grau unterlegt ist der jeweils mögliche Wertebereich. Dargestellt ist die Verteilung des Energielevels zu Beginn der Dispersion (a), die Verteilung der Effizienz im Verbrauch (b) und die Bewegungsrichtung (c). Alle 3 Prozesse sind unabhängig voneinander.

Collectives – Gemeinschaften

Eine Gemeinschaft wird gebildet, wenn mehrere Käfer durch die Attraktivität des Wirtsbaumes angelockt werden. Die räumliche Verteilung dieser Gemeinschaften (Befallsmuster) entwickelt sich als emergentes Ergebnis aus den individuellen Eigenschaften der Käfer und der Bäume. Schwellenwerte (unterer und oberer) definieren Minimal- und Maximalgrößen dieser Käfergemeinschaften.

Observation – Beobachtung

Obwohl die Simulation theoretisch in ihrem gesamten Verlauf, d.h. nach jedem Zeitschritt, beobachtet werden kann, wird zunächst der komplette Ablauf eines Simulationslaufes abgewartet und danach die Modellergebnisse ausgewertet.

Details – Details

Initialization – Initialisierung

Die Simulation startet mit dem Ausflug von Käfern aus einem Quellfeld, welches zentral im simulierten Bestand (501 x 501 Felder á 5 x 5 m = 627.5 ha) angeordnet ist. Zu Beginn der Simulation besitzen alle Käfer den Status >dispersierend< und alle Bäume den Status >nicht befallen<. Je nachdem, welches Szenario simuliert werden soll, werden spezifische Käfer- bzw. Baumeigenschaften definiert, z.B. Verteilung des Energielevels, Wahrnehmungsradius, Ausflugsanzahl und -frequenz auf Käferseite sowie die Verteilung der Primärattraktivität der Bäume im Bestand. Die verschiedenen Simulationsszenarien sind in Kapitel 2.2.3 genauer erläutert.

Input data – Eingangsdaten

Das Modell verwendet keine weiteren, externen Eingangsdaten außer den individuellen Eigenschaften und Reaktionsmustern der Käfer und Bäume.

Submodels – Sub-Modelle

Ausbreitung der Käfer

Breiten sich Käfer in einer homogen-attraktiven Umgebung aus, oder befinden sich in der wahrgenommenen Umgebung nur Bäume mit geringerer oder nur leicht höherer Attraktivität im Vergleich zum aktuellen Baum ($totalattract_{Nachbar} - totalattract_{Standort} \leq 2$), geschieht die Ausbreitung zufallsgerichtet, d.h. zufällig mit der Einschränkung eines je nach Szenario vordefinierten Richtungssektors (z.B. 90° nach rechts oder links in Bezug zur bisherigen Flugrichtung). Im anderen Fall, der Wahrnehmung unterschiedlicher und, relativ zum

aktuellen Baum, sehr viel höheren Attraktivitäten innerhalb des Wahrnehmungsradius ($totalattract_{Nachbar} - totalattract_{Standort} > 2$), kommt es zu einem gerichteten Flug ohne Richtungseinschränkung direkt zum attraktivsten Baum¹⁰. Der Dispersionsflug wird solange fortgesetzt, bis entweder ein geeigneter Wirtsbaum gefunden ist (\rightarrow erfolgreicher Befall, oder Tod durch Abwehr) oder das Energielevel soweit reduziert ist, dass kein weiterer Dispersionsflug möglich ist ($energy = 0$, \rightarrow Tod).

Energieverbrauch während der Ausbreitung

Während des Dispersionsfluges verbrauchen die Käfer ihre Energievorräte. Die Energielevel entsprechen zu Beginn jeder Simulation einer populationsspezifischen Normalverteilung (Abb. 2.9 a, Gries, 1984) und reduzieren sich danach pro Zeitschritt um einen individuen-spezifischen Wert (Verbrauch = $1/efficiency$). Das Energielevel zu einem beliebigen Zeitschritt t berechnet sich daher aus $energy_t = energy_{t-1} - 1/efficiency$ bzw. $energy_t = energy_0 - t/efficiency$. Die Effizienz ist innerhalb einer Population nicht gleich verteilt, sondern entspricht einer negativen Exponentialverteilung, d.h., es gibt eine große Anzahl ineffizienter Käfer (mit einem hohen Verbrauch pro Zeitschritt) und wenige sehr effiziente Individuen (Abb. 2.9 b, Dworschak, 2013). Landen Pionierkäfer an einem potenziellen Wirtsbaum, können sie Artgenossen anlocken und verbrauchen während dieser Wartezeit keine weitere Energie, da angenommen werden kann, dass hier die Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme besteht.

Befallsbereitschaft der Käfer

Die individuelle Befallsbereitschaft nimmt mit abnehmendem Energielevel zu (Byers, 2004) und hängt gleichzeitig von der Attraktivität des aktuellen Baumes ab. Zu jedem Zeitschritt prüft der Käfer also die Attraktivität des Baumes und das eigene Energielevel und entscheidet, ob er an dieser Stelle entweder (1) befallsbereit ist, d.h. $propensity = 1$, wenn gilt: $totalattract - energy \geq 0$, oder (2) nicht befallsbereit ist, d.h. $propensity = 0$, wenn gilt: $totalattract - energy < 0$. Die Prüfung der Befallsbereitschaft ist insbesondere für das Stadium der Besiedlung durch die ersten Pionierkäfer von großer Bedeutung, während später bei beginnendem Massenbefall –verbunden mit einer erhöhten Sekundärattraktivität– das eigene Energielevel zunehmend irrelevant wird.

Besiedlung des Wirtsbaumes

Angenommen der Käfer ist befallsbereit, hängt der Erfolg einer Besiedlung weiterhin von dem aktuellen Status des Wirtsbaumes ab, d.h. von der aktuellen Anzahl von Käfern n in Bezug zum unteren (LT) und oberen Schwellenwert (UT). Dabei entstehen folgende 2 Optionen:

¹⁰Die Reaktionsschwelle, d.h. die Differenz der Attraktivität, welche wahrgenommen wird und zu einer Reaktion führt, wurde angepasst. Hierfür liegen keine Referenzen vor.

1. $n \leq LT$: Der Käfer ist ein Pionierkäfer, denn die Anzahl von Artgenossen am Stamm reicht noch nicht aus für einen erfolgreichen Befall. Der Pionierkäfer verweilt am Stamm. Falls während dieser Verweildauer genügend weitere Käfer ankommen, um die Wirtsbaumabwehr zu überwinden, kommt es zu Option 2, falls nicht, stirbt der Käfer an der Wirtsbaumabwehr.
2. $LT < n < UT$: Die Bedingungen für eine erfolgreiche Besiedlung sind gegeben, denn die Wirtsbaumabwehr wurde bereits durch genügend Artgenossen überwunden. Der Käfer befällt diesen Baum.

2.2.2 Parametrisierung

Für die Durchführung der Simulationsszenarien (2.2.3) ist es notwendig, das Modell bestmöglich zu parametrisieren, d.h. gleich bleibende Voraussetzungen (Standardwerte) zu schaffen, um die Szenarien untereinander vergleichbar zu machen. Diese Parametrisierung definiert die Eingangswerte und Verhaltensregeln für die einzelnen Individuen. Sie sind entscheidend für die Modellergebnisse und sollten dementsprechend realistisch und referenziert sein (Grimm und Railsback, 2005). Prinzipiell kann man im IPS-Modell drei Bereiche unterscheiden, die von der Parametrisierung betroffen sind: (1) die physische Ausstattung (Flugleistung) der Käfer, (2) die physische Ausstattung (Anfälligkeit) der Bäume und (3) die Interaktionen zwischen den Individuen (Baum-Käfer, Käfer-Käfer).

Die Flugleistung der Käfer –sich ergebend aus dem Energielevel und der Effizienz im Verbrauch– konnte im Modell parametrisiert werden, indem zunächst sämtliche Interaktionen ausgeblendet wurden. Somit konnte die reine simulierte Flugleistung (*flightdist*) mit den Angaben aus Laborexperimenten verglichen werden. Betrachtet man die Gesamtheit der Individuen einer Population zeigen die Modellergebnisse eine exponentiell abfallende Verteilung der Flugleistung. Ein Vergleich der simulierten Flugdistanzen mit den in Flugmühlen ermittelten Werten (Dworschak, 2013) zeigt im relevanten Distanzbereich 0-5 km keine Unterschiede zwischen beiden Verteilungen (Kolmogorov-Smirnov-Homogenitätstest: $p = 0,78$, $D = 0,3$, $n = 10$ bei Distanzklassen á 500 m). Ein Großteil der Population erreicht geringe Flugleistungen (63% der simulierten Individuen fliegen <1 km, zum Vergleich: 57% bei Dworschak, 2013), während es wenige Individuen gibt, die sehr weit (>5 km) fliegen können.

Die Anfälligkeit eines Bestandes, d.h. die Anzahl und räumliche Verteilung geschwächter Bäume, kann je nach Standort sehr unterschiedlich sein und sogar am selben Standort zeitlich variieren. Der Grad der Anfälligkeit der Wirtsbäume in einem Bestand ist praktisch nicht bestimmbar. Er wird im Allgemeinen über einen Vitalitätsindex beschrieben (Mulock und Christiansen, 1986). Für die Simulationsexperimente wurden deshalb konträre, jedoch auch realistische, Szenarien ausgewählt, um sie modellhaft zu untersuchen und zu vergleichen.

Der dritte Bereich –die Interaktionen zwischen den Individuen– ist dabei mit den meisten Unsicherheiten behaftet. Obwohl viele Mechanismen des Systems *P. abies* – *I. typographus* prinzipiell weitgehend verstanden sind, fehlt es oft an belastbaren, referenzierten Daten. Beispielhaft sei hier die Wahrnehmung der Primärattraktivität durch den dispergierenden Käfer genannt, welche als solche zwar lange bekannt¹¹ jedoch schwer quantifizierbar ist. Auf welche Entfernung nimmt ein Käfer welche Menge an baumbürtiger Attraktivität wahr? Wie reagiert er auf diese Information? In diesen Fällen basieren die Werte nicht auf Literaturangaben, sondern wurden bestmöglich indirekt kalibriert, d.h. anhand von Expertenwissen und dem Vergleich von beobachteten Mustern in Modell und Realität (NP Bayerischer Wald) angepasst.

Sowohl um der Unsicherheit bei der Festlegung einiger Parameter Rechnung zu tragen als auch um den Effekt von sich verändernden Parametern zu untersuchen, sind Sensitivitätsanalysen sinnvoll. Sie sollen helfen, das Modell selbst und dessen Ergebnisse besser bewerten zu können (Cariboni et al., 2007). Ein einfacher und sehr gebräuchlicher Ansatz betrachtet dabei den Einfluss jedes einzelnen Parameters separat (OAT: *one factor at a time*, Saltelli et al., 2008). Dabei wird jeweils nur ein Parameter verändert, während alle übrigen ihren Standardwert beibehalten. Die Sensitivitätsanalysen liefern ebenfalls simulierte Modellergebnisse und sind deshalb als Teil der Simulationszenarien im folgenden Kapitel (2.2.3) näher aufgeführt.

2.2.3 Simulationsszenarien

Die Dispersion und Wirtsbaumsuche von Käfern während einer kompletten Ausbreitungswelle wurde in 6 verschiedenartigen Bestandesstrukturen simuliert (Abb. 2.10):

A ein resistenter Bestand, bestehend aus zufällig verteilten Bäumen mit geringer bzw. keiner Primärattraktivität (*primattract*: 0-3). Er dient als Standardbestand für die Analyse sämtlicher käferspezifischer Parameter.

B ein resistenter Bestand mit anfälligen Einzelbäumen. In einem resistenten Grundbestand analog A wurde ein Anteil p anfälliger Einzelbäume (*primattract*: 8) zufällig verteilt. Es wurden 4 verschiedene Anteile p simuliert:

B-0.5 mit $p = 0,5\%$

B-1 mit $p = 1\%$

B-2 mit $p = 2\%$

B-4 mit $p = 4\%$.

C ein anfälliger Bestand, bestehend aus zufällig verteilten Bäumen mit hoher Primärattraktivität (*primattract*: 6-9).

¹¹Bereits Escherich (1923) berichtet vom Einsatz von Fangbäumen bei denen die kairomonale Lockwirkung zur Bekämpfung von *I. typographus* ausgenutzt wurde.

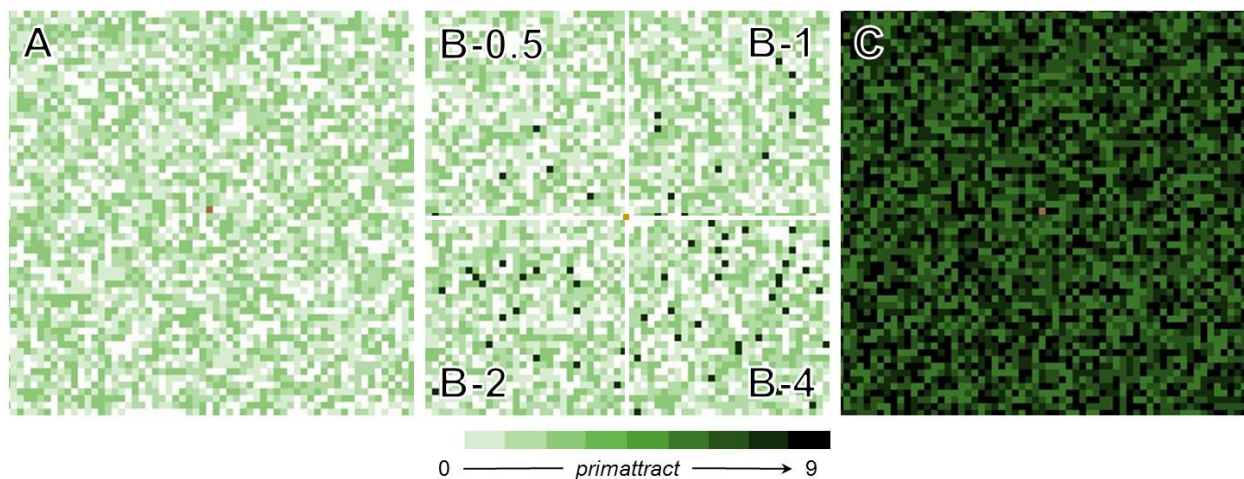


Abbildung 2.10: Ausschnitte der simulierten Bestände A, B-0.5, B-1, B-2, B-4 sowie C mit dem Quellfeld (braun) im Zentrum. Die Farbskala spiegelt die Primärattraktivität der einzelnen Bäume wider.

Alle diese untersuchten Bestände sind isotrop, d.h., die Heterogenität innerhalb eines Bestandes ist aufgrund der Zufallsverteilung der Primärattraktivität richtungsunabhängig. Die zufällige Auswahl der Primärattraktivität aus einem Wertebereich (z.B. 0-3) bedingt nicht zwangsläufig eine Gleichverteilung (25%) innerhalb jedes Simulationslaufes eines Szenarios. Eine annähernde Gleichverteilung von Anzahl und räumlicher Anordnung der unterschiedlich attraktiven Wirtsbäume ergibt sich aus einer ausreichend großen Zahl von Wiederholungen ein und desselben Szenarios.

Die Auswertung der Modellergebnisse lässt sich in 2 methodische Ebenen untergliedern: (1) die globale (3.3.1) und (2) die individuenbasierte Auswertung (3.3.2).

Die globale Auswertung entspricht einer OAT-Sensitivitätsanalyse, denn hier wird der Einfluss jedes einzelnen Parameters auf die Simulationsergebnisse separat analysiert. Ausgewertet wurde der Einfluss auf folgende 3 Zielgrößen, die das Ausbreitungs- und Befallsmuster hinreichend gut charakterisieren:

1. der Anteil erfolgreicher Käfer (=Sucherfolg, in Prozent von allen ausfliegenden Käfern),
2. die Anzahl befallener Bäume,
3. die maximale Ausbreitungsdistanz des Befalls (in Metern zur Quelle).

Für jeden der getesteten 27 Parameterwerte (Tab. 2.2) wurden 30 Simulationsläufe, d.h. insgesamt 810 Simulationen, durchgeführt. Die Ergebnisse geben lediglich Auskunft zu den entstandenen Ausbreitungsmustern als Ganzes, nicht jedoch zu einzelnen Individuen. Als einheitliche Umgebung für alle Simulationen, in denen käferspezifische Parameter getestet wurden, diente ein resistenter Bestand (A). Um den Einfluss verschiedenartiger Bestände (A, B-0.5, B-1, B-2, B-4, C) auf die Ausbreitungsmuster zu untersuchen, wurden

die Standardwerte für die Käferparameter festgesetzt (=weitere 150 Simulationen). Eine Übersicht zu den getesteten käferrelevanten Parametern gibt die Tabelle 2.2.

Eine individuenbasierte Auswertung zeigt die individuelle Reaktion der Käfer und Wirtsbäume in Bezug zu Raum und Zeit sowie ihren individuellen Merkmalen. Hierfür wurden 3 verschiedenartige Bestandesszenarien detailliert ausgewertet: A, B-1 und C. Für jedes dieser 3 Szenarien wurden jeweils 30 Simulationen mit den parametrisierten Standardwerten für die Käfer (siehe Tab. 2.2) durchgeführt. Für die Auswertung lagen danach sämtliche Daten auf Individuenebene, d.h. sowohl für die insgesamt 9 Mio. Käfer als auch die über 20 Mio. Bäume, vor.

Parameter	Analysierter Wertebereich	Referenz / Variation
Wahrnehmungsradius <i>searchdist</i>	0 - 5 - 10 - 15 - 25 - 50 m	Direkte Messung schwierig, z.B. abhängig von chemischer Substanz und Konzentration sowie Umweltfaktoren wie Bestandesstruktur, Temperatur und Windverhältnissen (Fares et al., 1980). Indirekte Hinweise geben Schlyter (1992), Byers (1999) sowie Franklin und Grégoire (2001).
Bewegungsrichtung <i>moveangle</i>	0 - 22.5 - 45 - 90°	Direkte Messung schwierig, Byers (1999, 2000) verwendet 0-90°.
Energielevel (Erwartungswert μ der Verteilung) <i>energy</i>	6 - 8 - 10 - 12	Anpassung Die Variation im Energielevel simuliert die unterschiedliche Fitness einer Population, z.B. aufgrund unterschiedlicher Bruts substratqualität oder Befallsdichte (Botterweg, 1983; Anderbrant et al., 1985).
Effizienz (Erwartungswert $1/\lambda$ der Verteilung) <i>efficiency</i>	5 - 10 - 20 - 30	Anpassung nach Dworschak (2013)

Anzahl gleichzeitig startender Käfer <i>startnumber</i>	1.000 - 5.000 - 10.000 - 50.000	Anpassung Die Variation simuliert einen unterschiedlichen Grad an Synchronität der Käferentwicklung, unterschiedliche Überwinterungsorte bzw. witterungsbedingte Ausflugsverzögerungen.
Gesamtanzahl startender Käfer <i>maxnumber</i>	20.000 - 50.000 - 100.000 - 200.000	Die Variation der Gesamtanzahl der Käfer simuliert unterschiedlich große Befallsnester. 20.000 Käfer entsprechen ca. einem befallenen Baum (Komonen et al., 2011); 100.000 simuliert eine kleine Baumgruppe.
Flugwellenabstand (Zeitschritte zwischen den Flugwellen) <i>lag</i>	0 - 5 - 10 - 15 - 20 - 25 - 50	Anpassung Die Variation des Flugwellenabstandes verhält sich analog zu <i>startnumber</i> , d.h., sie simuliert einen unterschiedlichen Grad an Synchronität der Käferentwicklung, unterschiedliche Überwinterungsorte bzw. witterungsbedingte Ausflugsverzögerungen. Der Standardwert wurde so gewählt, dass er nicht $> \textit{timestay}$ ist, d.h., wartende Käfer werden von der nachfolgenden Flugwelle erreicht.

Tabelle 2.2: Käferspezifische Parameter für die Sensitivitätsanalyse (fett = Standardwert)

Kapitel 3

Ergebnisse

3.1 Befallsdynamik im Zeitraum 1988 – 2011

Die jährlich identifizierten Befallsflächen quantifizieren die oszillierende Befallsdynamik im Zeitraum 1988 – 2011, unterschieden nach belassenem und ausgeräumtem Anteil. In Abb. 3.1 a sind die Flächen dargestellt, die in den Luftbildern der jeweiligen Jahre als Neubefall im Vergleich zum Vorjahresluftbild erscheinen. Hierbei bleiben die unterschiedlichen Intervalle zwischen den Befliegungen (zum Vergleich: 1989 – 1990: 8 Monate; 1993 – 1994, 1998 – 1999: jeweils 15 Monate) im Sinne eines Auf- bzw. Abschlags bezogen auf 12 Monate zunächst unberücksichtigt. Bis zum Jahr 2000 entsprechen die Werte den Ergebnissen der alten Erkennungsmethode und werden durch die stärkere Generalisierung der Befallsflächen etwas überschätzt, ab 2001 den Ergebnissen der nun durchgeführten exakteren, stereoskopischen Identifizierung. Aufgrund einer im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Flächenoptimierung (Ausschluss von Überlagerungen der Perioden <1989 – 2000 bzw. 2001 – 2011) entsteht eine Differenz von etwa 440 ha für den gesamten Zeitraum. Der Gesamtbefall im Altpark beträgt demnach zwischen 5.800 ha (Minimalwert bei Berücksichtigung des durch die neue Methode ermittelten Befallsstandes bis 2000) und 6.000 ha (Maximalwert bei Berücksichtigung der alten Methode bis 2000). Dies entspricht ca. 25.000 jährlichen Neubefallsflächen im untersuchten Zeitraum. Etwa 700 ha davon wurden im Zuge der Managementmaßnahmen in der Randzone ausgeräumt. Deutlich erkennbar sind zwei Phasen der Massenvermehrung (=epidemisch ¹: 1996 – 2000; 2005 – 2009), die sich mit Phasen mit geringer Befallsdichte (=endemisch: 1989 – 1995; 2001 – 2004, ab 2010) abwechseln. Die räumliche Verteilung der Befallsflächen sowie der befallsfähigen Flächen in diesen Phasen zeigt Abb. 3.2. In **Artikel 1** wurde zudem, basierend auf dem erkannten Befall, der Einfluss unterschiedlicher Populationsphasen auf die Größe und Form der einzelnen Befallsflächen sowie auf die Ausbreitungsdistanzen untersucht.

¹Für die Definition von epidemischen Phasen im Gegensatz zu endemischen Phasen (=Latenzphasen) gibt es in der Literatur keine einheitlichen Angaben. Hier wird ein Schwellenwert von 200 ha Befallsfläche / Jahr im UG angesetzt.

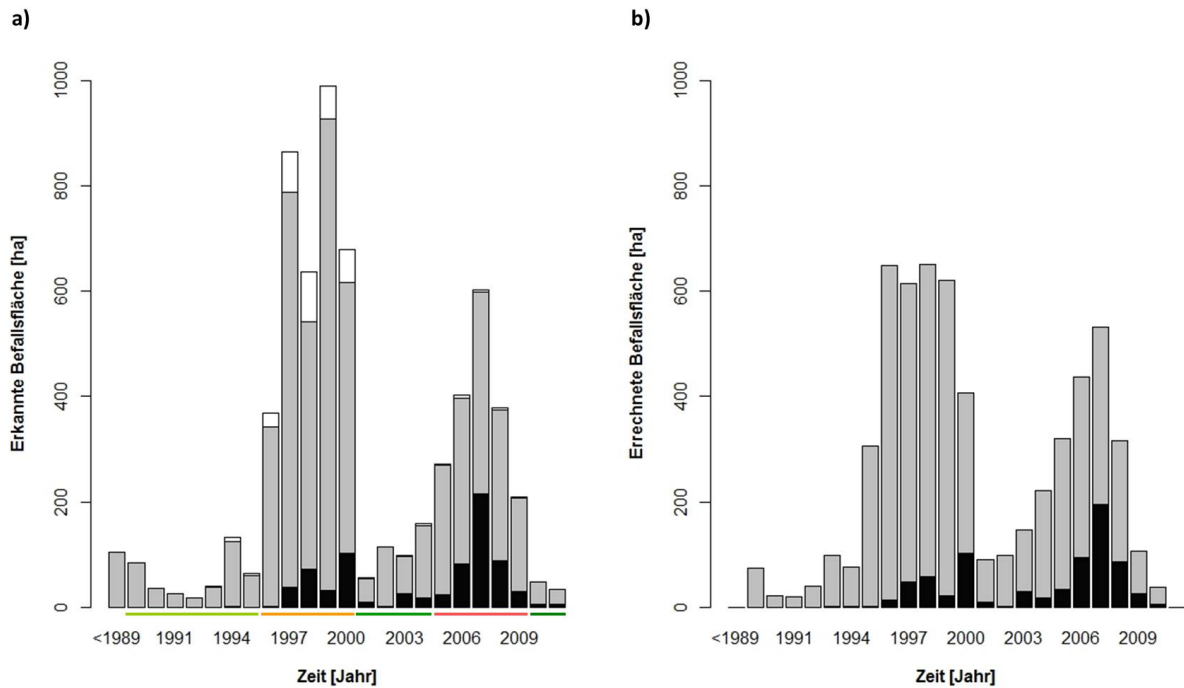


Abbildung 3.1: Jährlich erkannter Neubefall (a) und errechneter Neubefall (b); differenziert nach belassenen (grau) und ausgeräumten Befallsflächen (schwarz). Die weißen Säulen im linken Bild zeigen den erkannten Befall vor der durchgeführten Flächenoptimierung, d.h. die Originaldaten; farbig markiert sind die unterschiedlichen Populationsphasen (a). Aufgrund der fehlenden Berechnungsgrundlage gibt es keine errechneten Werte für <1989 bzw. 2011 (b).

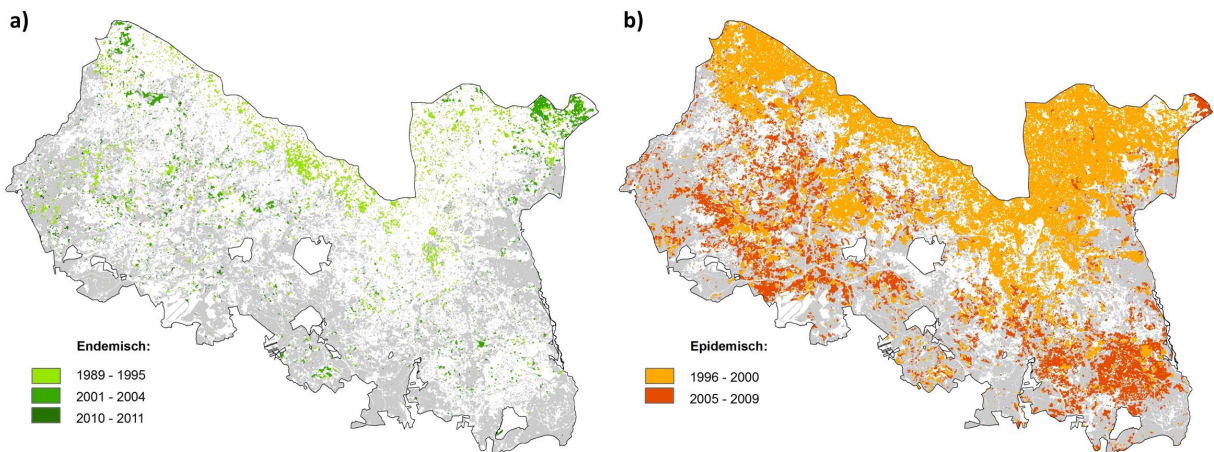


Abbildung 3.2: Räumliche Verteilung des Neubefalls (farbig, analog zu Abb. 3.1 a) in endemischen (a) und epidemischen Jahren (b); die verbliebene befallsfähige Fläche ist grau dargestellt.

Es wurde gezeigt, dass sich Größe und Form von Befallsflächen in endemischen und epidemischen Phasen nicht unterscheiden, die Ausbreitungsdistanz (3.2.1) sich in epidemischen Phasen jedoch verkürzt. Eine Korrektur des erkannten Befalls unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Befliegungsintervalle (errechneter

Befall nach Gleichung 2.1) führt zu einer Glättung der periodischen Dynamik (Abb. 3.1 b).

Aus den Ergebnissen der Rasterbild-Klassifikation (generalisiert auf Raster 10 x 10 m²) ergeben sich für jedes Jahr quantitative Angaben zur potenziell befallsfähigen Fläche im UG ². Diese Fläche hat sich aufgrund des Borkenkäferbefalls von ursprünglich ca. 10.500 ha (vor 1989) auf aktuell ca. 4.500 ha (2011) mehr als halbiert. Dies entspricht einem Anteil befallsfähiger Fläche am gesamten UG von 79% bzw. 34%, während sich der Anteil der Befallsfläche im selben Zeitraum von 1% auf 46% erhöhte (Abb. 3.3). Weitere 2.669 ha (etwa 20% des UG) wurden als nicht befallsfähig identifiziert. Sie umfassen z.B. Nicht-Fichtenbestände (i.d.R. Buche), Jungwuchs, Infrastruktur, Gewässer und sonstige Freiflächen.

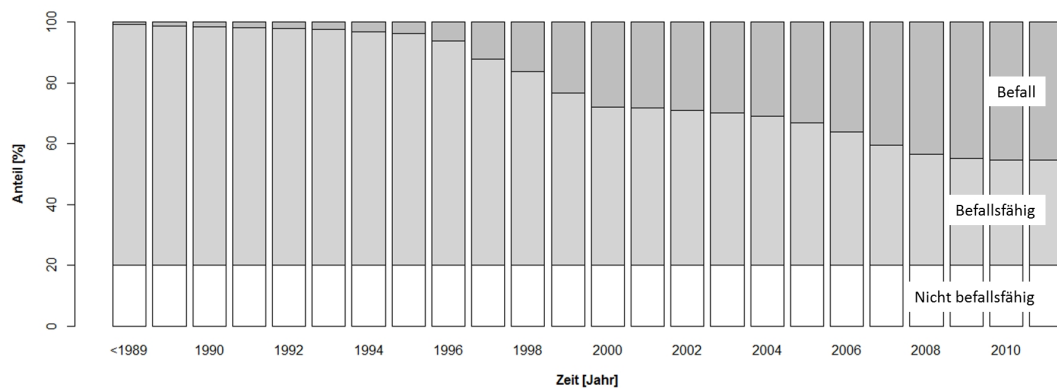


Abbildung 3.3: Anteile der Befallsflächen (=belassen + ausgeräumt) sowie befallsfähiger und nicht befallsfähiger Flächen am gesamten UG

3.2 Quantifizierung von Ausbreitungsmustern in Abhängigkeit verschiedener Befallsfaktoren

3.2.1 Ausbreitungsdistanz

Die Ergebnisse hierzu wurden in den **Artikeln 1** und **2** veröffentlicht und werden an dieser Stelle zusammengefasst. Die Ergebnisse der GIS-basierten Distanzzonenmethode (**Artikel 1**) berücksichtigen 20 Zeitschritte (1990 – 2009). Man kann sie hinsichtlich dem Befallsgradienten sowie der distanzabhängigen Befallswahrscheinlichkeiten beleuchten. Demnach entstehen innerhalb der 100 m-Distanz 65% des Gesamtbefalls, innerhalb der 500 m-Distanz sind es bereits 95% des Gesamtbefalls. Der Befallsgradient wird durch eine abfallende Potenzfunktion am besten beschrieben, welche in epidemischen Populationsphasen etwas steiler abfällt als in endemischen Phasen (Abb. 3.4 a). Die Befallswahrscheinlichkeit ist ebenfalls abhängig von der Distanz zur

²Für die Jahre <2000 ergeben sich aufgrund der unterschiedlichen Datenaufnahmen grobe Schätzungen.

Quelle (Abb. 3.4 b). Sie unterscheidet sich zudem in kurzen Distanzen <100 m signifikant zwischen beiden Populationsphasen (Mann-Whitney U-Test: $p < 0,05$, $n_{epi} = 10$, $n_{end} = 10$). In epidemischen Jahren werden hier Werte bis zu 30% (im Gegensatz zu maximal 10% in endemischen Jahren) erreicht. Für beide Phasen sinkt die Befallswahrscheinlichkeit für Distanzen >100 m zumeist unter 5%. Es gibt keine Unterschiede zwischen epidemischen und endemischen Populationsphasen (jeweils Mann-Whitney U-Test: $p > 0,5$, $n_{epi} = 10$, $n_{end} = 10$).

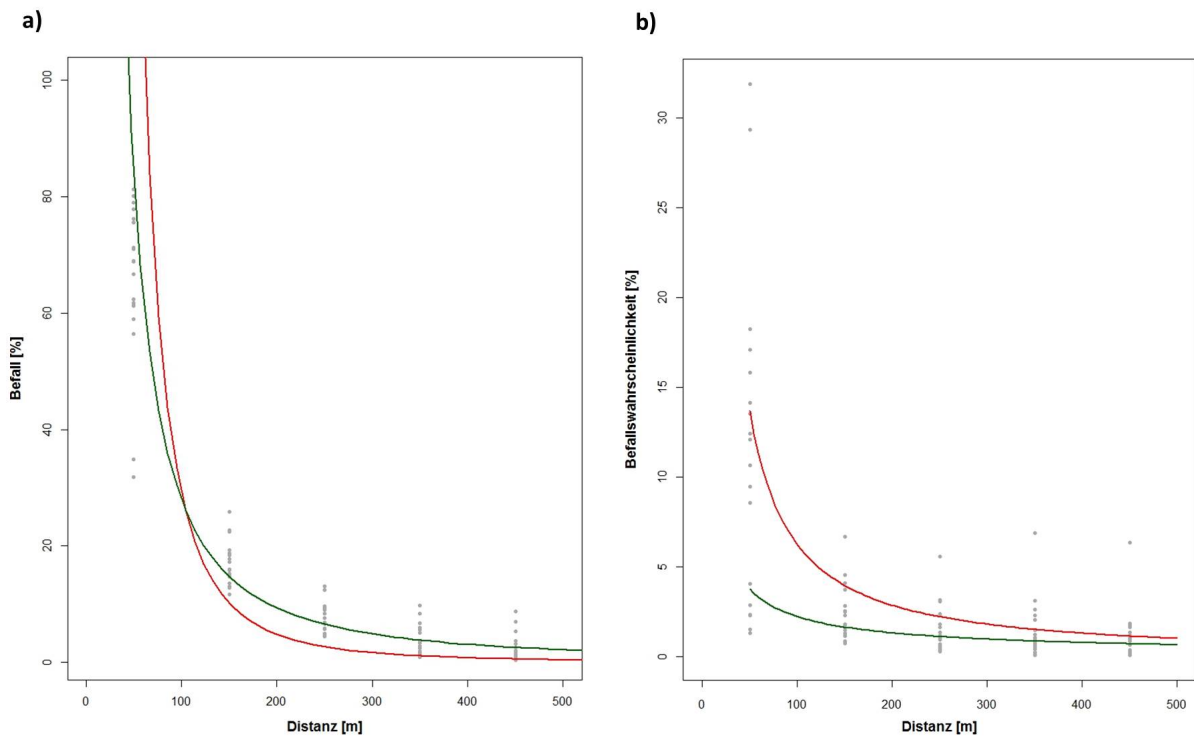


Abbildung 3.4: a) Ausbreitungsdistanzen der Jahre 1990 – 2009 (graue Punkte) sowie die jeweils potenziell abfallende Regressionen $f(x) = ax^{-b}$ für epidemische (rot: $a = 4.365.311$, $b = 2,59$, $R^2 = 0,94$) und endemische Jahre (grün: $a = 41.077$, $b = 1,58$, $R^2 = 0,95$). b) Die entsprechenden Befallswahrscheinlichkeiten mit potenziellen Regressionen (rot: $a = 1.127$, $b = 1,13$, $R^2 = 0,90$ bzw. grün: $a = 71$, $b = 0,75$, $R^2 = 0,96$).

Artikel 2 quantifiziert die Ausbreitungsdistanz mittels Bildanalyse-Verfahren, wobei hier der Schwerpunkt auf dem Vergleich zweier methodischer Ansätze (Kreuzkorrelation und Distanzmethode) gelegt wurde. Es wurden die Jahre 2001 – 2009 analysiert, ohne explizite Berücksichtigung der Populationsphasen. Die Ergebnisse der Distanzmethode sind denen der GIS-basierten Distanzzonenmethode sehr ähnlich. Es ergeben sich distanz- und populationsdichteabhängige Befallswahrscheinlichkeiten, die durch abfallende Potenzfunktionen am besten beschrieben werden können. Die Ergebnisse der Kreuzkorrelation liefern ähnliche, potenziell abfallende Kurven für Distanzen >10 m, obwohl diese Methode ohne die NN-Annahme auskommt (vgl. **Artikel 2**).

3.2.2 Ausbreitungsrichtung

Im Zeitraum 2002 – 2009 breiteten sich 3.404 Befallsflächen direkt aus. Dies entspricht $35,66 \pm 11,75\%$ (jährlicher Mittelwert \pm Standardabweichung) der im Vorjahr entstandenen Befallsflächen. Auf Basis der Richtungsvektoren der potenziellen Befallsfläche (für alle Richtungen und Jahre: $n = 155.963$) und des Befalls ($n = 71.823$) ergaben sich richtungsspezifische Befallswahrscheinlichkeiten. Die Ergebnisse der GIS-basierten Analyse zeigen demnach signifikante Unterschiede in der Ausbreitungsrichtung, wenn sich eine Befallsfläche im Folgejahr vergrößert (Friedman ANOVA: $p < 0,05$; Abb. 3.5). Es gibt eine signifikante Befallspräferenz für west- und südwestorientierte Ränder (d.h. Ausbreitung der Befallsflächen nach Osten / Nordosten), hingegen eine deutliche Meidung von nordorientierten Rändern (Ausbreitung nach Süden).

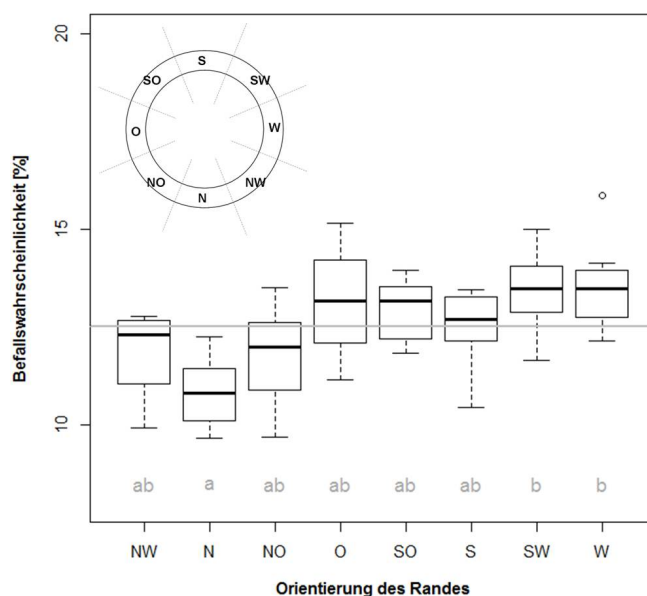


Abbildung 3.5: Relative Befallswahrscheinlichkeit bezüglich der 8 Richtungssektoren für den Zeitraum 2002 – 2009: Unterschiedliche Buchstaben weisen auf signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) hin. Die horizontale graue Linie zeigt die theoretische Gleichverteilung (12,5%) an. Die Übersicht links oben schematisiert die Aufteilung des Randes in Richtungssektoren.

3.2.3 Bestandesränder

Die Ergebnisse hierzu sind im **Artikel 3** veröffentlicht. Sie zeigen signifikante Unterschiede zwischen den vier untersuchten Gruppen, d.h. Rändern von belassenen Befallsflächen (1), Rändern von ausgeräumten Befallsflächen (2), natürlichen Waldrändern (3) und dem Bestandesinneren (4), für Distanzen >50 m (Friedman ANOVA: $p < 0,05$) in folgender Hierarchie: $P(2) > P(1) > P(4) > P(3)$. Betrachtet man den zeitlichen

Aspekt, zeigen insbesondere die nur 2 Jahre alten Ränder (1) und (2) eine erhöhte Befallswahrscheinlichkeit im Vergleich zu den Folgejahren (Abb. 3.6).

Die richtungsspezifische Analyse ausgeräumter Ränder (2) ergibt eine signifikante Präferenz für südorientierte, 2 Jahre alte Ränder gegenüber vergleichbaren nordorientierten Rändern (Friedman ANOVA: $p < 0,05$; Abb. 3.7 a), währenddessen die Folgejahre ($x+3$ bis $x+5$) eine Gleichverteilung der Befallswahrscheinlichkeit in den Richtungen vorweisen ($p > 0,1$). Belassene Ränder (1) zeigen in sämtlichen Folgejahren $x+2$ (Abb. 3.7 b) bis $x+5$ eine Gleichverteilung der Befallswahrscheinlichkeit ($p > 0,1$), mit einer Ausnahme im 4. Jahr ($p = 0,04$).

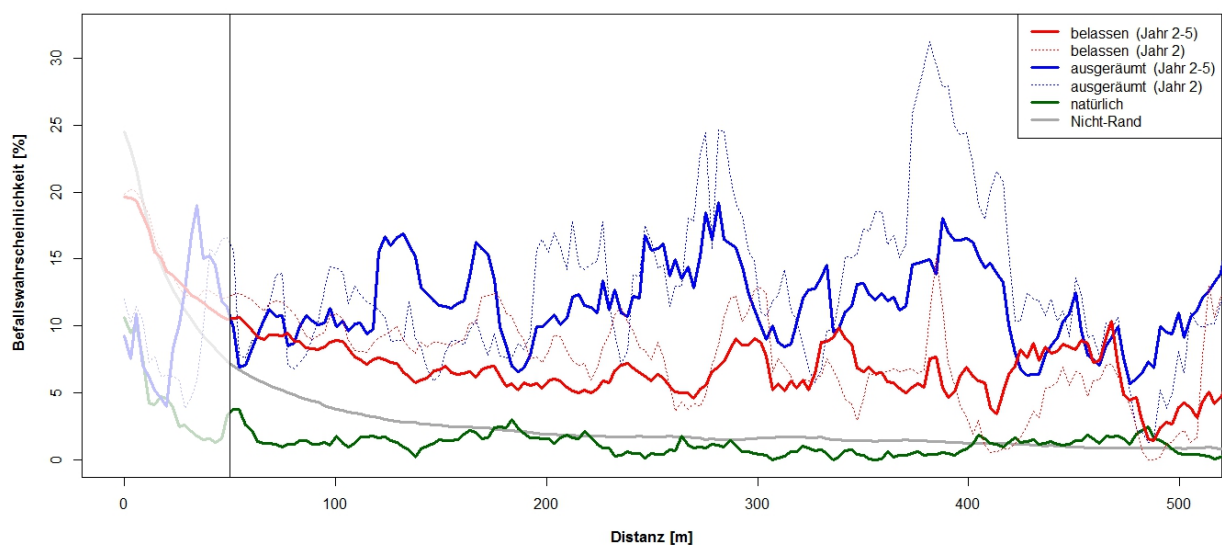


Abbildung 3.6: Befallswahrscheinlichkeit für verschiedene Bestandesränder in Abhängigkeit zur Quelldistanz: Werte für Distanzen < 50 m sind leicht transparent dargestellt. In diesem Bereich gibt es keine erhöhte Befallsdisposition der Ränder.

3.2.4 Bestandesmischung

Die Ergebnisse aus beiden GIS-basierten Ansätzen lassen einen deutlichen Einfluss des Mischungsverhältnisses im Bestand auf dessen Befallswahrscheinlichkeit erkennen. Sie zeigen einerseits, dass in der Nähe zu Nicht-Fichten (0-50 m-Zone) die Befallswahrscheinlichkeit im untersuchten Zeitraum 2001 – 2009 am geringsten ist (31%) und mit zunehmender Entfernung zu Nicht-Fichtenflächen kontinuierlich ansteigt ($> 50-100$ m: 44%; $> 100-150$ m: 49%; > 150 m: 56%). Die Rasterfeldmethode zeigt andererseits, dass ein höherer Fichtenanteil ebenfalls die Befallswahrscheinlichkeit erhöht. Signifikant höher ist die Befallswahrscheinlichkeit in Fichten-dominierten Beständen ($> 80\%$) im Vergleich zu einem Fichtenanteil $< 60\%$ (Schaich-Hamerle: $p < 0,05$; $n = 730$; Abb. 3.8).

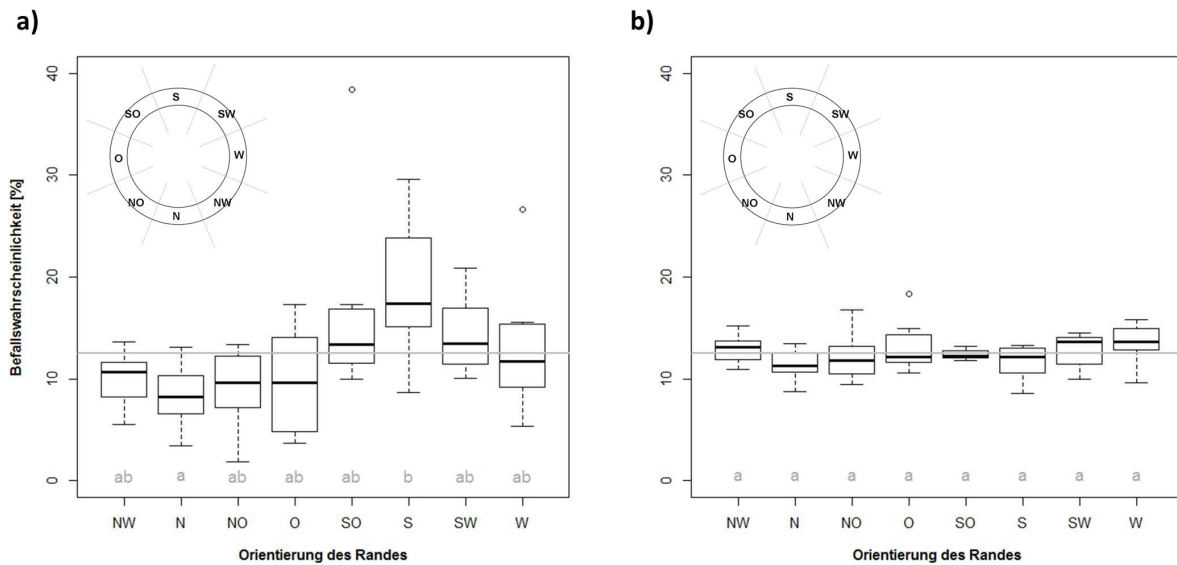


Abbildung 3.7: Relative Befallswahrscheinlichkeit an Befallsflächenrändern im 2. Jahr: Ausgeräumt (a) und stehend belassen (b). Unterschiedliche Buchstaben weisen auf signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) hin. Die horizontale graue Linie zeigt die theoretische Gleichverteilung (12,5%) an. Die Übersicht links oben schematisiert die Aufteilung des Randes in Richtungssektoren.

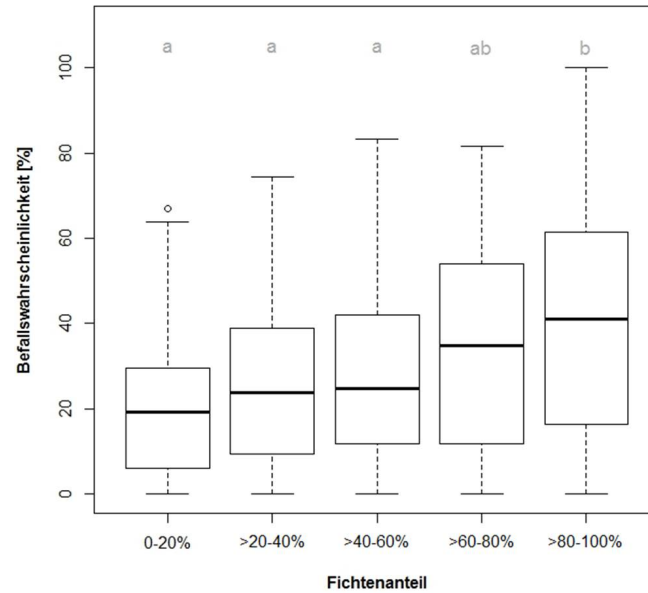


Abbildung 3.8: Befallswahrscheinlichkeit im gesamten Zeitraum 2001 – 2009 bezüglich der Anteilsklassen: Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Klassen ($p < 0,05$; $<20\%$: $n = 30$, $>20-40\%$: $n = 82$, $>40-60\%$: $n = 114$, $>60-80\%$: $n = 135$, $>80\%$: $n = 369$).

3.3 Individuenbasierte Modellierung räumlich-zeitlicher Ausbreitungsmuster

3.3.1 Globale Analyse:

Einfluss von käfer- und bestandesspezifischen Parametern auf Kenngrößen der Ausbreitungsmuster

Im Folgenden wird der Einfluss der einzelnen käferspezifischen Parameter (Tab. 2.2) sowie der verschiedenen Bestandesstrukturen A, B-1 und C (Abb. 2.10) auf die 3 die Ausbreitungsmuster charakterisierenden Zielgrößen analysiert. Parameter mit ähnlichen Effekten auf die Ausbreitungsmuster sind zu einem Unterpunkt zusammengefasst. Die globale Analyse entspricht demnach einer OAT-Sensitivitätsanalyse, bei der stets nur ein Parameter variiert wird, während sämtliche andere Parameter ihren Standardwert beibehalten. Die Standardwerte der Parameter sind hier nochmal aufgelistet:

Wahrnehmungsradius: 15 m

Bewegungsrichtung (+/-): 45°

Energielevel (Erwartungswert): 10

Energieeffizienz (Erwartungswert): 20

Gesamtanzahl Käfer: 100.000

Startanzahl pro Flugwelle: 10.000

Flugwellenabstand: 10 Zeitschritte

3.3.1.1 Wahrnehmungsradius

Insgesamt zeigen die Ergebnisse, dass sich ein erhöhter Wahrnehmungsradius der Käfer positiv auf deren Sucherfolg auswirkt. Es gibt jedoch keinen linearen Zusammenhang. Ob der Käfer nur den aktuellen Baum (Wahrnehmungsradius = 0 m) oder zusätzlich noch seine direkten Nachbarbäume (5 m) wahrnimmt, ist für das untersuchte Szenario irrelevant. Es kommt in keinem der beiden Fälle zu einem Befall. Im Bereich von 10 m bis 25 m ist das Modell für den Sucherfolg sehr sensitiv. Für Werte >25 m steigt der Sucherfolg dann nur noch geringfügig weiter an (Abb. 3.9 a). Dieses Muster erkennt man in ähnlicher Weise bei der Anzahl befallener Bäume (Abb. 3.9 b) sowie der Befallsdistanz (Abb. 3.9 c). Sehr geringe Werte (0-5 m) sowie extrem hohe Werte, z.B. 50 m, sind jedoch unrealistisch (vgl. Tab. 2.2) und wurden hier lediglich für ein besseres Systemverständnis hinzugenommen.

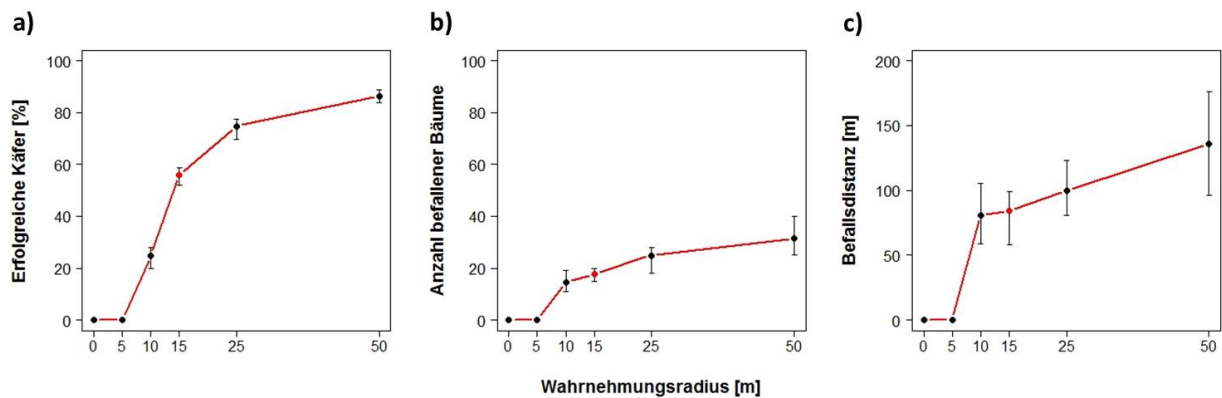


Abbildung 3.9: Einfluss unterschiedlicher Wahrnehmungsradien auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster; dargestellt sind Mittel- und Extremwerte (min, max) der 30 Simulationen; Standardwert = rot

3.3.1.2 Bewegungsrichtung

Die Bewegungsrichtung korreliert positiv, annähernd linear mit dem Sucherfolg (Abb. 3.10 a). Es ist demnach zusätzlich zum Wahrnehmungsradius entscheidend, in welche Richtungen sich der Käfer während der Dispersion orientiert, um dort Attraktivität wahrnehmen zu können. Ebenso steigt mit zunehmender Bewegungsrichtung die Anzahl befallener Bäume, aber in einem geringeren Maß als die Anzahl der erfolgreichen Käfer (Abb. 3.10 b). Die Befallsdistanz sinkt tendenziell, da sich ein Käfer mit erweitertem Richtungssektor weniger gerichtet von der Quelle entfernt, sondern die Suche vielmehr im Umfeld der Quelle stattfindet (Abb. 3.10 c). Dies führt zu einer Konzentration der Käfer, zu höheren Angriffsdichten und letztlich zu einem stark erhöhten Sucherfolg. Ein Wert von 45° ist hier am realistischsten zu bewerten (vgl. Tab. 2.2), der Wert 0° bedeutet einen geradlinigen Flug ohne Richtungsänderung und ist lediglich von theoretischer Bedeutung.

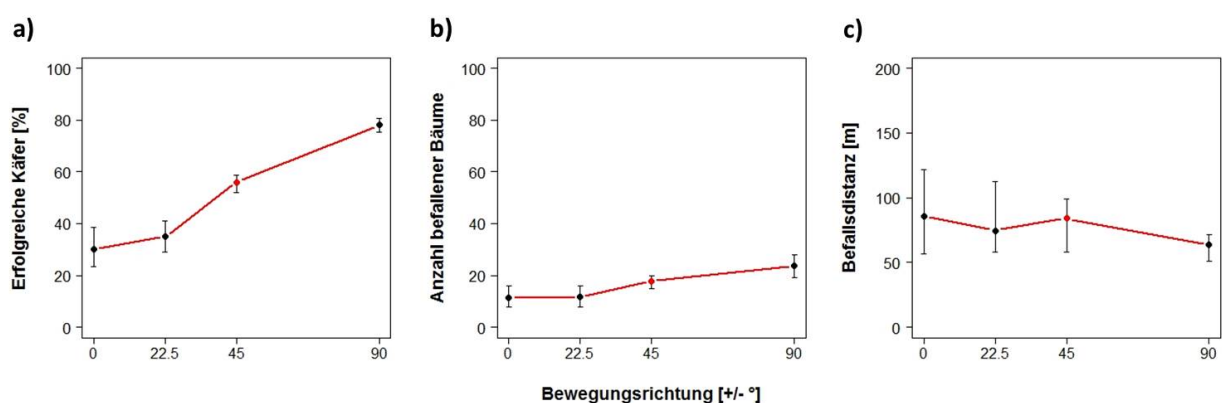


Abbildung 3.10: Einfluss unterschiedlicher Bewegungsrichtungen auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster; dargestellt sind Mittel- und Extremwerte (min, max) der 30 Simulationen; Standardwert = rot

3.3.1.3 Energielevel und -effizienz

Beide Parameter, die Ausstattung mit Energiereserven als auch die Effizienz im Verbrauch, zeigen im Vergleich ähnliche Korrelationen. Je besser energetisch ausgestattet die einzelnen Individuen einer Population und je effizienter sie im Energieverbrauch sind, desto weiter entfernt kann Befall stattfinden (Abb. 3.11 c und f), desto geringer jedoch auch der Sucherfolg (Abb. 3.11 a und d) bzw. die Befallsanzahl (Abb. 3.11 b und e). Beide Parameter sind abstrakt definiert und geben den Erwartungswert der Verteilungen an. Extrem niedrige (z.B. Energielevel bzw. Effizienz <5) und extrem hohe Werte (Energielevel >15, Effizienz >30) können dabei ausgeschlossen werden, da sie zu unrealistischen Flugleistungen führen. Während die Energieeffizienz als weitgehend unabhängig von den Entwicklungsbedingungen der Käfer im Brutbaum angenommen werden kann, hängt das Energielevel stark vom Brutsubstrat sowie der Brutdichte ab (vgl. Tab. 2.2).

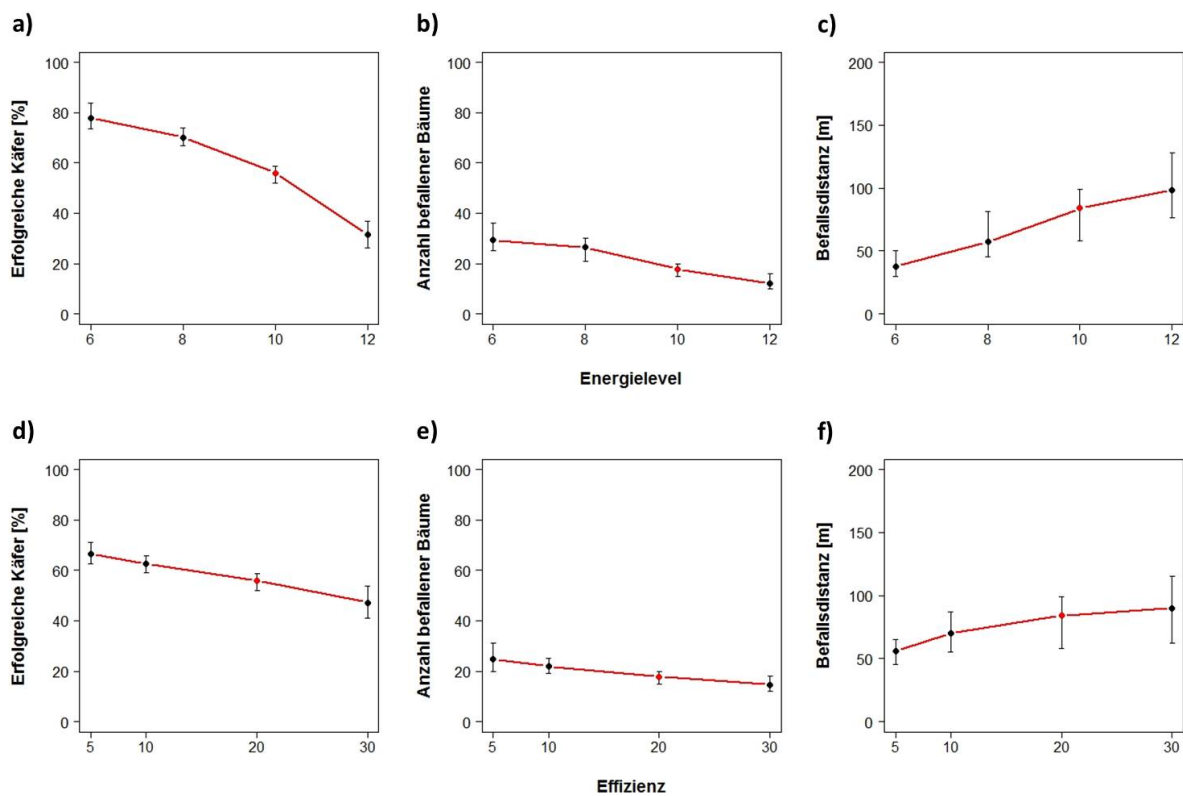


Abbildung 3.11: Einfluss unterschiedlicher Energielevel (a-c) und -effizienz (d-f) auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster; dargestellt sind Mittel- und Extremwerte (min, max) der 30 Simulationen; Standardwert = rot

3.3.1.4 Käferanzahl

Sowohl die Gesamtanzahl der Käfer als auch die Größe der einzelnen Ausflugswellen beeinflussen die räumliche Synchronität der Käfer, die für das Auftreten von Befall entscheidend ist. Die Gesamtanzahl bestimmt sich

durch die Größe der Quelle. Hier wurden 4 verschiedene Szenarien untersucht, die von einem einzelnen Brutbaum (ca. 20.000 Käfer) bis hin zu einem mittleren Befallsnest, bestehend aus ca. 10 Bäumen, reichen. Fest steht zunächst: je größer die Quelle, desto mehr Befall (Abb. 3.12 b), auch in größerer Entfernung (Abb. 3.12 c). Erst ab ≥ 2 Brutbäumen werden befallsfördernde Käferdichten erreicht. Ein einzelner Brutbaum verursacht im untersuchten resistenten Bestand A kaum Befall. Der Sucherfolg innerhalb der Population kulminiert danach rasch bei ca. 60%, d.h., er unterscheidet sich kaum im Vergleich von kleineren und größeren Befallsnestern (Abb. 3.12 a). Analog zur Gesamtanzahl verhält sich die Startanzahl, d.h. die Anzahl ausfliegender Käfer innerhalb einer Flugwelle. Auch hier muss eine Mindestanzahl an Käfern vorhanden sein, um zu Befall zu führen. In dem untersuchten Bestand liegt dieser Schwellenwert bei ca. 2.500 Käfern pro Flugwelle. Ein extrem verdichteter Ausflug (z.B. während einer Schönwetterphase) führt durch den synchronen Angriff in erster Linie zu einem Anstieg der Befallszahlen (Abb. 3.12 e), spiegelt sich aber kaum in einem erhöhten Sucherfolg wider (Abb. 3.12 d). Dies liegt daran, dass hier das sukzessive Auffinden bereits befallener Bäume verhindert wird und vollständig besetzte Bäume deshalb weniger zu finden sind. Die Rolle der wegbereitenden Pionierkäfer ist in diesem Fall etwas unterrepräsentiert.

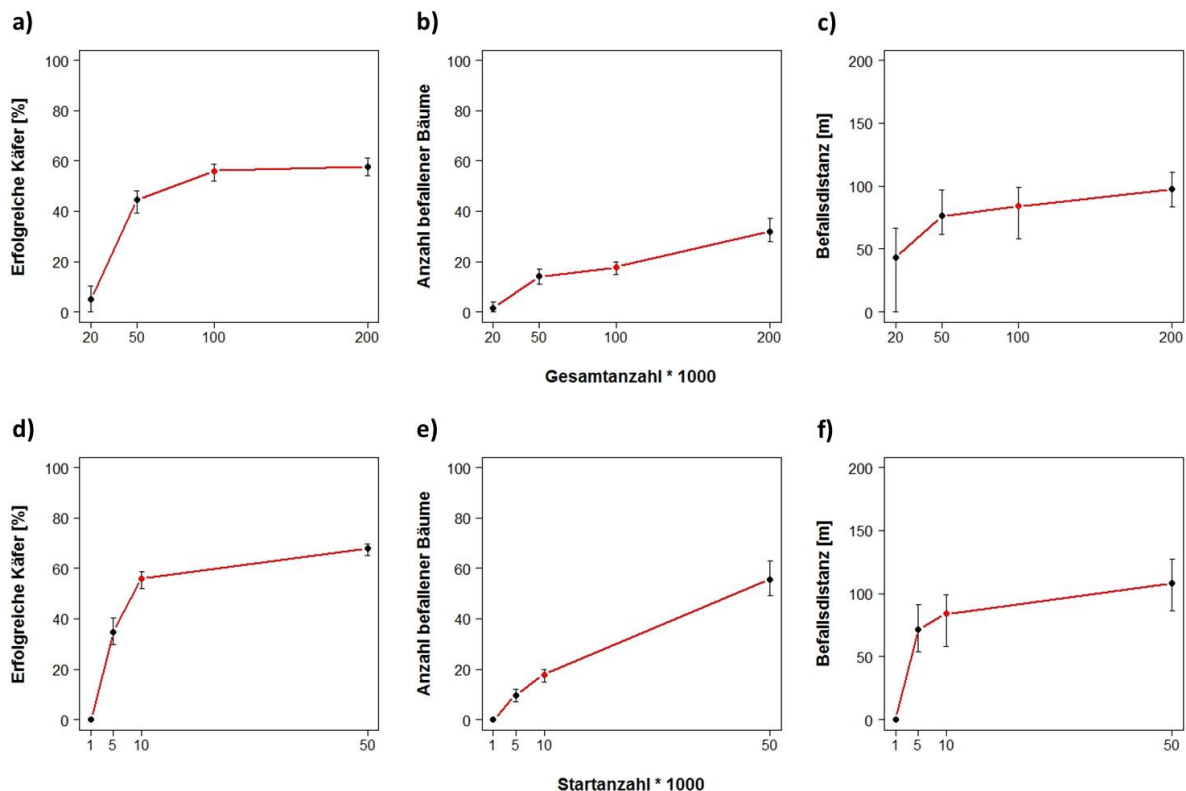


Abbildung 3.12: Einfluss unterschiedlicher Gesamt- (a-c) und Startanzahlen (d-f) auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster; dargestellt sind Mittel- und Extremwerte (min, max) der 30 Simulationen; Standardwert = rot. Die Anzahl der Flugwellen steigt dementsprechend proportional mit steigender Gesamtanzahl (bei konstanter Startanzahl) bzw. sinkt mit steigender Startanzahl (bei konstanter Gesamtanzahl).

3.3.1.5 Flugwellenabstand

Der Flugwellenabstand misst den Zeitraum zwischen den einzelnen Flugwellen und bleibt innerhalb eines Szenarios konstant. Bei einer Wartezeit von 10 Zeitschritten, die die Pionierkäfer am Baum verweilen in der Hoffnung auf genügend hinzukommende Artgenossen, wirkt sich insbesondere ein Zeitraum >10 Zeitschritten nachteilig auf den Sucherfolg aus. Insgesamt erkennen wir eine negative Korrelation zwischen dem Flugwellenabstand und allen 3 Zielgrößen (Abb. 3.13 a-c). Bei extrem langen Abständen (>35 Zeitschritte) ist Befall überhaupt nicht möglich. Interessant ist die nicht streng monoton fallende Funktion des Sucherfolges (Abb. 3.13 a), die wiederum auf das Fehlen der Pionierkäfer bei gleichzeitigem Start aller Käfer (Flugwellenabstand = 0) zurückzuführen ist. Eine leichte Asynchronität, wie sie in der Realität aufgrund von Schwankungen in der Entwicklung der Käfer selbst sowie infolge wechselnder Ausflugbedingungen anzutreffen ist, begünstigt also die Wirtsbaumsuche in einem resistenten Bestand.

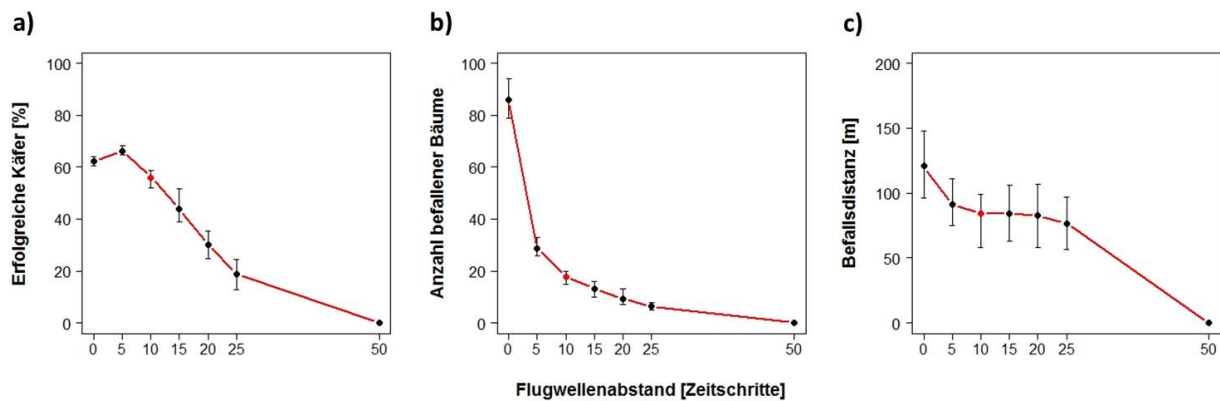


Abbildung 3.13: Einfluss unterschiedlicher Flugwellenabstände auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster; dargestellt sind Mittel- und Extremwerte (min, max) der 30 Simulationen; Standardwert = rot

3.3.1.6 Bestandesstruktur

Neben den käferspezifischen Parametern hat auch die Bestandesstruktur, also die Anzahl und räumliche Verteilung resistenter bzw. anfälliger Bäume im Bestand, einen großen Einfluss auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster (Abb. 3.14 a-c). Die Ergebnisse zeigen mit zunehmender Anfälligkeit des Bestandes generell eine Zunahme der erfolgreichen Käfer (Abb. 3.14 a) sowie des Befalls (Abb. 3.14 b). Die Befallsdistanz hingegen ist abhängig von der Position der anfälligen Bäume in Bezug zur Quelle (Abb. 3.14 c). Sind genügend anfällige Bäume in Quellnähe vorhanden, sinkt dementsprechend die Befallsdistanz (Bestand C). Bereits ein minimaler Anteil anfälliger Bäume (0,5% im Bestand B-0.5) sorgt für einen deutlichen Anstieg des Befallsrisikos im Vergleich zum resistenten Szenario ohne anfällige Bäume (Bestand A). Der Käfererfolg steigt um ca. 18%, die Anzahl der befallenen Bäume verdoppelt sich fast. Erhöht man den anfälligen Anteil

weiter (1%, 2%, 4%), erhöhen sich der Sucherfolg sowie der Befall ebenfalls leicht, konzentrieren sich aber zunehmend in Quellnähe. Je weiter man den Anteil der anfälligen Bäume erhöht, desto mehr nähert sich das Muster dem des anfälligen Bestandes C an.

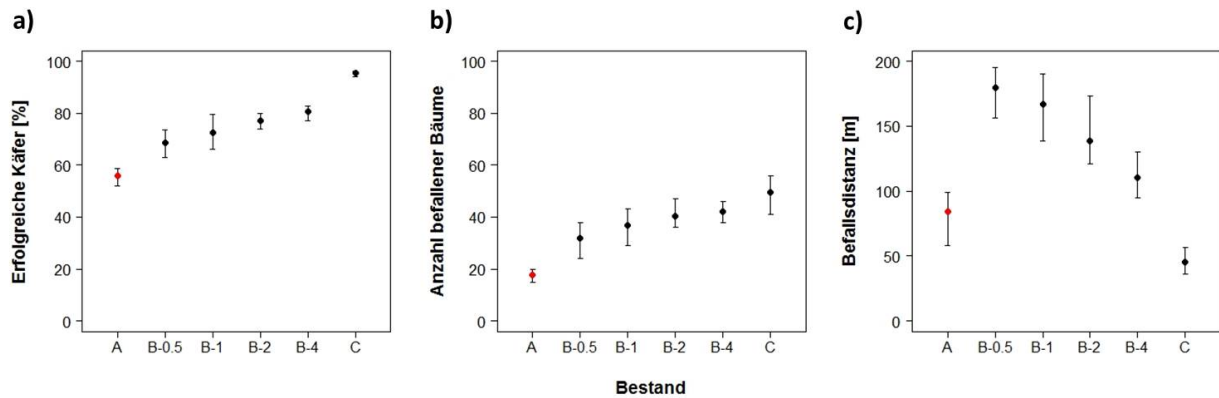


Abbildung 3.14: Einfluss unterschiedlicher Bestandesstrukturen auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster; dargestellt sind Mittel- und Extremwerte (min, max) der 30 Simulationen; Standardwert = rot

3.3.2 Individuenbasierte Analyse:

Einfluss von Raum, Zeit und individuellen Eigenschaften auf das Dispersions- und Befallsverhalten

Nachdem die globalen Effekte verschiedener Parameter auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster dargestellt wurden, steht im Folgenden das Individuum selbst im Mittelpunkt. Die Auswertung der individuellen Parameter erlaubt dabei sehr detaillierte Einblicke in die Mechanismen des Systems, beispielhaft dargestellt in 3 verschiedenartigen Beständen (A, B-1, C).

3.3.2.1 Dispersions- und Befallsgradient

Die ungestörte, radiale Ausbreitung der Käfer von einer Quelle in einem Bestand führt –wie erwartet– zu abnehmenden Käferdichten in zunehmender Distanz zur Quelle. Dieses Grundmuster ist im anfälligen Bestand C sehr deutlich (Abb. 3.15 c). Im Bestand A und B-1 erkennt man in unmittelbarer Quellnähe zunächst jedoch einen Anstieg der Käferdichte (Abb. 3.15 a und b), was durch die Kombination aus (zunächst noch) geringer Befallsbereitschaft der Käfer und relativer Resistenz der Bäume verursacht wird. Auch hier fallen ab einer Distanz von >20 m die Käferdichten wieder ab. Diese Käferausdünnung führt wiederum zu abnehmenden Überlebenswahrscheinlichkeiten der Käfer bzw. zu abnehmendem Befallsrisiko der Bäume in der Distanz (Abb. 3.15 d-f). Während der Großteil der Käferpopulation ($>80\%$ in allen 3 Beständen), welcher

im Umkreis der Quelle verbleibt, überlebt, ist die Ferndispersion für die Käfer ein riskantes Manöver. Ferndispersierer sind stets auf zusätzliche Quellen angewiesen, um gemeinsam mit den von dort ausschwärmenden Ferndispersierern die notwendigen Käferdichten für einen Befall zu erreichen. Anderenfalls bleiben sie erfolglos und sterben. Dispers im Bestand verteilte anfällige Bäume fördern die erfolgreiche Ausbreitung der Käfer in die Fläche am besten (Abb. 3.15 b und e).

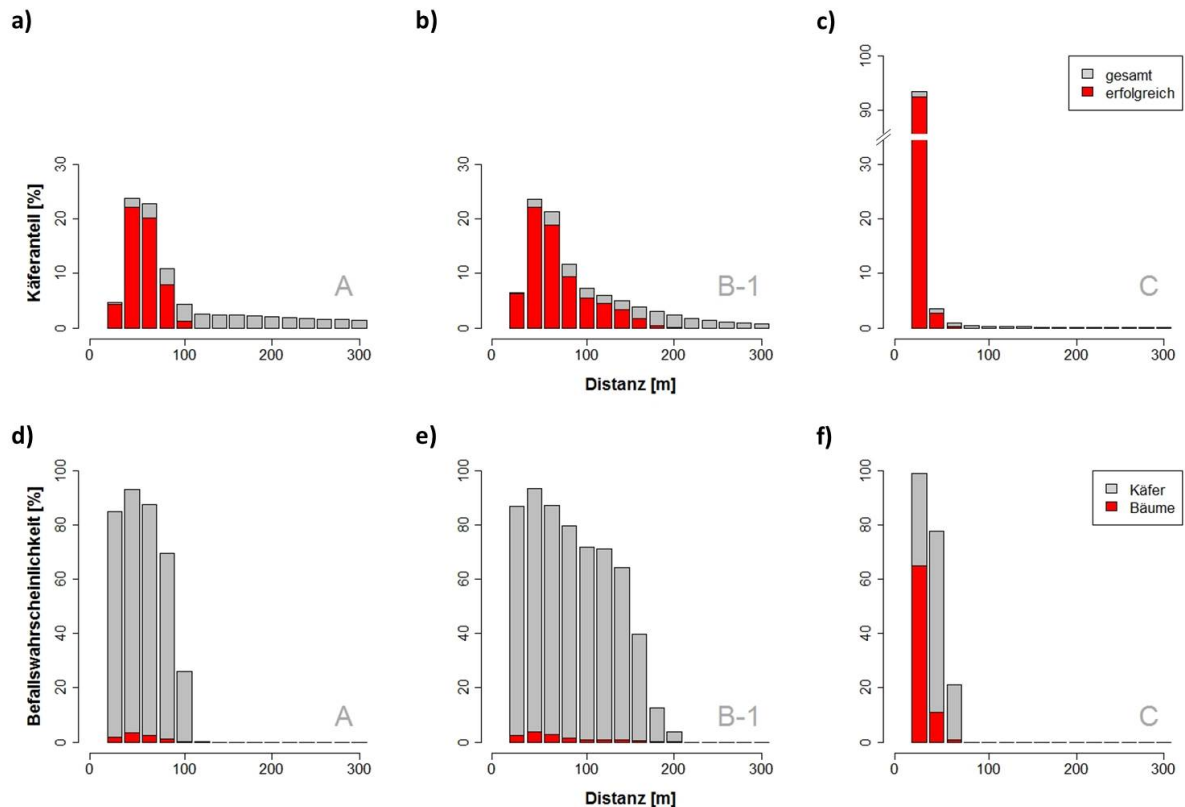


Abbildung 3.15: Die Ausbreitung aller bzw. nur der erfolgreichen Käfer (a-c), sowie die resultierende Befallswahrscheinlichkeit von Käfern und Bäumen (d-f), dargestellt in Distanzklassen á 20 m für Quelldistanzen ≤ 300 m

3.3.2.2 Primärattraktivität

Im resistenten Bestand A sind hohe Käferdichten, wie sie lediglich in relativer Quellnähe vorkommen, für einen Befall Voraussetzung. Hier gibt es keine Differenzierung, da nur die Klasse der weniger resistenten Bäume ($primattract = 3$) befallen wird. Für einen Befall von Bäumen mit Primärattraktivität 1 oder 2 ist die Käferdichte selbst in Quellnähe nicht ausreichend (Abb. 3.16 a). Einen deutlichen Einfluss der ursprünglichen Primärattraktivität der später befallenen Bäume auf deren Distanz erkennt man hingegen in den Beständen B-1 und C, d.h., je weiter entfernt ein Befall stattfindet, desto wahrscheinlicher ist es, dass es sich um einen relativ anfälligen Baum handelt (Abb. 3.16 b und c). In Quellnähe zeigen die Ergebnisse

keine Befallspräferenz bezüglich der Primärattraktivität. Im Bestand B-1 werden die anfälligen Einzelbäume ($primatract = 8$) innerhalb der maximalen Befallsdistanz nahezu komplett befallen. Das Befallsmuster im resistenten Grundbestand von B-1 ($primatract = 3$) unterscheidet sich jedoch kaum von jenem in A.

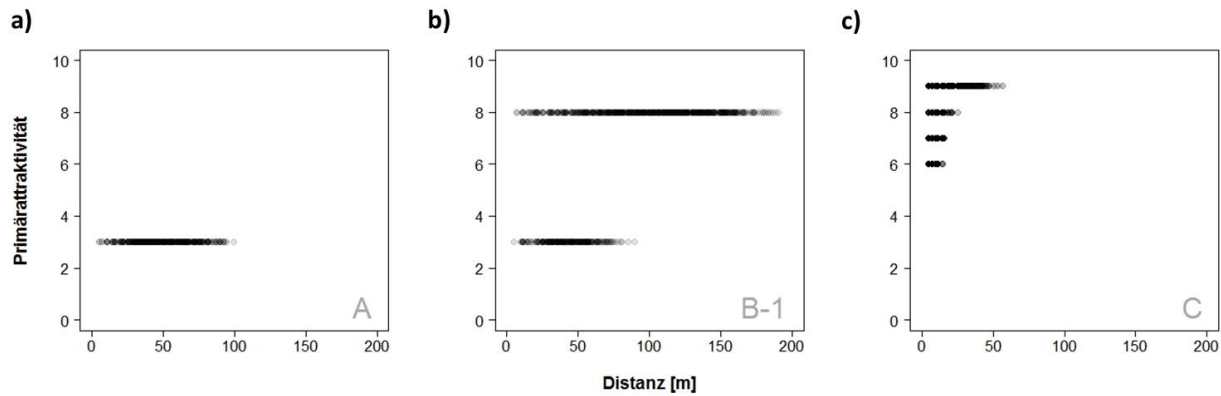


Abbildung 3.16: Primärattraktivität befallener Bäume in Abhängigkeit zur Quelldistanz

3.3.2.3 Befallsdichte

Die Anzahl der besiedelnden Käfer an einem Baum, hier als Befallsdichte bezeichnet, ist in allen 3 untersuchten Beständen stark distanzabhängig. D.h., es zeigt sich jeweils ein Abfall der Befallsdichte vom Maximalwert 5.000 Käfer / Baum mit zunehmender Entfernung zur Quelle (Abb. 3.17 a-c). Dieser Zusammenhang wird durch eine lineare Regression im Bestand A ($R^2 = 0,51$), eine exponentielle Regression im Bestand B-1 ($R^2 = 0,68$) bzw. eine potenzielle Regression im Bestand C ($R^2 = 0,78$) am besten beschrieben. Während es in allen 3 Szenarien einzelne Bäume mit geringer Befallsdichte auch in Quellnähe gibt, erkennt man einen deutlichen distanzabhängigen Grenzwert für die jeweiligen Befallsdichten. In einem isotropen Bestand bilden sich demnach die potenziell abnehmenden Käferdichten, wie sie während der radialen, ungestörten Dispersion entstehen, auch in der Befallsdichte ab. Die mittlere Befallsdichte ist im resistenten Bestand A am höchsten, da sich hier nur wenige Bäume für einen Befall eignen und sich somit die Käfer dort konzentrieren. Im Gegensatz dazu ist es im anfälligen Bestand für die Käfer einfacher, einen geeigneten Wirtsbaum zu finden. Die erfolgreichen Käfer verteilen sich auf relativ viele Bäume. Die Befallsdichte ist hier am niedrigsten, ähnlich dem Bestand B-1.

3.3.2.4 Flugwellen

Die Modellergebnisse zeigen in allen 3 Beständen eine Ungleichverteilung des Sucherfolges innerhalb der 10 aufeinander folgenden Flugwellen (Einfaktorielle ANOVA, $p < 0,005$; Abb. 3.18 a-c). Die 1. Flugwelle zeigt jeweils den geringsten Erfolg, d.h. die höchste Mortalität während der Wirtsbaumsuche. Diese (Pionier-)

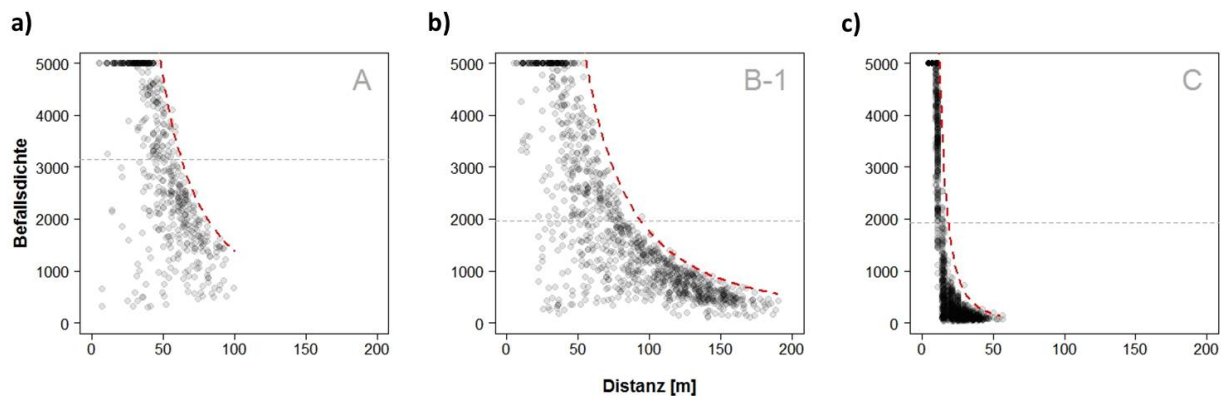


Abbildung 3.17: Befallsdichte an befallenen Bäumen in Abhängigkeit zur Quelldistanz; rot dargestellt ist jeweils die Grenzwertfunktion der Form $f(x) = ax^{-b}$ (A: $a = 5.000.000$, $b = 1,78$; B-1: $a = 7.000.000$, $b = 1,80$; C: $a = 3.000.000$, $b = 2,50$)

Käfer müssen zunächst die Abwehrreaktion des potenziellen Wirtsbaumes überwinden und werden im Fall von zu wenig nachfolgenden Artgenossen von dieser getötet. Nachfolgende Flugwellen können dann von einer erfolgten Erstbesiedlung profitieren, ohne ihrerseits mit den Abwehrreaktionen des Baumes und damit einem erhöhten Mortalitätsrisiko konfrontiert zu werden. Die Verluste innerhalb der frühen Flugwelle(n) sind besonders hoch in resistenten Beständen (Abb. 3.18 a), da hier die Widerstandskraft der Bäume ebenfalls besonders hoch ist. In diesem Fall entspricht die Mortalität der 1. Flugwelle dem 4-fachen des Mittelwertes aller Flugwellen, die der 2. Flugwelle immer noch dem 3-fachen. Erst ab der 4. Flugwelle erreichen die Sucherfolge überdurchschnittliche Werte, die allerdings bis zur letzten Flugwelle wieder leicht abfallen. Die mittleren Flugwellen sind demnach bei der Wirtsbaumsuche im Vorteil. Eine ähnliche Verteilung ergibt sich auch für den Bestand B-1, jedoch mit insgesamt höheren Erfolgswerten (Abb. 3.18 b). Im Gegensatz dazu erleidet in einem anfälligen Bestand (C) nur die 1. Flugwelle ein deutlich erhöhtes Mortalitätsrisiko. Nachfolgende Flugwellen sind durch einen annähernd konstanten Sucherfolg charakterisiert (Abb. 3.18 c). Dabei wird der Anteil besiedelnder Käfer der verschiedenen Flugwellen in einem Wirtsbaum durch die Distanz des Baumes zur Quelle beeinflusst. Nahe gelegene Bäume werden vorwiegend von Käfern mittlerer Flugwellen besiedelt, während die früh und spät ausfliegenden Käfer den größeren Anteil an der Besiedlung entfernterer Bäume haben (Abb. 3.18 d-e). Käfer der frühen Flugwellen sind häufig Pionierkäfer und sind auf anfällige Bäume angewiesen. Sie können noch nicht von bereits besiedelten Bäumen profitieren. Dies begründet die höheren mittleren Befallsdistanzen der frühen Flugwellen, insbesondere in den resistenten Beständen A und B-1. Nachfolgende Käfer mittlerer Flugwellen hingegen profitieren von diesen Pionierkäfern sowie von den in diesem Zeitraum höchsten Käferdichten in Quellnähe. Somit werden nahe Bäume stark besiedelt, z.T. bis zur Kapazitätsgrenze (Abb. 3.17). Schwärmen spätere Flugwellen aus, sind diese komplett besiedelten Bäume nun unattraktiv und entferntere, relativ anfällige Bäume sind aufgrund der nun sinkenden Käferdichte wieder die einzige Möglichkeit für Erfolg. D.h., die mittleren Befallsdistanzen erhöhen sich wieder leicht, erreichen jedoch

nicht das Maximum der 1. Flugwelle. Vergleicht man die simulierten Befallsdistanzverteilungen (Abb. 3.18 d-f) mit jener monoton steigenden, die einem theoretischen Szenario entspräche, in dem keine Pionierkäfer nötig wären, um die Wirtsbaumabwehr zu überwinden, erkennt man die Bedeutung der Pionierkäfer in den verschiedenen Beständen A, B-1 und C. Während die Distanz in den Beständen A und B-1 zunächst deutlich abfällt und bei den mittleren Flugwellen ein Minimum erreicht (Abb. 3.18 d und e), ist die Bedeutung der Pionierkäfer im anfälligen Bestand C am geringsten. Hier steigt die Kurve bereits ab der 2. Flugwelle monoton an (Abb. 3.18 f).

Indirekt ersichtlich aus der Abbildung 3.18 ist die Korrelation zwischen Sucherfolg und Distanz in allen drei Beständen. Je größer die mittlere Befallsdistanz ist, desto geringer ist der Sucherfolg (A: $R^2 = 0,62$; B-1: $R^2 = 0,80$; C: $R^2 = 0,35$ bei jeweils linearen Regressionen). Dieser Zusammenhang deckt sich mit den Ergebnissen in Kapitel 3.3.2.1.

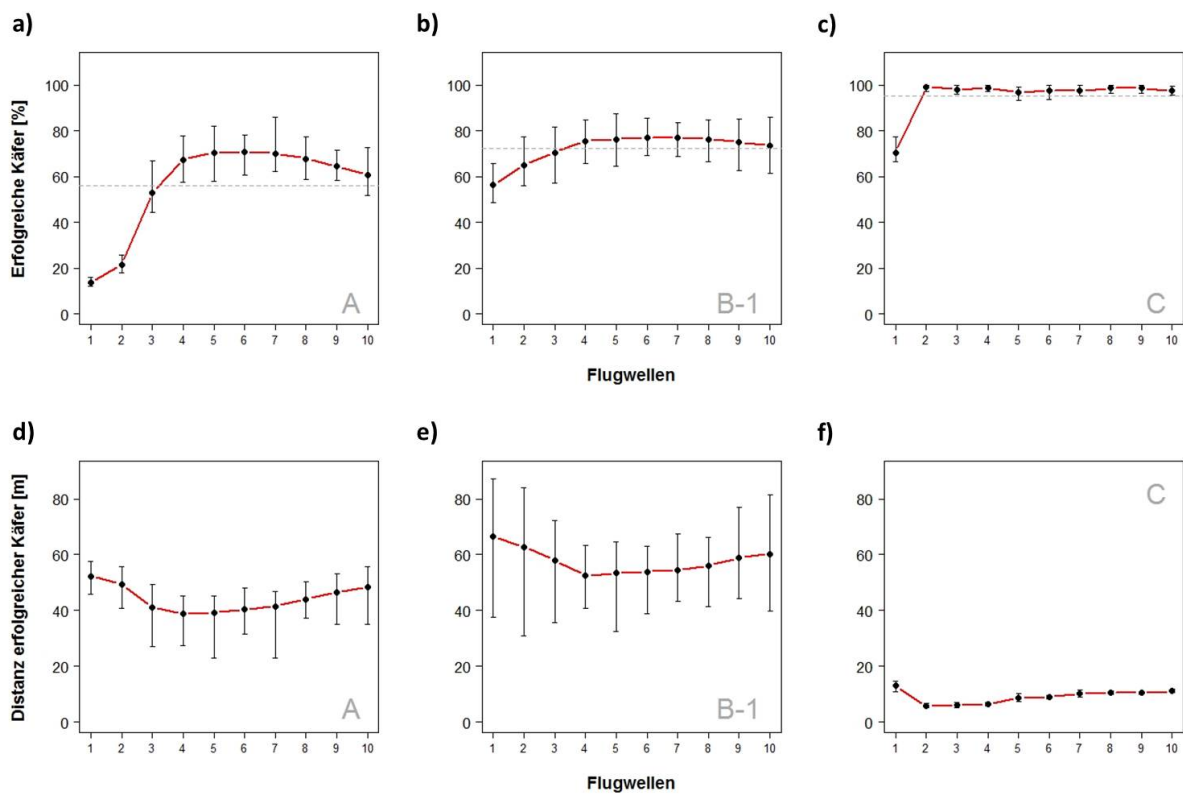


Abbildung 3.18: Sucherfolg der Käfer (a-c) und deren mittlere Befallsdistanz (d-f) in Abhängigkeit zur Flugwelle; dargestellt sind jeweils Mittel- und Extremwerte (min, max) der 30 Simulationen

Kapitel 4

Diskussion

Das Wissen zur Raum-Zeit-Dynamik der Ausbreitung von *I. typographus* sowie der resultierenden Befallsmuster in Beständen ist trotz der hohen ökologischen und forstschuttfachlichen Relevanz im Detail noch weitgehend unvollständig. Die grundlegende Frage, welche die angewandte Borkenkäferforschung zu beantworten versucht, betrifft die Vorhersage von Lage und Intensität zukünftigen Befalls, um somit schnell und kosteneffizient Borkenkäfer-Managementmaßnahmen durchführen zu können. Die Ergebnisse bisheriger Studien zeigen eine Vielzahl von befallsdisponierenden Faktoren von der Baum- (Christiansen et al., 1987; Führer et al., 1997; Baier und Bader, 1997) über die Bestandes- (Grodzki, 2004; Netherer und Nopp-Mayr, 2005; Jakuš et al., 2011) bis hin zur Landschaftsebene (Lausch et al., 2011). Das größte Problem der daraufhin entwickelten Modelle zur Abschätzung der lokalen Befallswahrscheinlichkeit (=Risikomodelle: z.B. Seidl et al., 2007; Overbeck und Schmidt, 2012) liegt in dem oft limitierten Datenumfang, auf dem solche Modelle basieren. Die Übertragbarkeit aus dem untersuchten Raum auf andere Bestände (oder Landschaften) wird dadurch sehr eingeschränkt. Generell ist mit Risikomodellen lediglich eine bedingte Vorhersage disponierter Standorte (relativ zu weniger disponierten Standorten) möglich. Das absolute Befallsrisiko zu prognostizieren, ist dagegen unrealistisch (vgl. Nelson et al., 2008). Zum einen sind viele Befallsfaktoren nicht nur raum-, sondern auch zeitabhängig, zum anderen ist die räumlich-zeitliche Variabilität der Käferdichte als eine der wichtigsten Eingangsgrößen stark witterungsbeeinflusst und damit langfristig kaum vorhersagbar. Die vorliegende Arbeit erhebt deshalb nicht den primären Anspruch eines Risikomodells für den NP Bayerischer Wald. Es wird vielmehr versucht, aus den erkannten bzw. simulierten Befallsflächenmustern den Einfluss einzelner bestimmender Faktoren auf diese Muster zu untersuchen, um in der Folge das komplexe System *P. abies* – *I. typographus* besser verstehen zu können.

Räumlich-zeitliche Ausbreitungsdynamik von Befallsflächen

Die Raum-Zeit-Dynamik von Befallsflächen ist generell durch 2 prägende Muster gekennzeichnet: (1) die direkte Ausbreitung von Befallsflächen, d.h. das An- bzw. Zusammenwachsen von Flächen des Jahres x im Folgejahr $x+1$ (*spot growth*) und (2) das Entstehen von isolierten, entfernten Befallsflächen im Folgejahr (*spot proliferation*, vgl. Robertson et al., 2007). Die Befallsflächengrößen im UG folgen generell einer exponentiellen Verteilung. Es entstehen viele kleinere ($<0,1$ ha) und nur sporadisch sehr große Befallsflächen ($>0,5$ ha, vgl. **Artikel 1**). Größere Befallsflächen tendieren dabei im Vergleich zu kleinräumigem Befall aufgrund der hohen lokalen Käferdichten und längeren Befallsflächenrändern eher zur direkten Ausbreitung. Ein isolierter Befall entsteht in erster Linie an besonders anfälligen Bäumen, an denen sich Käfer –z.T. aus verschiedenen Quellen (vgl. Abb. 4.2)– aggregieren und bereits mit geringen Angriffsdichten zu Befall führen können.

Bisherige Untersuchungen zur ungestörten Borkenkäfer-Befallsausbreitung in Bezug auf Ausbreitungsdistanz und -richtung sind rar und entweder in ihrer räumlichen (Mitchell und Preisler, 1991; Dodds et al., 2006; Rossi et al., 2009) oder zeitlichen Dimension (Powers et al., 1999; Robertson et al., 2007) sehr limitiert. Robertson et al. (2007) untersuchte beispielsweise die Ausbreitung von *D. ponderosae* -Befall in Kiefernwäldern Nordamerikas in 2 aufeinander folgenden Jahren ($x \rightarrow x+1 \rightarrow x+2$) und erkannte, dass sich ca. 60% des Befalls isoliert, jedoch in unmittelbarer Nähe zum Quellbefall (<100 m) ausbreiten. In derselben Studie fanden sich unterschiedliche Richtungspräferenzen für die direkte Ausbreitung in den untersuchten 2 Zeitschritten. Die bisherigen Ergebnisse zur ungestörten Befallsausbreitung durch *I. typographus* basieren lediglich auf der Analyse eines Jahres ($x \rightarrow x+1$) und zeigen Ausbreitungsdistanzen <500 m (Wichmann und Ravn, 2001). In beiden Untersuchungen wurde jedoch die potenziell befallsfähige Fläche als Grundlage für die Ermittlung von Befallswahrscheinlichkeiten nicht einbezogen.

Die Distanz zur Quelle als dominierender Befallsfaktor

Die naheliegende Frage nach der Ausbreitungsdistanz, d.h., inwieweit Befallsflächen des Jahres x mit dem Befall im Folgejahr $x+1$ räumlich korreliert sind, wurde zunächst ausführlich untersucht (**Artikel 1**). Die Auswertungen basieren auf einem sowohl räumlich als auch zeitlich umfassenden Datensatz (130 km², 22 Jahre), der in dieser Form einmalig ist. Methodisch wurde ein GIS-basiertes Verfahren entwickelt, das die neu entstandenen Befallsflächen Distanzzonen um die nächstliegenden Quellflächen zuordnet (2.1.4.1). Diese Methode adaptiert Ansätze der räumlichen Korrelationsanalyse von Punktmustern (*point patterns*) und zufälligen, abgeschlossenen Mengen (*random sets*; vgl. Stoyan et al., 1995; Wiegand und Moloney, 2004; Illian et al., 2008). Sie stellt damit eine einfache GIS-Anwendung bereit, um Flächenbeziehungen, wie z.B. *source-sink* Distanzen, zu quantifizieren. Die Distanzzonenbreite (hier 100 m) bestimmt dabei die räumliche Auflösung der Ergebnisse und wird in Abhängigkeit des Maßstabes, auf welchem Effekte erwartet werden,

festgelegt. Die Vorteile der Distanzzonenmethode gegenüber den bisher auf Borkenkäferflächen angewendeten Mittelpunkt- (Powers et al., 1999; Robertson et al., 2007) bzw. Rand-Rand-Distanzmessungen (Wichmann und Ravn, 2001; Dodds et al., 2006) sind vielfältig. Mittelpunkt-basierte Messungen können kurze Distanzen aufgrund des Minimumabstandes (*soft-core distance*) zwischen Flächenmittelpunkten nicht wiedergeben (Nuske et al., 2009). Hinzu kommt, dass unregelmäßige Flächen nur unzureichend durch ihren Mittelpunkt (*centroid*) lageräumlich repräsentiert sind (Wiegand et al., 2006). Messungen vom Rand der Quellfläche zum Rand der Zielfläche unterschätzen die Distanzen, da sie die Gesamtheit der Zielfläche der kürzesten Distanz zuordnen. Ein weiterer Vorteil der angewandten Distanzzonenmethode ist die Berücksichtigung der potenziell befallsfähigen Fläche, die –wenngleich oft ignoriert (vgl. Lausch et al., 2013)– als essentiell für eine aussagekräftige Auswertung angesehen wird, insbesondere bei einer inhomogenen Verteilung wie im Falle des UG.

Eine Weiterentwicklung der GIS-basierten Distanzzonenmethode ist die pixelbasierte Bildanalyse (2.1.4.2, **Artikel 2** und **3**), die im Unterschied zu ersterer ohne die Definition der Distanzzonenbreite auskommt und somit Ergebnisse in höherer räumlicher Auflösung (=Pixelgröße) liefert. Zudem ist die Vielfalt der Methoden räumlich-statistischer Auswertungen, verbunden mit einer hohen Rechengeschwindigkeit, deutlich größer.

Bei beiden Methoden, dem GIS-basierten und dem Bildanalyse-Verfahren, wird die zeitliche Auflösung durch die Verfügbarkeit der Luftbilddaten limitiert, d.h., die Auswertungen fassen jeweils den Befall zusammen, der im beobachteten (jahresübergreifenden) Zeitraum (vgl. 2.1.3.1) entstanden ist. Ein im Luftbild erkannter Neubefall setzt sich demnach aus einer Sequenz mehrerer Befallswellen zusammen, die geringere Distanzen aufweisen als es die Ergebnisse der jährlichen Ausbreitungsdistanz (3.2.1) zeigen. Eine Differenzierung zwischen diesen verschiedenen Befallswellen innerhalb des im Luftbild des Jahres x abgebildeten Zeitraumes, welche z.B. aus dem Ausfliegen der F1-Generation im Jahr $x-1$ sowie der Anlage von einer oder mehreren Geschwisterbruten durch die überwinterte F0-Generation im darauf folgenden Jahr x resultieren (Harding und Ravn, 1985; Anderbrant, 1989), ist mit den vorliegenden Befallsdaten deshalb nicht möglich. Ein weiterer limitierender Faktor ist die räumliche Auflösung der Befallsdaten. Einzelne Befallsbäume bzw. Flächen mit <5 Befallsbäumen innerhalb einer unbefallenen Umgebung konnten bei den Auswertungen nicht berücksichtigt werden, da diese Daten nicht zur Verfügung standen (vgl. 2.1.2.2). Für die Bestimmung der Befallswahrscheinlichkeiten (3.2) bedeutet diese limitierte räumliche Auflösung generell eine leichte Unterschätzung. Eine Verfeinerung der räumlichen (Einzelbaum) und zeitlichen (mehrmals im Jahr) Auflösung der Befallsdaten wäre demnach für eine exaktere Auswertung oder im Rahmen von Befallsmonitoring vorteilhaft, ist aber sehr viel kosten- und arbeitsintensiver und damit auch zukünftig wohl kaum umsetzbar.

Die Distanz zum Quellbefall wird als relativ robuster Faktor auf Bestandesebene erkannt, der die Befallsmuster stark beeinflusst, in Kombination mit einer Vielzahl von weiteren (meist kleinräumig wechselnden und i.d.R. unbekannt) biotischen und abiotischen Faktoren (Lausch et al., 2011). Der distanzabhängige

Befallsgradient (3.2.1) spiegelt letztlich den Mittelwert sämtlicher im UG vorkommender lokaler Gradienten wider und integriert sowohl die direkte Ausbreitung von Befallsflächen als auch die Entstehung isolierter neuer Befallsflächen (vgl. Abb. 4.2). Die Analyse zeigt somit erstmals umfassend die Divergenz des bislang in zahlreichen Freiland-Experimenten ermittelten Käferausbreitungsgradienten (Zumr, 1992; Zolubas und Byers, 1995; Duelli et al., 1997; Angst et al., 2012) und der tatsächlichen Befallsausbreitung. Der Zusammenhang zwischen diesen beiden Gradienten ist mit dem IPS-Modell detailliert untersucht worden (vgl. 3.3.2.1), welches die Ausbreitung der Käfer (analog der *mark – release – recapture* Experimente) und des Befalls ausgehend von einer Quelle simuliert.

Die Auswertung ergab zudem einen signifikanten Einfluss der verschiedenen Phasen der Populationsdynamik (=Populationsphasen) auf den potenziell abfallenden Befallsgradienten. In epidemischen Phasen ist der Anteil am Gesamtbefall in kürzeren Quelldistanzen höher als in endemischen Phasen, in denen sich der Befall und somit auch die Käfer weiter im Raum ausbreiten. Während epidemischen Phasen mit dementsprechend hohen Populationsdichten kommt es zu erhöhter Konkurrenz im Brutsubstrat, die zu geringeren Energievorräten in den Käfern beim Start des Dispersionsfluges und damit zu einer früheren Befallsbereitschaft führen als in endemischen Phasen (Botterweg, 1983; Anderbrant et al., 1985; Duelli et al., 1997; Byers, 2004). Gleichzeitig ermöglichen die hohen Angriffsdichten in epidemischen Phasen den erfolgreichen Befall auch weniger attraktiver Bäume in Quellnähe. Die Käfer sind weniger selektiv bei ihrer Wirtsbaumsuche. Diese Kombination aus populationsdichteabhängig veränderter Befallsbereitschaft und räumlichen Aggregationseffekten verursacht somit einen steileren potenziellen Befallsgradienten. Ein Vergleich der Befallswahrscheinlichkeiten in den unterschiedlichen Populationsphasen lässt erkennen, dass Borkenkäferepidemien in erster Linie lokal wirken. Das Befallsrisiko in Quelldistanzen >100 m unterscheidet sich dagegen nicht zwischen epidemischen und endemischen Phasen (vgl. Abb. 3.4 b). Das überproportional lokale Auftreten des Befalls in epidemischen Phasen, d.h. die Konzentration des Neubefalls in Quellnähe, lässt somit wiederum einen regulierenden Effekt auf die langjährige Populationsdynamik vermuten. Da während Epidemien die lokal verfügbare Ressource stark abnimmt (Økland und Bjørnstad, 2006) und gleichzeitig der Einfluss der Antagonisten lokal zunimmt (Wermelinger, 2002; Kenis et al., 2004), sinkt nach wenigen Jahren die Populationsdichte von *I. typographus* wieder auf ein endemisches Niveau herab (vgl. Abb. 3.1). Begünstigend für den Ausbruch einer erneuten Epidemie ist ein Überangebot an geeigneten Wirtsbäumen, z.B. infolge eines Windwurfes (Wichmann und Ravn, 2001; Komonen et al., 2011), bzw. eine Kombination witterungsbedingter Faktoren, welche positiv auf Entwicklung und Ausflug wirken (Merker, 1951; Meier et al., 2003; Faccoli, 2009). Raffa et al. (2008) und Kausrud et al. (2012) geben diesbezüglich einen umfassenden Überblick über mögliche Effekte verschiedener Faktoren auf die Populationsdynamik von Borkenkäfern in unterschiedlichen räumlichen Ebenen.

Richtungsabhängige direkte Befallsausbreitung

Die direkte Ausbreitung von Befallsflächen konnte als richtungsabhängig gekennzeichnet werden (3.2.2). Befallsflächen des Jahres x zeigen signifikante Präferenzen für ein Anwachsen im Folgejahr $x+1$ an ihren südorientierten (Nord-)Rändern. Eine mögliche Erklärung für diese Richtungspräferenz geben mikroklimatische Unterschiede, verursacht durch eine erhöhte Sonneneinstrahlung an südorientierten Rändern gegenüber schattigen nordorientierten Rändern (vgl. „*sun-effect*“ im folgenden Abschnitt). Sonstige mögliche standörtliche oder baumspezifische Befallsfaktoren, wie z.B. Exposition, Wasserversorgung, Vitalität (Jakuš, 1995; Netherer und Nopp-Mayr, 2005), können aufgrund der Vielzahl an untersuchten Befallsflächen als herausgemittelt angesehen werden und sind somit als Ursache für diese Unterschiede nicht relevant. Lausch et al. (2013) lassen vermuten, dass sich das Entstehen von isolierten Flächen im Folgejahr dagegen ungeachtet in Bezug zur Quellfläche verhält, weitgehend in Abhängigkeit zur Verfügbarkeit der Ressource und zur Lage weiterer Quellen (vgl. Abb. 4.2). Ein signifikanter Einfluss der Hauptwindrichtung¹, wie es die Ergebnisse aus einer Modellstudie (Byers, 2000) nahelegen, kann für das UG auf Landschaftsebene somit nicht angenommen werden.

Raum-Zeit-Variabilität des Befallsrisikos an Bestandesrändern

In einem weiteren Schritt der Analyse der Befallswahrscheinlichkeiten im UG wurde die zunächst für die Gesamtheit potenzieller Befallsflächen entwickelte Distanzmethode (**Artikel 2**) auf eine bestimmte, kleinräumigere Zielfläche angewandt: die Ränder von existierenden Befallsflächen (3.2.3, **Artikel 3**). Die erhöhte Befallsdisposition von Bestandesrändern im Allgemeinen und von Rändern ausgeräumter (Befalls-)Flächen im Speziellen wurde oft angenommen (Ravn, 1985; Schroeder und Lindelöw, 2002; Jakuš et al., 2011), jedoch fehlten bislang statistisch belastbare Ergebnisse. Die wenigen Untersuchungen zu Borkenkäferaktivitäten an Bestandesrändern sind räumlich sowie zeitlich sehr limitiert und beziehen sich auf Pheromonfallenfänge (Mezei et al., 2011) bzw. analysieren die direkte Wirkung von Befalls- oder Windwurfflächen auf die angrenzenden Bestände (Wichmann und Ravn, 2001; Schroeder und Lindelöw, 2002; Hedgren et al., 2003). Die direkte Wirkung von Befallsflächen (Jahr $x \rightarrow x+1$) war hier jedoch nicht das Ziel der Untersuchung. Vielmehr wurde die langfristige Disposition der Befallsflächenränder (Jahr $x+2$ bis $x+5$) quantifiziert. Die Untersuchung wurde von der Hypothese geleitet, dass Käfer von entfernteren Quellen kommend verstärkt von diesen Rändern angezogen werden und dort erfolgreich Befall verursachen können.

Mit Hilfe der Bildanalysen konnte die räumlich-zeitliche Variabilität des Befallsrisikos, d.h. der Disposition von verschiedenen Bestandesrändern, gezeigt werden. Grundlage bildete eine umfangreiche Datenbasis.

¹Die Hauptwindrichtung im relevanten Dispersionszeitraum ist West – Südwest (www.nationalpark-bayerischer-wald.de/nationalpark/natur/klima).

Im Zeitraum von 2001 – 2010 wurden Randlängen von insgesamt >2000 km (belassen) bzw. >500 km (ausgeräumt), und im Vergleich dazu >600 km Ränder um natürliche Freiflächen untersucht (vgl. **Artikel 3**). Die Auswertungen zeigen eine erhöhte Disposition von Rändern ausgeräumter Flächen gegenüber solchen belassener Flächen in Quelldistanzen von 50 m bis 500 m. Im Vergleich dazu scheinen die Fichten im Bestandesinneren bzw. an Rändern natürlicher Freiflächen besser vor Befall geschützt und deutlich weniger attraktiv für (fern-)dispergierende Käfer. Die Befallswahrscheinlichkeiten sind hier sehr viel geringer. Der aufgrund der abnehmenden Käferdichten erwartete abfallende potenzielle Befallsgradient wird an den Befallsflächenrändern demnach durch eine mit der Distanz zunehmende Attraktivität dieser Bäume ausgeglichen und somit nahezu konstant >10% (ausgeräumt) bzw. >5% (belassen) gehalten (Abb. 3.6). Mit steigender Distanz sind die dispergierenden Käfer stärker auf diese anfälligen Bäume angewiesen, um erfolgreich zu befallen. Befallswahrscheinlichkeiten bei vergleichbaren Käferdichten (d.h. in vergleichbarer Quelldistanz) im Bestandesinneren tendieren dagegen gegen 0. Demzufolge variiert die Relevanz von Befallsfaktoren nicht nur räumlich (von Standort zu Standort) und zeitlich (an einem Standort) sondern –aus der Sicht des Käfers– auch während des Dispersionsfluges, d.h. in Abhängigkeit zur Quelldistanz.

Die im Vergleich geringste Befallswahrscheinlichkeit randständiger Fichten an natürlichen Freiflächen ist erklärbar mit der größeren, tiefer reichenden Krone dieser Bäume. Zum einen wird der Anflug von *I. typographus* am Stamm dadurch erschwert, zum anderen ergibt sich aus der durch die große Krone erhöhten Photosyntheseaktivität ein Gewinn an Kohlenstoff und eine Verstärkung der Kohlenstoffallokation in den Sekundärstoffwechsel, mit letztlich positiven Auswirkungen auf die Abwehrkraft des Baumes gegenüber Borkenkäfern (Christiansen et al., 1987; Jakuš et al., 2011; Mazid et al., 2011). Fichten im Bestand können aufgrund der kleineren Krone demnach als weniger resistent angenommen werden. Sie sind aber solange sie die Beschattung durch Nachbarbäume erfahren, mikroklimatisch nicht in besonderem Maße disponiert. Erst mit der Umwandlung zum Randbaum durch im Jahr x angrenzend entstandene Befallsflächen erfahren sie eine sprunghaft erhöhte Befallsdisposition: (1) im Jahr $x+1$ durch die direkte Ausbreitung des Quellbefalls (vgl. 3.4, 3.5) und (2) auch in den Folgejahren $x+2$ bis $x+5$, in denen keine direkte Quellwirkung vorhanden ist (3.6, 3.7).

Diese dauerhaft erhöhten Befallswahrscheinlichkeiten an Befallsflächenrändern, insbesondere an ausgeräumten Rändern, sowie die signifikante Befallspräferenz für südorientierte Randsektoren –verbunden mit entsprechenden Temperaturdifferenzen (vgl. **Artikel 3**)– lassen auf einen mikroklimatischen Effekt („*sun-effect*“) schließen. Dieser wirkt sich als Summe von 3 verschiedenen Einzeleffekten aus. Erhöhte Temperaturen, verursacht durch intensivere Sonneneinstrahlung

1. verbessern die Entwicklungs- und Flugbedingungen für die Käfer (Annala, 1969; Lobinger, 1994; Coeln et al., 1996; Wermelinger und Seifert, 1998, 1999; Baier et al., 2007),
2. verursachen Trockenstress bzw. thermischen Stress des Wirtsbaumes, der sich negativ auf dessen Ab-

wehrkraft gegenüber Borkenkäfern auswirkt (Turčani und Nakládál, 2007; Jactel et al., 2012) und

3. erhöhen den Ausstoß an baumbürtigen volatilen Substanzen (z.B. Monoterpene, Baier und Bader, 1997; Kesselmeier und Staudt, 1999; Hietz et al., 2005; Filella et al., 2007), die primärattraktiv auf *I. typographus* wirken und somit einen solchen Wirtsbaum leichter finden lassen.

Der „*sun-effect*“ ist am stärksten im frühen Stadium (2. Jahr) nach Ausräumung einer Befallsfläche (Abb. 3.6 und 3.7 a), vermindert sich dann in den Folgejahren durch Adaption der Randbäume an das veränderte Mikroklima. Stehend belassener Befall beschattet zunächst die Randbäume, bevor die abgestorbenen Bäume in den Folgejahren Zweige und Äste verlieren und später komplett zusammenbrechen. Es kommt hier somit nicht zu einer spontanen, sondern zu einer allmählichen Freistellung der Randbäume. Der „*sun-effect*“ wird dadurch abgeschwächt. Im 1. Jahr nach Freistellung des Randes, welches hier aufgrund der Vergleichbarkeit mit belassenen Rändern unberücksichtigt blieb, ist sicherlich eine gegenüber dem 2. Jahr erhöhte Befallsdisposition zu erwarten. Analog zu ausgeräumten Befallsflächen ist dieser disponierende Effekt generell auch an Rändern von Kahlschlägen und Windwürfen zu erwarten, da die Randbäume dann ebenso spontan freigestellt werden und in den ersten Jahren schlecht an diese sonnenexponierte Situation angepasst sind. Die Ergebnisse zeigen somit indirekt einen mikroklimatischen Effekt, der das Befallsrisiko erhöht, d.h. disponierend wirkt, ohne ihn ursächlich nachzuweisen. Christiansen und Bakke (1997) und Kausrud et al. (2012) wiesen bereits auf die methodischen Schwierigkeiten hin, den direkten Zusammenhang von Trockenstress oder thermischem Stress (dem die sonnenexponierten Randbäume zunächst ausgesetzt sind) mit einer veränderten Abwehrreaktion bzw. einem veränderten Befallsverhalten der Borkenkäfer zu untersuchen. Hier ergeben sich, auch im Hinblick auf den Klimawandel, Herausforderungen für die zukünftige Forschung.

Die Wirkung von Nicht-Fichten-Anteilen im Bestand

Zur Beantwortung der Frage, inwieweit Bestandesmischungen (Fichte / Nicht-Fichte) die Wahrscheinlichkeit eines Borkenkäferbefalls beeinflussen, wurden 2 GIS-basierte Methoden angewandt, die in Kombination einen signifikanten Einfluss des Mischungsverhältnisses aufzeigen (3.2.4):

1. Mit zunehmendem Abstand zu Nicht-Fichten steigt die Befallswahrscheinlichkeit an. Nicht-Fichten in einem Bestand besitzen demnach eine befallshemmende Wirkung.
2. Die Befallswahrscheinlichkeit steigt mit zunehmendem Fichtenanteil in einem Bestand. Für Fichten-dominierte Bestände (>80% Fichte) ergeben sich signifikant höhere Risiken als für Bestände mit <60% Fichte.

Diese Erkenntnisse decken sich mit bisherigen Studien, welche ebenfalls einen positiven Einfluss des Fichtenanteils bzw. damit korrelierender Größen wie der Basalfläche auf das Befallsrisiko durch *I. typographus* nahelegen (Becker und Schröter, 2001; Netherer und Nopp-Mayr, 2005; Zolubas et al., 2009). Als Grund für die reduzierte Befallswahrscheinlichkeit in gemischten Beständen wird das erschwerte Auffinden von geeigneten Wirtsbäumen durch *I. typographus* angenommen. Die Diversität an volatilen Duftstoffen, insbesondere der Einfluss von nicht-wirtsbaumspezifischen Duftstoffen (*non-host volatiles*), stört eine gezielte Wirtsbaum-suche von *I. typographus* und reduziert somit den Sucherfolg und letztlich das Befallsrisiko im Bestand (*semiochemical-diversity hypothesis*, vgl. Zhang und Schlyter, 2003, 2004).

Schütz et al. (2006) weist zusätzlich auf die signifikante Reduzierung des Sturmwurf-Risikos hin, welches eine Beimischung von Nicht-Fichten in Fichten-Reinbeständen mit sich bringt. Sie erscheint also direkt und indirekt als ein wirksames Mittel im Sinne eines vorbeugenden Borkenkäfermanagements. Fragen nach der räumlichen Anordnung von Fichten und Nicht-Fichten, z.B. der Barrierewirkung eines Nicht-Fichten-Streifens (vgl. Angst et al., 2012) sowie dem Einfluss von Einzelbäumen (Fichten oder Nicht-Fichten) auf das Befallsrisiko konnten mit den vorhandenen Daten nicht untersucht werden.

Das System *P. abies* – *I. typographus* in Modell und Realität

Das IPS-Modell versteht sich nach der groben Klassifikation basierend auf Roughgarden et al. (1996) als „synthetisches Modell für ein System“. Nicht übergeordnete Regeln auf Systemebene steuern demnach die Dynamik der Prozesse, sondern kleine, individuelle Einheiten und ihr Interaktionsverhalten. Die Variabilität in den Eigenschaften und Reaktionen der einzelnen Borkenkäfer und Wirtsbäume bestimmen deren Interaktionen in Raum und Zeit und determinieren damit die Ausbreitungs- und Befallsmuster als emergente Modellergebnisse. Dieser konsequente *bottom up* -Ansatz kann zwar dahingehend als ein Risiko angesehen werden, als dass das Wissen über die einzelnen Mosaiksteinchen im System z.T. sehr lückenhaft ist. Unsicherheiten im Kleinen –den Parametern– bilden sich im Großen –den Systemeigenschaften– verstärkt ab (vgl. 3.3). Andererseits ist dieser Ansatz gleichzeitig eine Stärke, denn dadurch wird individuelles Verhalten sichtbar. Beispielhaft zum Vergleich soll hier das ebenfalls individuenbasierte, räumlich explizite Befallsmodell SAMBIA (Fahse und Heurich, 2011) aufgeführt werden, in dem die Dispersion der Käfer durch eine vordefinierte Dichteverteilung um die Quelle simuliert wurde. Im IPS-Modell entsteht diese Verteilung hingegen als emergente Systemeigenschaft aus den individuellen Eigenschaften und Interaktionen der Käfer und Wirtsbäume. Der Fokus des IPS-Modells liegt demnach auf möglichen Effekten, die sich aus diesen individuellen Eigenschaften und Interaktionen auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster ergeben. Im Gegensatz zu Ausbreitungsmodellen, die mehrere Generationen auf Landschaftsebene betrachten, ist die im Modell simulierte räumliche und zeitliche Dimension dementsprechend limitiert. Jedoch lässt sich das Modell –die

notwendige Rechenkapazität vorausgesetzt– dahingehend erweitern, dass man sowohl mehrere Quellen im Bestand als auch mehrere aufeinander folgende Generationen simulieren kann.

Bisherige Studien brachten jeweils isolierte Erkenntnisse zur Flugkapazität (Forsse und Solbeck, 1985; Williams und Robertson, 2008), Dispersion in Beständen (Zumr, 1992; Zolubas und Byers, 1995; Duelli et al., 1997) und zur Befallsausbreitung (Wichmann und Ravn, 2001, **Artikel 1**). Jedoch konnten diese 3 Ebenen nicht innerhalb eines Systems untersucht werden. Man ermittelte mit Flugmühlenversuchen die maximal möglichen Flugdistanzen, wusste jedoch nicht, wie sich diese unter realen Dispersionsbedingungen im Freiland auf die tatsächlich zurückgelegten Distanzen auswirken. Andererseits erhielt man Dispersionsdistanzen auf Basis von Pheromonfallen-Experimenten, konnte diese Ergebnisse aber nicht direkt mit tatsächlichem Befall in Verbindung bringen. Dieser Zusammenhang zwischen Flugkapazität, Dispersions- und Befallsgradienten kann nun mit Hilfe des IPS-Modells erstmals untersucht werden (vgl. Abb. 4.1).

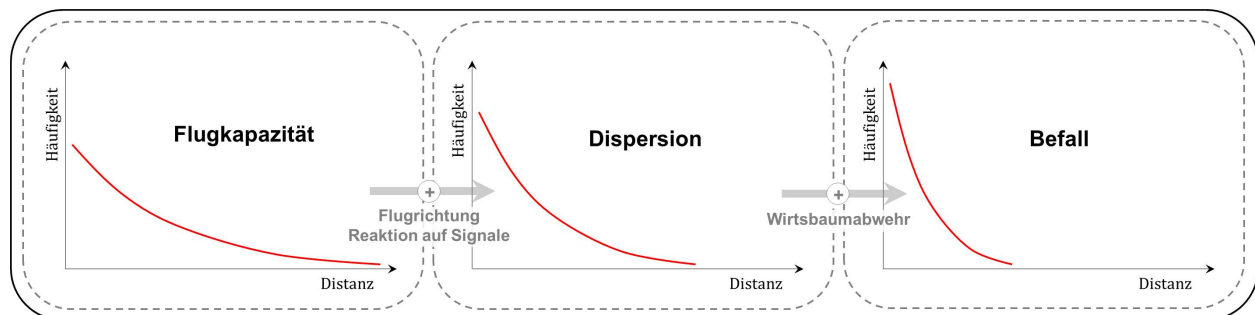


Abbildung 4.1: Schematische Darstellung des Zusammenhangs zwischen Flugkapazität, Dispersions- und Befallsgradient, welcher mit dem IPS-Modell innerhalb eines Systems untersucht werden kann.

Die in dieser Arbeit dargestellten Ergebnisse des IPS-Modells betrachten die simulierten Ausbreitungs- und Befallsmuster, die während einer Dispersionswelle von einer lokalen Quelle ausgehend entstehen. Dieses Szenario entspricht z.B. einem kleinräumigen Befallsnest in einem Wirtschaftswald, welches nicht erkannt und ausgeräumt wurde und von welchem in der Folge ein Neubefall ausgehen kann.

Im Gegensatz dazu ist die Situation im NP Bayerischer Wald langjährig von *I. typographus* überprägt. Befall, der von einer einzelnen Quelle während einer Dispersionswelle ausgeht, kann hier nicht isoliert quantifiziert werden. Ein direkter Vergleich der im Modell simulierten Befallsmuster mit den beobachteten Mustern im NP, wie in Fahse und Heurich (2011) dargestellt, ist daher weder möglich noch primäres Ziel der Modellstudie.

Die im IPS-Modell simulierten Befallsgradienten entsprechen lokalen, steil abfallenden Distanzverteilungen mit maximalen Befallsdistanzen von 200 m (3.3.2.1). In größerer Entfernung zur Quelle ist aufgrund der Ausdünnung der dispergierenden Käfer auch bei besonders anfälligen Bäumen kein Stehendbefall mehr möglich. Wenn von einer Quelle ausfliegende Käfer lediglich im Umkreis von maximal 200 m zu Befall führen

können, wie erklären sich dann Befallsdistanzen von >500 m, wie sie im NP ermittelt wurden (vgl. 3.2.1)? Anzuführen sind dafür 2 Gründe:

(1) Die Befallsdistanzen, die aus den jährlichen Luftbildern extrahiert wurden, entsprechen nicht den Befallsdistanzen einer Dispersions- und Befallswelle, wie sie das IPS-Modell abbildet, sondern überschätzen diese Distanzen. Die jährliche Befallsausbreitung, wie sie im Luftbild erscheint, setzt sich aus mehreren, aufeinander folgenden Dispersionswellen zusammen (Ausflug der F0-Generation, Anlage einer oder mehrerer Geschwisterbruten, Ausflug der F1-Generation; Harding und Ravn, 1985; Anderbrant, 1989). Somit können Distanzen von z.B. 500 m zum Vorjahresbefall, der für die Ermittlung des Befallsgradienten vereinfacht als Quelle angenommen wurde, innerhalb eines Jahres schrittweise entstehen.

(2) Der im NP ermittelte Befallsgradient umfasst im Gegensatz zum IPS-Modell eine Vielzahl lokaler Gradienten verschiedener Quellen, die miteinander interagieren und auch in größeren Entfernungen (>200 m) noch zu Stehendbefall führen können (Abb. 4.2). Größe und Abstand der Quellen beeinflussen –in Kombination mit der räumlichen Konstellation anfälliger Wirtsbäume– die Wahrscheinlichkeit für das Zustandekommen von solch isolierten Befallsflächen in der Distanz.

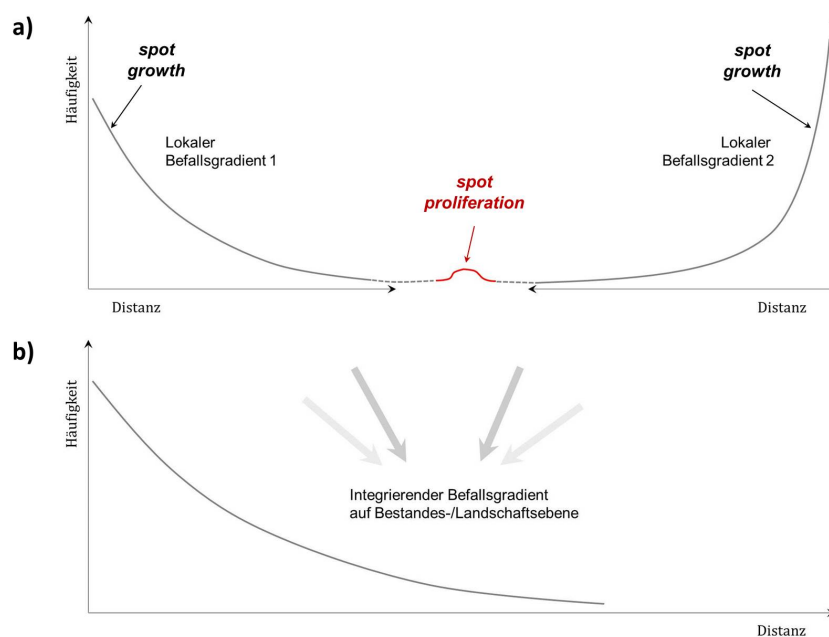


Abbildung 4.2: Schematische Darstellung der Interaktion verschiedener lokaler Befallsgradienten (a) sowie die Integration der Gradienten auf Bestandes-/Landschaftsebene (b); rot hervorgehoben ist beispielhaft ein isoliert entstandener Befall in größerer Quelledistanz, resultierend aus der Interaktion zweier Quellen.

Der Effekt von Raum, Zeit und individuellen Eigenschaften auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster

Die Ergebnisse der Sensitivitätsanalyse (3.3.1) zeigen den Einfluss sowohl von käfer- als auch von bestandes-spezifischen Parametern auf die Ausbreitungs- und Befallsmuster im Modell. Während einige käferspezifische Parameter umweltbedingt variieren können (z.B. Käferanzahl, energetische Ausstattung der startenden Käfer, Flugwellenabstand), sind andere wiederum schwer bestimmbar und aus diesem Grund in die Analyse eingeflossen (Wahrnehmungsradius, Bewegungsrichtung). Der Wahrnehmungsradius, d.h. die Distanz, in der ein Käfer Lockstoffe einer Quelle (Kairomone und Pheromone) wahrnimmt, ist als sehr sensitiver Parameter sowohl für den Sucherfolg der Käfer als auch für die Anzahl und Distanz befallener Bäume erkannt worden (3.3.1.1). Die Wahrnehmung ist stark abhängig von der Substanz selbst (z.B. (-)- α -Pinen, cis-Verbenol) sowie ihrer Konzentration, die wiederum durch variable Umweltfaktoren wie Bestandesstrukturen, Temperatur und Wind beeinflusst wird (Fares et al., 1980). Obwohl eine Bestimmung dieses Parameters in situ schwierig ist (vgl. Lehmborg, 2013), zeigt seine hohe Sensitivität für die Ausbreitungs- und Befallsmuster gleichzeitig auch die Relevanz der zukünftigen Forschung im Bereich der chemischen Kommunikation im System *P. abies* – *I. typographus* auf.

Des Weiteren wird die räumlich-zeitliche Synchronität der Wirtsbaumsuche, resultierend in hohen Angriffsdichten als sehr sensitiver Faktor auf Sucherfolg und Befallsmuster gekennzeichnet. Sie wird sowohl von der Bewegungsrichtung (3.3.1.2), als auch der Käferanzahl (3.3.1.4) und dem Flugwellenabstand (3.3.1.5) beeinflusst. Ein sehr asynchroner, verzettelter Ausflug kann verschiedene Ursachen haben: (1) eine asynchrone Entwicklung der Käfer, z.B. aufgrund unterschiedlicher Brutbedingungen, (2) eine asynchrone Ausflugsfähigkeit trotz synchron abgeschlossener Entwicklung, z.B. durch unterschiedliche Überwinterungsorte, wenn durch Schneebedeckung am Boden ein Ausfliegen verzögert wird, oder (3) wetterbedingte Ausflugsverzögerungen in Form von sehr kurzzeitigen Ausflugsperioden. Ein verdichteter Ausflug, z.B. während einer längeren Schönwetterphase, erhöht indes den Sucherfolg sowie die Befallsanzahl und -distanz deutlich. Nicht zuletzt aufgrund dieser relevanten, jedoch nicht prognostizierbaren Einflussgrößen auf die lokale Käferdichte, ist das absolute Befallsrisiko im Umfeld einer Quelle kaum vorhersagbar.

Die Modellsimulationen unterstützen die im NP gezeigten und bereits diskutierten Ergebnisse, nach denen sich Befall in epidemischen Phasen weniger stark ausbreitet und weitgehend lokal wirkt. Eine hohe Populationsdichte führt in epidemischen Phasen zu erhöhten Brutdichten im Stamm und aufgrund von intraspezifischer Konkurrenz letztlich zu geringeren Energielevel und reduzierten Befallsdistanzen (3.3.1.3). Sowohl der Sucherfolg als auch die Anzahl befallener Bäume steigt jedoch mit einer Reduktion der Energievorräte. Gründe hierfür sind die frühere Befallsbereitschaft der Käfer sowie die hohen Angriffsdichten in der Nähe der Quelle.

Als bestandesspezifischer Parameter wurde die Anzahl und räumliche Verteilung resistenter bzw. anfälliger Bäume im Bestand untersucht. Von den simulierten Beständen A, B-0.5, B-1, B-2, B-4 und C ist der großflächig geschwächte Bestand C sicherlich in der Realität selten zu finden. Dieser wird hier im Sinne eines Extremszenarios für den Vergleich mit den anderen Beständen jedoch mit berücksichtigt. Die B-Szenarien, welche zufällig verteilte geschwächte Einzelbäume in einem ansonsten großflächig resistenten Bestand aufweisen, können dagegen als realitätsnah angesehen werden. Einzelne Bäume können z.B. durch Wind-, Schneebruch oder Rindenverletzungen nach forstlichen Ernteeingriffen im Bestand vorgeschädigt sein bzw. auf ungünstigen Standorten in Trockengestress geraten (vgl. Christiansen et al., 1987). Die Resistenz (oder Anfälligkeit) eines Bestandes ist in der Praxis weder direkt quantifizierbar noch zeitlich stabil, sondern vielmehr abhängig von den wechselnden Umweltbedingungen. Aus einem relativ resistenten (B-0.5) Bestand kann beispielsweise in einem extremen Trockenjahr ein anfälligerer (B-4) Bestand werden.

Aus den Modellergebnissen geht eine klare Abhängigkeit des Befallsrisikos von der Resistenz des Bestandes hervor. Je anfälliger die Bäume im Bestand sind, desto höher sind der Sucherfolg der Käfer und die Anzahl befallener Bäume. Die Befallsdistanz ist allerdings nicht von der Anzahl sondern in erster Linie von der Verteilung der anfälligen Bäume beeinflusst. Die Befallsdistanz im resistenten Bestand ist nur geringfügig höher im Vergleich zum anfälligen Bestand. Wenige, einzelne anfällige Bäume in einem resistenten Bestand sorgen dagegen für eine deutlich größere Ausbreitung des Befalls (3.3.1.3).

In Bezug auf die 2 generellen Ausbreitungsmuster (*spot growth* und *spot proliferation*) hat die Bestandesstruktur einen deutlichen Einfluss. Anfällige Bestände fördern die direkte Ausbreitung, während das Entstehen isolierter Flächen auf dem Auffinden relativ anfälliger Bäume innerhalb eines resistenten Bestandes beruht (3.3.2.1). Anfällige Einzelbäume –stehend oder bereits liegend– in einem relativ resistenten Bestand sind sehr bedeutsam für die erfolgreiche Ausbreitung einer Buchdruckerpopulation, denn in Form von „Trittssteinen“ ermöglichen sie den Bruterfolg der ferndispersierenden Käfer. Ähnlich wie im Fall von freigestellten Bestandesrändern (3.2.3) bilden sie disperse Kristallisationspunkte für die Entstehung neuer Befallsnester und stellen auf der anderen Seite deshalb ein besonderes Risiko aus der Sicht des Waldbewirtschafters dar. Ferndispersierer haben zwar ein per se erhöhtes Mortalitätsrisiko und sind auf die Interaktion mit umliegenden Quellen angewiesen (3.3.2.1). Finden sie jedoch einen geeigneten Wirtsbaum in der Distanz, ist dieser aufgrund einer geringen Befallsdichte (3.3.2.3) durch beste Brutbedingungen gekennzeichnet: wenig intraspezifische Nahrungskonkurrenz (Botterweg, 1983; Anderbrant et al., 1985), kaum Feinde und geringes Potential für Inzucht (Byers, 2004). Ein ähnliches Schicksal wie die Ferndispersierer trifft die Pionierkäfer. Sie optimieren im Erfolgsfall die Brutbedingungen, da sie einen Wirtsbaum als Erste besiedeln, somit ausreichend Bruts substrat vorfinden und bereits früh eine kommende Generation anlegen können (Raffa, 2001; Latty und Reid, 2009). Andererseits erleiden Pionierkäfer im Zuge der Erstbesiedlung ein erhöhtes Mortalitätsrisiko infolge der noch intakten Wirtsbaumabwehr (3.3.2.4).

Schlussfolgerungen für die Anwendung im Forstschutz

Die gezeigten Auswertungen bedeuten aus forstschuttfachlicher Sicht eine genauere Kenntnis der Befallswahrscheinlichkeiten auf Bestandesebene und somit eine optimierte Basis für ein effizientes Borkenkäfermanagement. Demnach ist die unmittelbare Nähe zu (größeren) Befallsflächen im Folgejahr besonders gefährdet. Befallsflächenränder sind auch in den nachfolgenden Jahren und in größerer Quelldistanz noch stark befallgefährdet, insbesondere bei direkter Sonnenexposition. Diese als disponiert charakterisierten Bereiche sollten mit erhöhter Priorität beobachtet werden, um möglichen Befall frühzeitig zu erkennen. Ein Ausräumen von aktuellen Befallsflächen (=Quellflächen) verhindert zwar zunächst die direkte Ausbreitung, disponiert aber die Ränder der ausgeräumten Fläche in den Folgejahren in stärkerem Maße als bei Belassung des Stehendbefalls. Die Effektivität von Ausräummaßnahmen kann dadurch stark zurückgehen, da randständige Fichten nun attraktiv auf ferndispersierende Borkenkäfer wirken, welche aus umliegenden Gebieten einfliegen, in denen kein Management stattfindet (vgl. Grodzki et al., 2006). Ein weiterer negativer Effekt des (großflächigen) Ausräumens besteht in der erhöhten Windanfälligkeit der Randbäume (Peltonen, 1999), was in der Folge ebenso die Befallsdisposition erhöhen kann. Umso wichtiger erscheint das frühzeitige Erkennen und Ausräumen bereits kleinerer Befallsflächen.

Eine aktuelle Meta-Analyse (Griess und Knoke, 2011) zeigt, dass die Diversifizierung von (Fichten-) Beständen hinsichtlich einer Baumartenmischung ökonomisch sinnvoll ist, sowohl im Sinne eines optimierten Zuwachses als auch eines vorbeugenden Risikomanagements. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen ein signifikant geringeres Befallsrisiko in gemischten Beständen im Vergleich zu Fichtenreinbeständen. Zudem wird großflächiger Befall, welcher wiederum lange, sonnenexponierte Ränder verursacht, mit einer kleinräumigen Beimischung von Nicht-Fichte verhindert.

Eine Borkenkäfer-Managementzone von mindestens 500 m um Schutzgebiete wie den NP Bayerischer Wald erscheint unter Berücksichtigung der Ergebnisse der Befallsausbreitung für den Schutz umliegender Wirtschaftswälder angemessen. Um den Befall innerhalb der Managementzone zu minimieren und somit deren Pufferwirkung langfristig sicher zu stellen, sollte der entstandene Befall dort rechtzeitig und sorgfältig ausgeräumt werden.

Kapitel 5

Zusammenfassung

Die räumlich-zeitliche Ausbreitung des Buchdruckers *Ips typographus* L. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae), eines der wichtigsten Forstschädlinge in Fichtenwäldern, sowie des von ihm verursachten Befalls steht im Mittelpunkt der vorliegenden Dissertation. Der Aufbau der Arbeit folgt in Methodik und Ergebnissen 2 Hauptaspekten: (1) Analyse von langjährig dokumentierten Befallsflächenmustern im NP Bayerischer Wald (2.1 bzw. 3.1 – 3.2) und (2) individuenbasierte Modellierung einer Ausbreitungswelle und somit der komplexen Raum-Zeit-Wechselwirkungen im System Wirtsbaum – Borkenkäfer (2.2 bzw. 3.3).

Als Datengrundlage für die Auswertung der Befallsflächenmuster mittels Methoden der räumlichen Statistik dienten jährliche, hoch aufgelöste CIR-Befliegungsdaten (1988 – 2011, ca. 130 km²), die zunächst für eine Analyse aufbereitet wurden. Infolge wurden GIS-basierte Methoden sowie Verfahren der pixelbasierten Bildanalyse angewandt, um die räumlich-zeitlichen Ausbreitungsmuster basierend auf Befallswahrscheinlichkeiten zu quantifizieren. Die entwickelten Methoden und die damit ermittelten Ergebnisse sind in 3 Publikationen veröffentlicht worden ([Appendix](#)).

Modellsimulationen bieten die interessante Möglichkeit, ein System abseits der oft limitierten realen Messdaten und Analysemöglichkeiten zu untersuchen und so den Einfluss verschiedener Systemkonstellationen zu identifizieren. Das individuenbasierte, räumlich explizite Dispersionsmodell IPS (*Infestation Pattern Simulation*) betrachtet den komplexen Prozess von Ausbreitung, Wirtsbaumsuche und Befall während einer Dispersionswelle sowohl aus der Käfer- als auch aus der Wirtsbaumperspektive. Somit werden die Einflüsse von individuellen Parametern der Käferpopulation (z.B. Flugrichtung, Wahrnehmung von attraktiven Stoffen, Ausflugswellen) sowie des Bestandes, in dem sich die Käfer ausbreiten, auf die emergenten Ausbreitungs- und Befallsmuster deutlich.

Den methodischen Schlussfolgerungen aus dieser Arbeit (1) folgt eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten inhaltlichen Erkenntnisse (2):

(1)

- Mit Hilfe eines entwickelten Algorithmus konnte erstmals die im Luftbild erkannte Befallsfläche in eine tatsächlich entstandene Befallsfläche umgerechnet werden. Damit werden statistische Auswertungen im direkten Bezug zum Befallszeitraum möglich. (2.1.3.1)
- Befallsflächen eignen sich aufgrund ihrer Inhomogenität in Form und Größe nicht für punktapproximierte räumliche Statistik. Die Definition der Flächen als *random sets* wird als zweckmäßig angesehen. (2.1.4)
- GIS-basierte Verfahren und pixelbasierte Bildanalyse-Verfahren werden als geeignete Methoden zur Anwendung räumlicher Statistik (Distanzmethode, Kreuzkorrelation) auf die Verteilung von Befallsflächen erkannt und genutzt. Der entscheidende Vorteil von Bildanalyse-Verfahren gegenüber GIS-basierten Verfahren ist die sehr hohe räumliche Auflösung. (2.1.4)
- Das IPS-Modell ermöglicht Erkenntnisse über das System *P. abies – I. typographus*, welche weder in Labor- noch in Freilandexperimenten gewonnen werden können. Individuenbasierte Modellierung eröffnet daher –in Verbindung mit den genannten Experimenten– neue Optionen für ein Prozess- und Systemverständnis. (2.2)

(2)

- Die Befalldynamik im Zeitraum 1989 – 2011 im NP Bayerischer Wald umfasst mehrere endemische und epidemische Phasen. Die Populationsphasen haben keinen Einfluss auf Größe und Form der Befallsflächen, jedoch auf deren Distanz zum angenommenen Quellbefall. In epidemischen Phasen erfolgt der Befall quellnäher als in endemischen Phasen. (3.1, 3.2.1)
- Im langjährigen Mittel beider Phasen kommt es innerhalb einer 100 m-Distanz zur Quelle zu etwa 65%, in einer 500 m-Distanz zu 95% des Gesamtbefalls. Sowohl der Befallsgradient als auch die Befallswahrscheinlichkeit sind Potenzfunktionen der Quelldistanz. (3.2.1)
- Befallsflächenränder nehmen eine besondere Stellung hinsichtlich ihrer Befallsdisposition ein. Sowohl die Ränder ausgeräumter als auch die Ränder belassener Befallsflächen weisen im Vergleich zum Bestandesinneren bzw. zu natürlichen Bestandesrändern eine höhere Befallswahrscheinlichkeit auf. Der positive Einfluss von erhöhter Sonneneinstrahlung auf die Disposition wird dadurch gezeigt, dass ausgeräumte Ränder unabhängig von ihrer Quelldistanz im 2. bis 5. Jahr etwa doppelt so häufig befallen werden wie gleichaltrige belassene Ränder; insbesondere im südorientierten Randsektor. (3.2.3)
- Die Ausbreitungsrichtung eines aktuellen Befalls ist ebenfalls richtungsabhängig. West- und südwestorientierte (d.h. sonnenexponierte) Ränder werden bevorzugt befallen, nordorientierte dagegen gemieden. (3.2.2)

- Der Fichtenanteil in einem Bestand beeinflusst die Befallswahrscheinlichkeit im Bestand positiv, insbesondere Fichtenreinbestände sind befallsdisponiert. Ebenso wurde der Abstand zu Nicht-Fichten als befallsfördernder Faktor erkannt. (3.2.4)
- Den Sucherfolg der Käfer beeinflussen sowohl individuelle Variablen (Wahrnehmungsradius, Bewegungsrichtung) als auch Faktoren, die die Käferdichte bestimmen (Distanz zur Quelle, Käferanzahl, Flugwelle). Als dritter Faktor spielt die Verfügbarkeit von Ressourcen (anfällige Bäume im Bestand) eine wichtige Rolle. (3.3.1, 3.3.2)
- Die maximale Befallsdistanz ist stark abhängig vom die Quelle umgebenden Bestand. Dispers im Bestand verteilte anfällige Bäume fördern die Ausbreitung des Befalls am besten. Im IPS-Modell werden von einer Quelle aus jedoch keine Distanzen >200 m erreicht. Erfolgreiche Ferndispersion (z.B. >200 m, analog den NP-Mustern) ist demnach nur möglich, wenn weitere Quellen in der Umgebung vorhanden sind (dann ist auch Primärbefall möglich) bzw. an bereits geschädigten Wirtsbäumen (Sekundärbefall). (3.3.1, 3.3.2)
- Die Primärattraktivität später befallener Wirtsbäume sowie die Befallsdichten der Käfer im Baum sind distanzabhängig. Mit zunehmender Distanz zur Quelle sind Käfer auf zunehmend attraktivere Wirtsbäume angewiesen. Die Befallsdichten im Baum sinken analog der Käferdichten während der Dispersion im Raum. (3.3.2.2, 3.3.2.3)
- Der Abstand der Flugwellen (abhängig z.B. von der Entwicklung der Käfer im Stamm oder von witterungsabhängigen Ausflugsbedingungen) beeinflusst den Sucherfolg ebenso wie der Ausflugszeitpunkt eines Käfers. Insbesondere in resistenten Beständen erleiden die ersten Flugwellen ein deutlich höheres Mortalitätsrisiko (Pionierkäfer). Käfer mittlerer Flugwellen sind dagegen gekennzeichnet durch hohe Sucherfolge in näherer Quelldistanz. (3.3.1.5, 3.3.2.4)

In einer abschließenden Diskussion (4) werden die simulierten Modellergebnisse mit den beobachteten Ausbreitungsmustern des NP Bayerischer Wald in Beziehung gesetzt und hinsichtlich ihrer Relevanz für die aktuelle und angewandte Forschung sowie in Bezug auf ein effizientes Borkenkäfermanagement diskutiert.

Kapitel 6

Summary

The spatio-temporal dispersal and its related infestation pattern of one of the most serious pest species in spruce forests, the European spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) is focused on in this dissertation. It is structured considering the two main aspects both in the methods and the results section: (1) analysis of long-term documented yearly infestation patterns in the Bavarian Forest National Park (2.1 and 3.1 – 3.2), as well as (2) individual-based modeling of a single dispersal wave and thus, of the complex space-time-interactions within the host – bark beetle system (2.2 and 3.3).

High-resolution aerial CIR-imagery, providing information about the yearly infestation progress (1988 – 2011, ca. 130 km²), was firstly pre-processed and afterwards used for applying spatial statistics to the infestation pattern analysis. Spatio-temporal patterns were characterized by quantification of infestation probability, applying both GIS-based and pixel-based image analysis tools. The developed methods and the relating results are published in 3 publications ([Appendix](#)).

In addition, model simulations offered the opportunity to identify effects of different system constellations far beyond the limitations of real-world data and experiments. The individual-based, spatially explicit dispersion model IPS (*Infestation Pattern Simulation*) addresses the complex process of beetle dispersal, foraging, host recognition and infestation during one single dispersal wave. It considers both beetle and host tree perspectives: a clear effect of individual parameters related to beetle population (e.g. flight direction, sensing of volatile attractants, timing of dispersal) and stand-related parameters is shown to influence emergent patterns of dispersal and infestation.

In the following methodological conclusions (1) and the most important results (2) featured by this dissertation are summarized:

(1)

- A novel algorithm was developed which allowed spatial and temporal separation of infested area detected in the aerial imagery. This gives the opportunity to apply time-related statistics on the remote-sensed infestation data. (2.1.3.1)
- Infestation patches were characterized as highly inhomogeneous in size and shape. Thus defining them as *random sets* rather than as point approximations was considered appropriate for applying spatial statistics. (2.1.4)
- GIS-based approaches and pixel-based image analysis are both considered and applied as suitable tools to investigate the spatial distribution of infestation patches (*distance method* and *cross-correlation*). The most obvious advantage of image analysis compared to GIS-based approaches is the finer spatial resolution of the results. (2.1.4)
- The IPS-model provides insights into the system *P. abies – I. typographus*, which are impossible to obtain using conventional laboratory- or field-based experiments. In combination with such experiments, individual-based modeling offers new options for a deeper knowledge of processes governing the system. (2.2)

(2)

- Dynamics of infestation are characterized by several consecutive endemic and epidemic phases in the period from 1989 to 2011 in the Bavarian Forest National Park. It is shown that different gradation stages have no influence on size or shape of infestation patches, but in fact on their spreading distances from the assumed source patches. In epidemics distance distribution exhibits a more leptokurtic gradient than in endemics. (3.1, 3.2.1)
- When considering a long-term mean and pooling both gradation stages, 65% of subsequent infestations occur within a 100 m distance to the previous year infestations, and 95% within a 500 m distance. The infestation gradient as well as the probability that a spruce tree has been infested can be described as power-law functions of source distance. (3.2.1)
- Edges of previous infestations patches are highly disposed to infestations in the following years. The probability of successful attack is shown to be significantly higher at edges of cleared and non-cleared infestations compared to the stand interior and natural, permanent forest edges. Moreover, a positive effect of sun exposition on the infestation probability is revealed. The risk at edges of cleared patches is twice as high as at non-cleared edges, considering comparable spatial (source distance 50-500 m) and temporal (the 2nd to 5th year) aspects. Furthermore, the disposition of recently cleared edges is highly affected by the edge orientation. (3.2.3)

- Results also show a directional preference regarding direct patch proliferation: west- and southwest-oriented (i.e. sun-exposed) edge sectors of source patches are more disposed for subsequent infestations than north-oriented edge sectors. (3.2.2)
- The proportion of spruce within a stand is shown to be positively related to the probability of infestation. Stands with more than 80% spruce are particularly susceptible to infestations. In addition, the distance to non-spruce trees is revealed to enhance infestation probability. (3.2.4)
- Both, beetle-related individual variables such as search distance and move angle, and factors determining beetle density such as source distance, timing and number of beetles starting affect success of an attack. As a third factor the availability of resources, i.e. less resistant host trees within a stand, plays an important role. (3.3.1, 3.3.2)
- The maximum infestation distance strongly depends on the disposition within a stand. The existence of scattered, less resistant trees highly facilitates a spatial spread of infestation. Results of IPS-model simulations show infestation distances less than 200 m from a source. Successful attacks in farther distances (e.g. >200 m, as shown in the National Park) may only occur in case of an interaction of several sources (primary infestation) or in case of previously damaged hosts (secondary infestation). (3.3.1, 3.3.2)
- Both, primary attractiveness of later infested trees and attack density at the host are source distance dependent. The farther a beetle migrates, the stronger it depends on finding very attractive hosts. Densities at colonized trees decrease with increasing source distance and therefore well reflect densities of dispersing beetles in space. (3.3.2.2, 3.3.2.3)
- The lag of starting beetles (e.g. depending on within-tree beetle development or climate-related flight conditions) affects the population success as much as the timing of a start. Particularly in resistant stands the first starting beetles (pioneers) suffer an increased mortality risk, whereas beetles starting at medium flight waves are most successful and colonize less distant trees. (3.3.1.5, 3.3.2.4)

In the concluding discussion (4) both main aspects, the simulated results from the IPS-model and the observed natural pattern from the Bavarian Forest National Park are related to each other. They are discussed with regard to their relevance for recent and applied research as well as to efficient bark beetle management measures.

Literaturverzeichnis

- Allan, R. J. (2010). Survey of agent based modelling and simulation tools. Technical Report DL-TR-2010-007, Canadian Forest Service, Science and Technology Facilities Council, Warrington, UK.
- Anderbrant, O. (1989). Reemergence and second brood in the bark beetle *Ips typographus*. *Holarctic Ecology* 12, 494–500.
- Anderbrant, O., F. Schlyter und G. Birgersson (1985). Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 45, 89–98.
- Angst, A., R. Rüegg und B. Forster (2012). Declining bark beetle densities (*Ips typographus*, Coleoptera: Scolytinae) from infested Norway spruce stands and possible implications for management. *Psyche*, Artikel-ID: 321084, 1–7.
- Annala, E. (1969). Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Annales Zoologici Fennici* 6, 161–208.
- Aukema, B. H., M. K. Clayton und K. F. Raffa (2005). Modeling flight activity and population dynamics of the pine engraver, *Ips pini*, in the great lakes region: effects of weather and predators over short time scales. *Population Ecology* 47, 61–69.
- Baier, P. und R. Bader (1997). Monoterpene content and monoterpene emission of Norway spruce bark and their relation to the primary attraction of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 11, 639–643.
- Baier, P., J. Pennerstorfer und A. Schopf (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.
- Bakke, A. (1989). The recent *Ips typographus* outbreak in Norway: experiences from a control program. *Holarctic Ecology* 12, 515–519.

- Becker, T. und H. Schröter (2001). Die Ausbreitung des Borkenkäferbefalls im Bereich von Sturmwurf-Sukzessionsflächen. *Berichte Freiburger Forstliche Forschung* 26, Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg.
- Birgersson, G., F. Schlyter, J. Löfqvist und G. Bergström (1984). Quantitative variation of pheromone components in the spruce bark beetle *Ips typographus* from different attack phases. *Journal of Chemical Ecology* 10, 1029–1055.
- Blomquist, G. J., R. Figueroa-Teran, A. Mory, M. M. Song, A. Gorzalski, N. L. Abbott, E. Chang und C. Tittiger (2010). Pheromone production in bark beetles. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 40, 699–712.
- Bohlander, F. (1996). Zum energetischen Status des Buchdruckers *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- Botterweg, P. F. (1983). The effect of attack density on size, fat content and emergence of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. *Journal of Applied Entomology* 96, 47–55.
- Burnell, D. G. (1977). A dispersal-aggregation model for mountain pine beetle in lodgepole pine stands. *Researches on Population Ecology* 19, 99–106.
- Byers, J. A. (1996). An encounter rate model of bark beetle populations searching at random for susceptible host trees. *Ecological Modelling* 91, 57–66.
- Byers, J. A. (1999). Effects on attraction radius and flight paths on catch of scolytid beetles dispersing outward through rings of pheromone traps. *Journal of Chemical Ecology* 25, 985–1005.
- Byers, J. A. (2000). Wind-aided dispersal of simulated bark beetles flying through forests. *Ecological Modelling* 125, 231–243.
- Byers, J. A. (2004). Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape. In F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, und H. F. Evans (Hrsg.), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*, S. 89–134. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Byers, J. A. (2009). Modeling distributions of flying insects: effective attraction radius of pheromone in two and three dimensions. *Journal of Theoretical Biology* 256, 81–89.
- Byers, J. A. (2012). Estimating insect flight densities from attractive trap catches and flight height distributions. *Journal of Chemical Ecology* 38, 592–601.
- Campbell, S. A. und J. H. Borden (2009). Additive and synergistic integration of multimodal cues of both hosts and non-hosts during host selection by woodboring insects. *Oikos* 118, 553–563.

- Cariboni, J., D. Gatelli, R. Riska und A. Satelli (2007). The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecological Modelling* 203, 167–182.
- Christiansen, E. und A. Bakke (1997). Does drought really enhance *Ips typographus* epidemics? – A Scandinavian perspective. In J.-C. Grégoire, A. M. Liebhold, F. M. Stephen, K. R. Day, und S. M. Salom (Hrsg.), *Proceedings: Integrating cultural tactics into management of bark beetle and reforestation pests*, GTR-NE-236, S. 163–171. USDA Forest Service.
- Christiansen, E., R. H. Waring und A. A. Berryman (1987). Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships. *Forest Ecology and Management* 22, 89–106.
- Chubatý, A. M., B. D. Roitberg und C. Li (2009). A dynamic host selection model for mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins. *Ecological Modelling* 220, 1241–1250.
- Coeln, M., Y. Niu und E. Führer (1996). Temperature-related development of spruce bark beetles in montane forest formations (Coleoptera: Scolytidae). *Entomologia Generalis* 21, 37–54.
- DeAngelis, D. L., und K. A. Rose (1992). Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? In D. L. DeAngelis und L. J. Gross (Hrsg.), *Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities, and ecosystems*, S. 67–87. New York: Chapman and Hall.
- Di Cola, G., G. Gilioli und J. Baumgärtner (1999). Mathematical models for age-structured population dynamics. In C. B. Huffaker und A. P. Gutierrez (Hrsg.), *Ecological Entomology* (2. Aufl.), S. 503–534. New York: Wiley.
- Dimitri, L., U. Gebauer, R. Losekrug und O. Vaupel (1992). Influence of mass trapping on the population dynamic and damage-effect of bark beetles. *Journal of Applied Entomology* 114, 103–109.
- Dodds, K. J., S. L. Garman und D. W. Ross (2006). Landscape analysis of Douglas-fir beetle populations in Northern Idaho. *Forest Ecology and Management* 231, 119–130.
- Duelli, P., P. Zahradnik, M. Knizek und B. Kalinova (1997). Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and the efficiency of pheromone traps. *Journal of Applied Entomology* 121, 297–303.
- Dworschak, K. (2013). Ecophysiology of the European spruce bark beetle (*Ips typographus* L.): factors affecting individual fitness, dispersal and population dynamics. Dissertation, Technische Universität München.
- Edburg, S. L., J. A. Hicke, P. D. Brooks, E. G. Pendall, B. E. Ewers, U. Norton, D. Gochis, E. D. Gutmann und A. J. H. Meddens (2012). Cascading impacts of bark beetle-caused tree mortality on coupled biogeophysical and biogeochemical processes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10, 416–424.
- Eidmann, H. H. (1997). Impact of bark beetles on forests and forestry in Sweden. *Journal of Applied Entomology* 114, 193–200.

- Escherich, K. (1923). *Die Forstinsekten Mitteleuropas. 2. Band: Urinsekten, Geradflügler, Netzflügler und Käfer*. Berlin: Parey.
- Esker, P. D., A. H. Sparks, G. Antony, M. Bates, W. Dall'Aqua, E. E. Frank, L. Huebel, V. Segovia und K. Garrett (2007). Ecology and epidemiology in R: modeling dispersal gradients. *The Plant Health Instructor*.
- 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.
- Fahse, L. und M. Heurich (2011). Simulation and analysis of outbreaks of bark beetle infestations and their management at the stand level. *Ecological Modelling* 222, 1833–1846.
- FAO (2010). Global forest resources assessment 2010. FAO Forestry paper 163. Bericht, Ernährungs- und Landwirtschaftsorganisation der Vereinten Nationen, Rom.
- Fares, Y., P. J. H. Sharpe und C. E. Magnuson (1980). Pheromone dispersion in forests. *Journal of Theoretical Biology* 84, 335–359.
- Fettig, C. J., K. D. Klepzig, R. F. Billings, A. S. Munson, T. E. Nebeker, J. F. Negrón und J. T. Nowak (2007). The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. *Forest Ecology and Management* 238, 24–53.
- Führer, E., J. Lindenthal und P. Baier (1997). Tree mortality in Norway spruce: Relations between the premortal tree vigour dynamics and the attack by phloeophagous insects. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 11, 645–648.
- Filella, I., M. J. Wilkinson, J. Llusà, N. Hewitt und J. Peñuelas (2007). Volatile organic compounds emissions in Norway spruce (*Picea abies*) in response to temperature changes. *Physiologia Plantarum* 130, 58–66.
- Forsse, E. und C. Solbeck (1985). Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. *Journal of Applied Entomology* 100, 47–57.
- Franceschi, V. R., P. Krokene, E. Christiansen und T. Krekling (2005). Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist* 167, 353–376.
- Franklin, A. J. und J.-C. Grégoire (1999). Flight behaviour of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in an environment without pheromones. *Annals of Forest Science* 56, 591–598.
- Franklin, A. J. und J.-C. Grégoire (2001). Dose-dependent response and preliminary observations on attraction range of *Ips typographus* to pheromones at low release rates. *Journal of Chemical Ecology* 27, 2425–2435.

- Fraunhofer ITWM (2011). MAVIlib - modular algorithms for volume images, C++ library. <http://www.mavi-3d.de>.
- Geiszler, D. R., V. F. Gallucci und R. I. Gara (1980). Modeling the dynamics of mountain pine beetle aggregation in a lodgepole pine stand. *Oecologia* 46, 244–253.
- Grégoire, J.-C. und H. F. Evans (2004). Damage and control of BAWBILT organisms, an overview. In F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, und H. F. Evans (Hrsg.), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*, S. 19–37. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Gries, G. (1984). Zur Bedeutung des Reifungsfrasses für die Dispersion des Kupferstechers (*Pityogenes chalcographus* L., Col., Scolytidae) und zum Dispersionsverhalten des Buchdruckers (*Ips typographus* L., Col., Scolytidae). Dissertation, Georg-August-Universität, Göttingen.
- Gries, G. (1985). Zur Frage der Dispersion des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). *Journal of Applied Entomology* 99, 12–20.
- Gries, G., R. Nolte und W. Sanders (1989). Computer simulated host selection in *Ips typographus*. *Entomologia experimentalis et applicata* 53, 211–217.
- Griess, V. C. und T. Knoke (2011). Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. *Canadian Journal of Forest Research* 41, 1141–1159.
- Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. U. Jepsen, C. Jørgensen, W. M. Mooij, B. Müller, G. Pe'er, C. Piou, S. F. Railsback, A. M. Robbins, M. M. Robbins, E. Rossmanith, N. Rüger, E. Strand, S. Souissi, R. A. Stillman, R. Vabø, U. Visser und D. L. DeAngelis (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198, 115–126.
- Grimm, V., U. Berger, D. L. DeAngelis, J. G. Polhill, J. Giske und S. F. Railsback (2010). The ODD protocol: a review and first update. *Ecological Modelling* 221, 2760–2768.
- Grimm, V. und S. F. Railsback (2005). *Individual-based modelling and ecology*. Princeton University Press.
- Grodzki, W. (2004). Some reactions of *Ips typographus* (L.) (Col.: Scolytidae) to changing breeding conditions in a forest decline area in the Sudeten Mountains, Poland. *Journal of Pest Science* 77, 43–48.
- Grodzki, W., R. Jakuš, E. Lajzová, Z. Sitková, T. Maczka und Škvarenina J. (2006). Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. *Annals of Forest Science* 63, 55–61.

- Hanisch, K.-H. (1984). Some remarks on estimators of the distribution function of nearest neighbour distance in stationary spatial point processes. *Mathematische Operationsforschung und Statistik* 15, 409–412.
- Harding, S. und H. P. Ravn (1985). Seasonal activity of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in Denmark. *Journal of Applied Entomology* 99, 123–131.
- Hargrove, W. W. und J. D. Westervelt (2012). An implementation of the pathway analysis through habitat (PATH) algorithm using NetLogo. In J. D. Westervelt und G. L. Cohen (Hrsg.), *Ecologist-developed spatially-explicit dynamic landscape models*, S. 211–222. Springer.
- Hawkes, C. (2009). Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *Journal of Animal Ecology* 78, 894–906.
- Heavilin, J. und J. Powell (2008). A novel method of fitting spatio-temporal models to data, with applications to the dynamics of mountain pine beetles. *Natural Resource Modeling* 21, 489–524.
- Hedgren, P. O., L. M. Schroeder und J. Weslien (2003). Tree killing by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at stand edges with and without colonized spruce trees. *Agricultural and Forest Entomology* 5, 67–74.
- Heurich, M. (2001). Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach großflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. In M. Heurich (Hrsg.), *Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall*, Wissenschaftliche Reihe 14, S. 99–176. Bayerische Staatsforstverwaltung.
- Heurich, M., T. Ochs, T. Andresen und T. Schneider (2010). Object-oriented image analysis for the semi-automatic detection of dead trees following a spruce bark beetle (*Ips typographus*) outbreak. *European Journal of Forest Science* 129, 313–324.
- Heurich, M., A. Reinelt und L. Fahse (2001). Buchdrucker Massenvermehrung im Nationalpark Bayerischer Wald. In M. Heurich (Hrsg.), *Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall*, Wissenschaftliche Reihe 14, S. 9–48. Bayerische Staatsforstverwaltung.
- Hietz, P., P. Baier, I. Offenthaler, E. Führer, S. Rosner und H. Richter (2005). Tree temperatures, volatile organic emissions, and primary attraction of bark beetles. *Phyton* 45, 341–354.
- Hughes, J., A. Fall, L. Safranyik und K. P. Lertzman (2006). Modeling the effect of landscape pattern on mountain pine beetles. Information Report BC-X-407, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre, Victoria, British Columbia.
- Illian, J., A. Penttinen, H. Stoyan und D. Stoyan (2008). *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Chichester: Wiley.

- Jactel, H., J. Petit, M.-L. Desprez-Loustau, S. Delzon, D. Piou, A. Battisti und J. Koricheva (2012). Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18, 267–276.
- Jakuš, R. (1995). Bark beetle (Col., Scolytidae) communities and host and site factors on tree level in Norway spruce primeval natural forest. *Journal of Applied Entomology* 119, 643–651.
- Jakuš, R., M. Edwards-Jonášová, P. Cudlín, M. Blaženec, M. Ježik, F. Havlíček und I. Moravec (2011). Characteristics of Norway spruce trees (*Picea abies*) surviving a spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak. *Trees* 25, 965–973.
- Jakuš, R., L. Zajíčková, P. Cudlín, M. Blaženec, M. Turčani, M. Ježik, F. Lieutier und F. Schlyter (2011). Landscape-scale *Ips typographus* attack dynamics: from monitoring plots to GIS-based disturbance models. *iForest* 4, 256–261.
- Jeger, M. J. (1999). Improved understanding of dispersal in crop pest and disease management: current status and future directions. *Agricultural and Forest Meteorology* 97, 331–349.
- Jönsson, A. M., G. Appelberg, S. Harding und L. Barring (2009). Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology* 15, 486–499.
- Kausrud, K., J.-C. Grègoire, O. Skarpaas, N. Erbilgin, M. Gilbert und N. C. Økland, B. Stenseth (2011). Trees wanted – Dead or alive! Selection and population dynamics in tree-killing bark beetles. *PLoS ONE* 6, e18274.
- Kausrud, K., B. Økland, O. Skarpaas, J.-C. Grègoire, N. Erbilgin und N. C. Stenseth (2012). Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews* 87, 34–51.
- Kenis, M., B. Wermelinger und J.-C. Grègoire (2004). Reserach on parasitoids and predators of Scolytidae – a review. In F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J.-C. Grègoire, und H. F. Evans (Hrsg.), *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*, S. 237–290. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Kesselmeier, J. und M. Staudt (1999). Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry* 33, 23–88.
- Key, T., T. A. Warner, J. B. McGraw und M. A. Fajan (2001). A comparison of multispectral and multitemporal information in high spatial resolution imagery for classification of individual tree species in a temperate hardwood forest. *Remote Sensing of Environment* 75, 100–112.

- Koleva, P., N. Kolev, A. Schopf und R. Wegensteiner (2012). Untersuchungen zur Effizienz von insektizidbehandelten Fanghölzern gegen den Buchdrucker *Ips typographus* (Coleoptera, Curculionidae). *Forstschutz aktuell* 54, 16–21.
- Komonen, A., L. M. Schroeder und J. Weslien (2011). *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in southern Sweden. *Journal of Applied Entomology* 135, 132–141.
- Latty, T. M. und M. L. Reid (2009). First in line or first in time? Effects of settlement order and arrival date on reproduction in a group-living beetle *Dendroctonus ponderosae*. *Journal of Animal Ecology* 78, 549–555.
- Lausch, A., L. Fahse und M. Heurich (2011). Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: a long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and Management* 261, 233–245.
- Lausch, A., M. Heurich und L. Fahse (2013). Spatio-temporal infestation patterns of *Ips typographus* (L.) in the Bavarian Forest National Park, Germany. *Ecological Indicators* 31, 73–81.
- Leckie, D. G., F. A. Gougeon, N. Walsworth und D. Paradine (2002). Stand delineation and composition estimation using semi-automated individual tree crown analysis. *Remote Sensing of Environment* 85, 355–369.
- Lehmberg, L. (2013). Emission von Kommunikationsstoffen des Buchdruckers: Effekt auf Artgenossen und zeitlicher Verlauf. Dissertation, Technische Universität München.
- Lewis, M. A., W. Nelson und C. Xu (2010). A structured threshold model for mountain pine beetle outbreak. *Bulletin of Mathematical Biology* 72, 565–589.
- Lobinger, G. (1994). Air temperature as a limiting factor for flight activity of two species of pine bark beetles, *Ips typographus* L. and *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz und Umweltschutz* 67, 14–17.
- Logan, J. A., P. White, B. J. Bentz und J. A. Powell (1998). Model analysis of spatial patterns in mountain pine beetle outbreaks. *Theoretical Population Biology* 53, 236–255.
- Lomnicki, A. (1992). Population ecology from the individual perspective. In D. L. DeAngelis und L. J. Gross (Hrsg.), *Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems*, S. 3–17. New York: Chapman and Hall.
- Lomnicki, A. (2011). *Individual-based models in population ecology*. eLS, Chichester: Wiley.
- Mazid, M., T. A. Khna und F. Mohammad (2011). Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants. *Biology and Medicine* 3, 232–249.

- Meier, F., R. Gall und B. Forster (2003). Ursachen und Verlauf der Buchdrucker-Epidemien (*Ips typographus* L.) in der Schweiz von 1984 bis 1999. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 154, 437–441.
- Merker, E. (1951). Das Wetter der Jahre 1949–1950 und sein Einfluß auf die Massenvermehrung des großen Fichtenborkenkäfers in Südbaden. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 123, 213–233.
- Mezei, P., R. Jakuš, M. Blaženec, S. Belánová und J. Šmídt (2011). Population dynamics of spruce bark beetle in a nature reserve in relation to stand edges conditions. *Folia Oecologica* 38, 73–79.
- Mitchell, R. G. und H. K. Preisler (1991). Analysis of spatial patterns of lodgepole pine attacked by outbreak populations of the mountain pine beetle. *Forest Science* 37, 1390–1408.
- Müller, J., H. Bussler, M. Gossner, T. Rettelbach und P. Duelli (2008). The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation* 17, 2979–3001.
- Mulock, P. und E. Christiansen (1986). The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. *Forest Ecology and Management* 14, 125–132.
- Nathan, R., G. Perry, J. T. Cronin, A. E. Strand und M. L. Cain (2003). Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103, 261–273.
- Nelson, W. A. und M. A. Lewis (2008). Connecting host physiology to host resistance in the conifer-bark beetle system. *Theoretical Ecology* 1, 163–177.
- Nelson, W. A., A. Potapov, M. A. Lewis, A. E. Hundsdoerfer und F. He (2008). Balancing ecological complexity in predictive models: a reassessment of risk models in the mountain pine beetle system. *Journal of Applied Ecology* 45, 248–257.
- Netherer, S. und U. Nopp-Mayr (2005). Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management – rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *Forest Ecology and Management* 207, 99–107.
- Netherer, S. und J. Pennerstorfer (2001). Parameters relevant for modelling the potential development of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Integrated Pest Management Reviews* 6, 177–184.
- Nuske, R. S., S. Sprauer und J. Saborowski (2009). Adapting the pair-correlation function for analysing the spatial distribution of canopy gaps. *Forest Ecology and Management* 259, 107–116.
- Němec, V., V. Zúmr und P. Starý (1993). Studies on the nutritional state and the response to aggregation pheromones in the bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 116, 358–363.

- Økland, B. und O. N. Bjørnstad (2006). A resource-depletion model of forest insect outbreaks. *Ecology* 87, 283–290.
- Økland, B., O. Skarpaas und K. Kausrud (2009). Threshold facilities of interacting species. *Population Ecology* 51, 513–523.
- Overbeck, M. und M. Schmidt (2012). Modelling infestation risk of Norway spruce by *Ips typographus* (L.) in the Lower Saxon Harz Mountains (Germany). *Forest Ecology and Management* 226, 115–125.
- Peltonen, M. (1999). Windthrows and dead-standing trees as bark beetle breeding material at forest-clearcut edges. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14, 505–511.
- Pérez, L. und S. Dragičević (2011). ForestSimMPB: a swarming intelligence and agent-based modelling approach for mountain pine beetle outbreaks. *Ecological Informatics* 6, 62–72.
- Powers, J. S., P. Sollins, M. E. Harmon und J. A. Jones (1999). Plant-pest interactions in time and space, a Douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. *Landscape Ecology* 14, 105–120.
- Pureswaran, D. S. und J. H. Borden (2005). Primary attraction and kairomonal host discrimination in three species of *Dendroctonus* (Coleoptera: Scolytidae). *Agricultural and Forest Entomology* 7, 219–230.
- Raffa, K. (2001). Mixed messages across multiple trophic levels: the ecology of bark beetle chemical communication systems. *Chemoecology* 11, 49–65.
- Raffa, K. F., B. H. Aukema, B. J. Bentz, A. Carroll, J. A. Hicke, M. G. Turner und W. H. Romme (2008). Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience* 58, 501–517.
- Raffa, K. F. und A. A. Berryman (1983). The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecological Monographs* 53, 27–49.
- Railsback, S. F. und V. Grimm (2012). *Agent-based and individual-based models: a practical introduction*. Princeton University Press.
- Rall, H. und K. Martin (2002). Luftbildauswertung zur Waldentwicklung im Nationalpark Bayerischer Wald 2001. Berichte aus dem Nationalpark 1, Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, Grafenau.
- Rands, S., R. Pettifor, J. Rowcliffe und G. Cowlshaw (2004). State-dependent foraging rules for social animals in selfish herds. *Proceedings of the Royal Society B* 271, 2613–2620.
- Ravn, H. P. (1985). Expansion of the populations of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) and their local dispersal following gale disaster in Denmark. *Journal of Applied Entomology* 99, 26–33.

- Robertson, C., T. A. Nelson und B. Boots (2007). Mountain pine beetle dispersal: the spatial-temporal interactions of infestations. *Forest Science* 53, 395–405.
- Rossi, J.-P., J.-C. Samalens, D. Guyon, I. van Halder, H. Jactel, P. Menassieu und D. Piou (2009). Multiscale spatial variation of the bark beetle *Ips sexdentatus* damage in a pine plantation forest (Landes de Gascogne, Southwestern France). *Forest Ecology and Management* 257, 1551–1557.
- Roughgarden, J., A. Bergman, S. Shafir und C. Taylor (1996). Adaptive computation in ecology and evolution: a guide for future research. In R. K. Belew und M. Mitchell (Hrsg.), *Adaptive individuals in evolving populations: models and algorithms*, SFI Studies in the Sciences of Complexity, 26, S. 25–32. Addison-Wesley, USA.
- Salau, K., M. L. Schoon, J. A. Baggio und M. A. Janssen (2012). Varying effects of connectivity and dispersal on interacting species dynamics. *Ecological Modelling* 242, 81–91.
- Saltelli, A., M. Ratto, T. Andres, F. Campolongo, J. Cariboni, D. Gatelli, M. Saisana und S. Tarantola (2008). *Global sensitivity analysis. The primer*. Chichester: Wiley.
- Schlyter, F. (1992). Sampling range, attraction range, and effective attraction radius: estimates of trap efficiency and communication distance in coleopteran pheromone and host attractant systems. *Journal of Applied Entomology* 114, 439–454.
- Schlyter, F., G. Birgersson und A. Leufven (1989). Inhibition of attraction to aggregation pheromone by verbenone and ipsenol – density regulation mechanisms in bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 15, 2263–2277.
- Schroeder, L. M. und H. H. Eidmann (1993). Attacks of bark- and wood-boring coleoptera on snow-broken conifers over a two-year period. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8, 257–265.
- Schroeder, L. M. und A. Lindelöw (2002). Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology* 4, 47–56.
- Schütz, J.-P., M. Götz, W. Schmid und D. Mandallaz (2006). Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica* L.) forest stands to storms and consequences for silviculture. *European Journal of Forest Research* 125, 261–302.
- Schwerdtfeger, F. (1955). Pathogenese der Borkenkäfer-Epidemie 1946-1950 in Nordwestdeutschland. Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und Mitteilungen der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 13/14, Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.

- Seidl, R., P. Baier, W. Rammer, A. Schopf und M. J. Lexer (2007). Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecological Modelling* 206, 383–399.
- Seidl, R., P. M. Fernandes, T. F. Fonseca, F. Gillet, A. M. Jönsson, K. Merganičová, S. Netherer, A. Arpacı, J.-D. Bontemps, H. Bugmann, J. R. González-Olabarria, P. Lasch, C. Meredieu, F. Moreira, M.-J. Schelhaas und F. Mohren (2011). Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling* 222, 903–924.
- Stoyan, D., W. S. Kendall und J. Mecke (1995). *Stochastic geometry and its application* (2. Aufl.). Chichester: Wiley.
- Strom, B. L., L. M. Roton, R. A. Goyer und J. R. Meeker (1999). Visual and semiochemical disruption of host finding in the southern pine beetle. *Ecological Applications* 9, 1028–1038.
- Strunz, H. (1995). Entwicklungen von Totholzflächen im Nationalpark Bayerischer Wald – Luftbildauswertungen und Folgerungen. In Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (Hrsg.), *Bayerischer Wald – 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald*, S. 58–87. Grafenau.
- Svoboda, M., S. Fraver, P. Janda, R. Bače und J. Zenáhlíková (2010). Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260, 707–714.
- Thalenhorst, W. (1958). Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und Mitteilungen der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 21, Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.
- Turchin, P. und W. T. Thoeny (1993). Quantifying dispersal of southern pine beetles with mark-recapture experiments and a diffusion model. *Ecological Applications* 3, 187–198.
- Turčani, M. und O. Nakládal (2007). The results of manipulated experiments with inoculation of *Ips typographus* (L., 1758) to spruce trees under various levels of water stress. *Journal of Forest Science* 53, 25–30.
- Vité, J. P., A. Bakke und J. A. A. Renwick (1972). Pheromones in *Ips* (Coleoptera: Scolytidae): occurrence and production. *Canadian Entomologist* 104, 1967–1975.
- Wallin, K. F. und K. F. Raffa (2002). Density-mediated responses of bark beetles to host allelochemicals: a link between individual behaviour and population dynamics. *Ecological Entomology* 27, 484–492.
- Wallin, K. F. und K. F. Raffa (2004). Feedback between individual host selection behavior and population dynamics in an eruptive herbivore. *Ecological Monographs* 74, 101–116.
- Waring, R. H. und G. B. Pitman (1980). A simple model of host resistance to bark beetles. Research note 65, Forest Research Laboratory, Oregon State University.

- Waser, L. T., C. Ginzler, M. Kuechler, E. Baltsavias und L. Hurni (2011). Semi-automatic classification of tree species in different forest ecosystems by spectral and geometric variables derived from Airborne Digital Sensor (ADS40) and RC30 data. *Remote Sensing of Environment* 115, 76–85.
- Wellenstein, G. (1954). Die große Borkenkäferkalamität in Südwestdeutschland 1944-1951. Forstschutzstelle Südwest.
- Wermelinger, B. (2002). Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. *Journal of Applied Entomology* 126, 521–527.
- Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management* 202, 67–82.
- Wermelinger, B. und M. Seifert (1998). Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 122, 185–191.
- Wermelinger, B. und M. Seifert (1999). Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecological Entomology* 24, 103–110.
- Weslien, J. (1992). Effects of mass trapping on *Ips typographus* (L.) populations. *Journal of Applied Entomology* 114, 228–232.
- Wichmann, L. und H. P. Ravn (2001). The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *Forest Ecology and Management* 148, 31–39.
- Wiegand, T., W. D. Kissling, P. A. Cipriotti und M. R. Aguiar (2006). Extending point pattern analysis for objects of finite size and irregular shape. *Journal of Ecology* 94, 825–837.
- Wiegand, T. und K. A. Moloney (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104, 209–229.
- Wilensky, U. (1999). NetLogo. Technical report, Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, Evanston, IL. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo>.
- Williams, W. I. und I. C. Robertson (2008). Using automated flight mills to manipulate fat reserves in Douglas-fir beetles (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental Entomology* 37, 850–856.
- Wood, D. L. (1982). The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behaviour of bark beetles. *Annual Review of Entomology* 27, 411–446.
- Worrell, R. (1983). Damage by spruce bark beetle in South Norway 1970–80: a survey and factors causing its occurrence. *Meddelser fra Norsk Institutt for Skogforskning* 38, 1–34.

- Yamamura, K., M. Kishita, N. Arakaki, F. Kawamura und Y. Sadoyama (2003). Estimation of dispersal distance by mark-recapture experiments using traps: correction of bias caused by the artificial removal by traps. *Population Ecology* 45, 149–155.
- Zhang, Q.-H. und F. Schlyter (2003). Redundancy, synergism, and active inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 101, 299–310.
- Zhang, Q.-H. und F. Schlyter (2004). Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 6, 1–20.
- Zolubas, P. und J. A. Byers (1995). Recapture of dispersing bark beetle *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in pheromone-baited traps: regression models. *Journal of Applied Entomology* 119, 285–289.
- Zolubas, P., J. Negron und A. S. Munson (2009). Modelling spruce bark beetle infestation probability. *Baltic Forestry* 15, 23–27.
- Zumr, V. (1992). Dispersal of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in spruce woods. *Journal of Applied Entomology* 114, 348–352.

Appendix

Publikationen

Die im Rahmen dieser Dissertation veröffentlichten 3 Artikel sind im Folgenden im Original angehängt, inklusive einer vorangestellten Darstellung der durch den Kandidaten geleisteten Anteile:

Artikel 1: Kautz, M., Dworschak, K., Gruppe, A., Schopf, R. (2011). Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle infestations in epidemic and non-epidemic conditions. *Forest Ecology and Management* 262, 598-608. doi:10.1016/j.foreco.2011.04.023

Dieser Artikel wurde eigenständig durch den Erstautor konzipiert und verfasst, sämtliche Untersuchungen wurden vollständig von ihm selbst durchgeführt. Der Beitrag der Co-Autoren umfasst die Betreuung der Arbeit (Reinhard Schopf), statistische Beratung (Axel Gruppe) sowie Vorschläge zur inhaltlichen und sprachlichen Verbesserung einer frühen Manuskriptversion (Reinhard Schopf, Kai Dworschak).

Artikel 2: Kautz, M., Düll, J., Ohser, J. (2011). Spatial dependence of random sets and its application to dispersion of bark beetle infestation in a natural forest. *Image Analysis & Stereology* 30, 123-131. doi:10.5566/ias.v30.p123-131

Die Idee zur Anwendung räumlicher Statistik mittels Methoden der Bildanalyse wurde vom Erstautor aufgeworfen und in Zusammenarbeit mit Joachim Ohser weiter entwickelt. Die Datenaufbereitung für die Analysen, sowie die Konzeption des Artikels oblag vollständig dem Erstautor. Die Analysen wurden durch Jochen Düll durchgeführt. Joachim Ohser und der Erstautor verfassten gemeinsam das Manuskript.

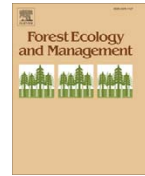
Artikel 3: Kautz, M., Schopf, R., Ohser, J. (2013). The “sun-effect“: microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations. *European Journal of Forest Research*, 132, 453-465. doi:10.1007/s10342-013-0685-2 (erratum: 10.1007/s10342-013-0686-1)

Basierend auf den Vorarbeiten in Artikel 2 wurde dieser Artikel vollständig vom Erstautor konzipiert und verfasst. Sämtliche Daten für die Bildanalysen wurden eigenständig aufbereitet, sowie die Temperaturmessungen durchgeführt und ausgewertet. Joachim Ohser war für die Durchführung der Bildanalysen verantwortlich. Beide Co-Autoren (Reinhard Schopf, Joachim Ohser) halfen zudem bei der inhaltlichen und sprachlichen Überarbeitung einer frühen Manuskriptversion.



Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle infestations in epidemic and non-epidemic conditions

Markus Kautz*, Kai Dworschak, Axel Gruppe, Reinhard Schopf

Institute of Animal Ecology, Department of Ecology and Ecosystem Management, Technische Universität München, Germany

ARTICLE INFO

Article history:

Received 24 January 2011
Received in revised form 11 April 2011
Accepted 15 April 2011
Available online 12 May 2011

Keywords:

CIR image
Distance ring
Dispersal
Infestation gradient
Ips typographus
Nearest neighbour

ABSTRACT

Spatio-temporal dispersal of pest species such as bark beetles plays a key role in their population ecology and outbreak dynamics. Understanding the underlying patterns is crucial for applying appropriate management strategies.

In contrast to most existing studies which focus on dispersing beetles, we analysed patches of killed trees resulting from bark beetle infestation. The study was based on a 22-year time series of annually captured colour-infrared (CIR) images of the Bavarian Forest National Park (Germany), where *Ips typographus* L. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) propagates undisturbed by human activity. Newly infested patches comprising at least 5 spruce trees were identified in every time step. This investigation of spatio-temporal spread of infestations primarily focused on (i) parameterizing the size and shape of infestation patches, (ii) modelling an infestation gradient and (iii) evaluating the risk of subsequent infestations on landscape scale. We developed a GIS-based distance ring approach to quantify the distance relation of subsequent infestations, including the distribution of potential hosts.

Infestation spread was revealed to be strongly distance dependent, following an inverse power law function: on average 65% of new infestations occurred within a 100 m radius of the previous year's infestations, and 95% within 500 m. 'Distance' proved to be a major determinant of *I. typographus* dispersal on the landscape scale in each time step of the 22-year series we investigated. Infestation distance thus describes the outcome of beetle dispersal very accurately. The time series showed two alternating periods of epidemic and non-epidemic infestation. These gradation stages did not affect the size and shape of infested patches, but epidemics correlated significantly with a higher percentage of infestations within short distances. Additionally, the resulting infestation risk is highly sensitive to the gradation stage, particularly within the first 100 m around source spots where it increases up to 30%.

Our study therefore contributes to a better understanding of the outbreak dynamics of *I. typographus* and suggests concentrating efficient bark beetle management on areas in the close vicinity of previous years' infestations.

© 2011 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The European spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) is the most destructive pest infesting Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst. *Pinaceae*) in Central Europe and Scandinavia (Bakke et al., 1977; Eidmann, 1992; Schwedtfeger, 1955). At high population densities this bark beetle species is able to attack healthy trees giving rise to extensive areas of infested dead stands if forests remain unmanaged. Management measures commonly include clearing of windthrows, sanitary logging of infested trees at an early infestation stage, or pheromone trapping

to mitigate attack damages. Appropriate risk assessment is therefore crucial (Wermelinger, 2004). This study was motivated by the need to gain a better understanding of the spatio-temporal succession process of infestation patterns in order to help forest managers to adapt their control measures as efficiently as possible.

Like most bark beetle species *I. typographus* develops from the juvenile to the adult stage under the bark (Escherich, 1923; Thalenhorst, 1958). Generally one generation exhausts its habitat due to mass attacks mediated by pheromone attraction. The offspring are then forced to forage for suitable new hosts. Although host tree colonization is a complex and still incompletely understood process, it is generally known that the beetles undergo a series of consecutive steps before accepting a host tree. Initial swarming is assumed as a non-linear correlated random flight, as long as the beetles do not respond to attractive cues and wind drift is missing (Byers, 1996, 2000). Host tree selection is mediated by a

* Corresponding author. Address: Institute of Animal Ecology, Department of Ecology and Ecosystem Management, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85354 Freising, Germany. Tel.: +49 8161 714592; fax: +49 8161 714598.

E-mail address: kautz@wzw.tum.de (M. Kautz).

pattern of distant active cues emitted by the trees such as volatiles (Führer et al., 1991; Hietz et al., 2005; Pureswaran et al., 2004), as well as by visual signals (Campbell and Borden, 2009; Shepherd, 1966; Strom et al., 2001). The dispersal period is completed by a positive response to gustatory cues which leads to host tree acceptance by the pioneers and their penetration inside the bark (e.g. Raffa and Berryman, 1982). Intraspecific semiochemical communication via pheromones (e.g. Dickens, 1981) outmatches the primary signals of the trees, causes mass attack and biases a random choice of the host tree (e.g. reviewed in Byers, 2004). However, the spatial variation in host tree susceptibility as well as within-population variations in response behaviour to volatile attractants (Wallin and Raffa, 2002, 2004) ensures the spatial spread of the beetles. Dispersal distance has been optimized by evolution, balancing benefits such as avoidance of inbreeding or escape antagonists, and risks such as exhaustion during dispersal without finding a host tree (Byers, 2004). The processes of spatial dispersal, aggregation and colonization of new hosts cover a short time period in the life cycle of *I. typographus*, but it obviously marks a crucial point for its survival probability. Since dispersal is considered a key factor in metapopulation ecology, its quantitative description is essential for realistic population models (Hawkes, 2009).

Although previous studies showed that dispersal of *I. typographus* is influenced by several host- and site-specific factors such as tree status, tree composition, relief or soil type (e.g. Jakus, 1995; Netherer and Nopp-Mayr, 2005), dispersal distance is assumed to play an important role as a dispersal factor (Lausch et al., 2011; Wermelinger, 2004). It is basically determined by flight capacity and host selection behaviour in combination with habitat availability. The spatio-temporal dispersal process of a pest species such as bark beetles can generally be studied in two different ways: (i) directly by considering the locations of individuals or (ii) indirectly by analysing the resulting infestation patterns. While the first approach is generally based on field experiments (see below) the latter preferentially uses remotely sensed data if larger spatial scales are analysed (e.g. Wulder et al., 2006, 2009). In both cases distance gradients are commonly used to quantify spatial dispersal in ecology or epidemiology. Such an approach describes frequency distributions of source-sink distances, showing generally higher frequencies at short ranges and a scarcity of long-distance dispersal (Nathan et al., 2003). It should be stressed that there is a major difference between the term 'dispersal gradient' indicating the dispersal of organisms and the corresponding 'disease-' or 'infestation gradient' (Esker et al., 2007; Jeger, 1999), although the latter is related to the first. But the occurrence of specimens of a pest species does not necessarily result in infestation events at the location where they were observed. This is particularly true for bark beetle because, on the one hand, vigorous trees are well defended against bark beetle infestation and, on the other hand, tree killing scolytids must reach local densities high enough to overcome the host defence.

Many studies developed individual-based dispersal gradients, using data from mark-release-recapture experiments with pheromone traps (for *I. typographus* e.g. Duelli et al., 1997; Zolubas and Byers, 1995; Zumr, 1992; for *Dendroctonus frontalis* e.g. Turchin and Thoeny, 1993) or passive traps (for *I. typographus* Franklin and Grégoire, 1999). The models show dispersal curves in the form of decreasing power or exponential functions, i.e. the more distant from the source the smaller the number of individuals.

In contrast, knowledge about infestation gradients is scarce. Wichmann and Ravn (2001) measured distances of subsequent infestations, but were only able to include a single time step. Further studies addressed spatial patterns of infestations caused by several bark beetle species, but lack a comprehensive analysis of infestation gradients: either the temporal (Gilbert et al., 2005;

Powers et al., 1999; Robertson et al., 2007) or spatial scale (Dodds et al., 2006; Mitchell and Preisler, 1991; Rossi et al., 2009) of the data analysed limit a long-term landscape-scale investigation of undisturbed dynamics.

To fill this research gap, here we hypothesized distance relations of subsequent infestations, independent of individual beetle movement, as key dispersal determinants of extraordinary importance for forest protection measures. Additionally, our study addressed the influence of different gradation stages on the respective infestation patterns. The term 'gradation stage' as used here is synonymous with the temporal infestation level caused by fluctuations in population density. For the purpose of our study we analysed an extensive data set of annual aerial survey data covering two decades of undisturbed bark beetle infestation development, including both epidemic and non-epidemic conditions. We (i) parameterized the size and shape of infested patches, (ii) modelled the infestation gradient and (iii) evaluated the spatial risk of subsequent infestations.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Bavarian Forest National Park located in south-eastern Germany, and the adjacent Šumava National Park in the south-western part of the Czech Republic together form an extensive protected area (940 km²) in Central Europe. The National Park (NP) status of this area opens up unique opportunities for investigating long-term ecological processes in submontane and montane forests under undisturbed conditions, including bark beetle dynamics as previously published (e.g. Heurich et al., 2001; Lausch et al., 2011; Moravec et al., 2002).

Our 130 km² study site covers the south-eastern part of the Bavarian Forest NP (Fig. 1), which was established in 1970. The forests are dominated by Norway spruce but also include beech (*Fagus sylvatica* L., *Fagaceae*), especially in the submontane parts. The topography is characterized by elevations between 700 and 1300 m a.s.l., generally increasing northwards towards the German–Czech border.

Forest ecosystems in this landscape have suffered repeated epidemic outbreaks of *I. typographus*, which can be considered as naturally occurring disturbances. Escherich (1923) reports that snow- and windbreaks initiated a mass propagation of *I. typographus* in 1868 which damaged approximately 11,000 ha of spruce stands within the following 7 years in the region. The subsequent large-scale reforestations resulted in highly homogeneous spruce stands. Since 1970, due to the protection status of the NP, core zones were established without any management activities. Further windthrows in the mid-1980s initiated heavy infestations by *I. typographus*, which developed undisturbed by humans. Bark beetle management is only carried out in a peripheral zone of 500–800 m where the NP borders on surrounding managed forests.

2.2. Data

Since 1988 bark beetle infestations at the study site were documented once every year by airborne remote sensing. Specifications of the aerial image parameters are given in Table 1, further details of data acquisition are provided e.g. in Rall and Martin (2002) and Heurich et al. (2010). High spatial resolution colour-infrared (CIR) images were used to identify the infested areas by visual interpretation. Recently infested spruce trees can be easily detected on CIR images as they show advanced stages of foliage deterioration, as assumed to be caused by bark beetle attack. The exact date of initial infestation remained uncertain because a period of several

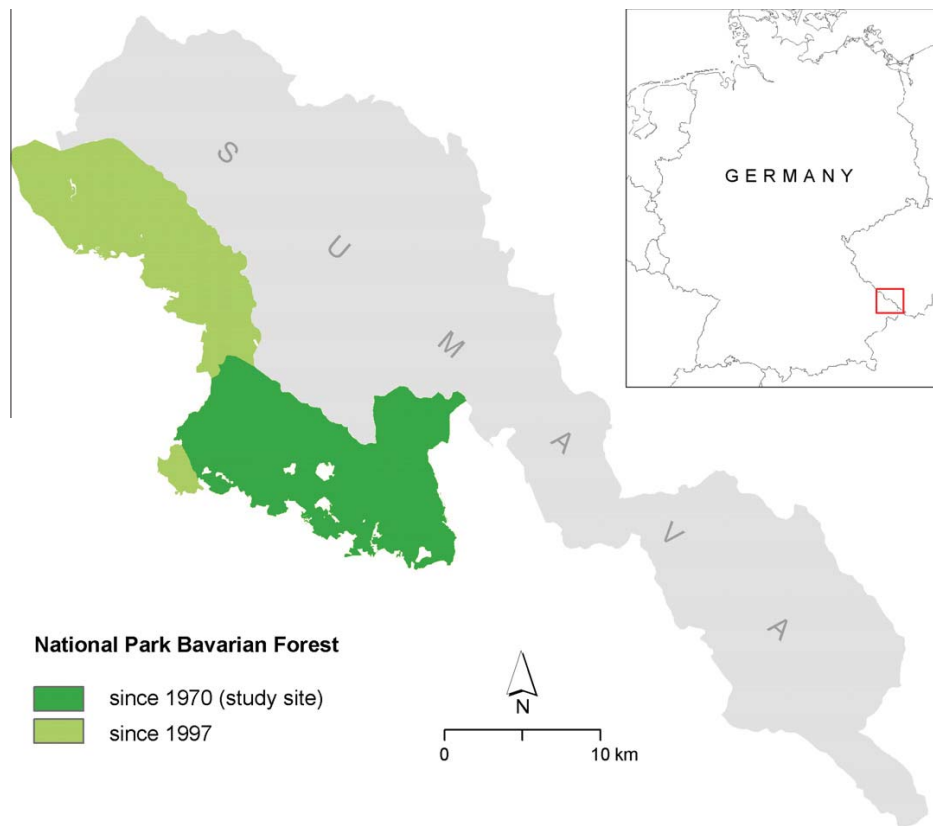


Fig. 1. Location of the Bavarian Forest NP (green) and the adjacent Šumava NP (grey). The study site as part of Bavarian Forest NP is given in dark green. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this paper.)

Table 1
Overview to aerial image specifications.

Parameter	Specification
Pixel size	~0.2 to 0.4 m
Scale (analogue)	1:10,000 to 1:15,000
Bands	Green, red, near infrared (specific wavelengths vary slightly over time, depending on the used camera system)
Acquisition mode	Digitalization of analogue taken images until 2003, digital images from 2004 onwards
Acquisition date	Once a year; survey dates range from May to October, mostly between July and September (in 77% of all years)

weeks is assumed to elapse before a tree is detectable as infested (Rall and Martin, 2002). However, once a tree has reached this stage of deterioration its death is inevitable. Although there were approaches to automate the identification of infested trees (Heurich et al., 2010), only visual interpretation provided reliable results when, as in our case, data quality fluctuated over time. Due to the extent of the data only infestation patches of at least 5 infested trees were identified. Obviously both data quality and interpretation techniques have improved over the study period. In earlier years stereomicroscopes (Aviopret) and handmade transparencies were used, later on ArcGIS software (ESRI Inc.) simplified the process (Heurich et al., 2010). Despite a minor degree of uncertainty caused by e.g. slightly variable survey dates, varying image quality and changing interpreters, the given data set is unique in

Central Europe and represents a sound basis for studying spatio-temporal dispersal dynamics of bark beetle infestations.

A profound analysis of spatial infestation probability requires the additional identification of potential host trees for prospective infestation. They need to be distinguished from unsuitable areas, including non-host tree species (generally beech), dead spruce mostly resulting from former infestations, and non-forest areas, e.g. forest roads, water surface, bogs, etc. For practical reasons, mature spruce trees were classified as 'potential hosts' neglecting further specification through tree parameters. Firstly, several suitable training sites were selected wherein mature spruce trees with a height exceeding 10 m could be clearly identified via stereo interpretation. The specific spectral signatures for potential host trees were extracted from these training sites and were ultimately used to classify potential areas within the study site. For this purpose, a supervised Maximum Likelihood Classification provided reliable results, which were afterwards generalized to a 10×10 m grid by filter functions to obtain more compact areas rather than a very scattered pixel-based mosaic (Fig. 2). This identification process of potential areas was done only for the most recent 2009 time step; the potential areas for all previous years could be achieved simply by addition of the corresponding infested areas.

Finally, the potential area obtained was validated by stereoscopically reviewing a random selection of 100 grid cells (10×10 m each) within the 2009 image. The achieved accuracy (92%) of the identified potential area was assessed as adequate for the purpose of the study.

For the described classification of potential hosts and its validation the GIS software ArcGIS 9.3 (ESRI Inc., 2008) was used,

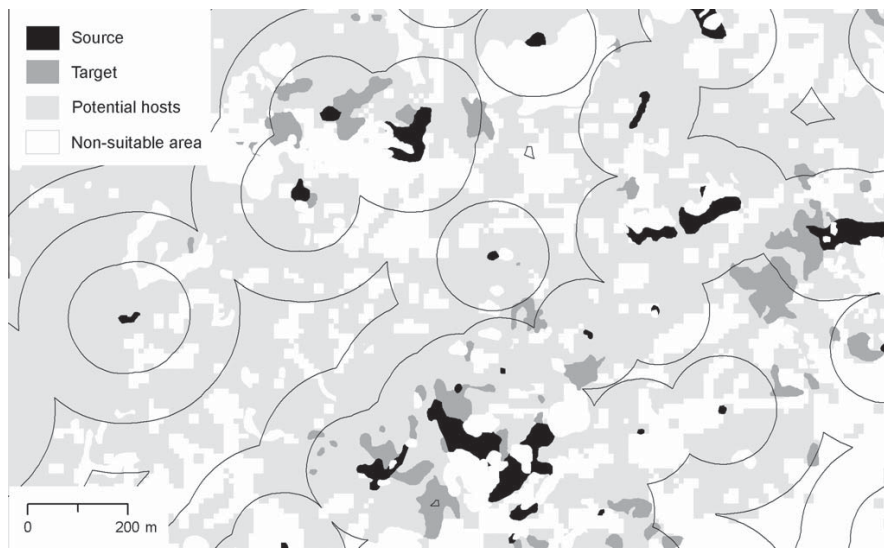


Fig. 2. Distance ring approach, shown as an example for a data subset. Infestations in the previous year (considered as sources) are encircled with consecutive 100 m distance rings, in which subsequent infestations (targets) and potential hosts are determined.

including the Stereo Analyst for ArcGIS 9.2 extension (Leica Geosystems Inc., 2007) which enables a three-dimensional and more accurate detection from the orthorectified aerial images.

2.3. Patch analysis

In a first analytical step the spatial infestation patterns were approximated by size and shape of each individual infested patch. For this purpose we only considered data from the years 2001 to 2009, because the data acquisition procedures used in earlier years provided less suitable, roughly shaped infestation spots. Patch shape was calculated by the common Shape Compactness Index $C = (4 * \pi * A) / P^2$, implying its area (A) and perimeter (P). The C-Index ranges from '0' for an extremely structured shape to '1' indicating a circle as the most compact shape (reviewed in MacEachren, 1985).

2.4. Between-year distance analysis

Because of the heterogeneity and the coalescence of infested patches it was not appropriate to approximate the infestation patches as simple centroid points to which classical point pattern analysis is applied. Therefore, we considered patches as random closed sets (see details in Stoyan et al., 1995).

The spatial correlation between infestations of subsequent years was calculated for the entire time series (1988–2009) by a distance ring approach, based on nearest distance relations. Potential source spots (i.e. infestations emerged in year x) were encircled with subsequent distance rings (ring width = 100 m). The corresponding target areas (i.e. infestations emerged in year $x + 1$) and the area of potential hosts (as mask for any possible infestation area in year $x + 1$) were determined (Fig. 2). Distances were measured starting at the outer margins of source spots, ignoring within-source spot distances. Thus each newly emerged infestation was related to its nearest patch of the previous year. This concept implied that such a newly infested target and a potential area, respectively, were split if they covered different distance rings. Cleared infestations which were located in the managed border zone were not incorporated as source spots.

Since we lacked information on patches outside the study site (here defined as observation window W), it was not possible to

accurately determine target-source distances for infested patches close to the border of the study site. To avoid such edge effects, the so-called nearest-neighbour edge-correction algorithm was applied. This algorithm is suitable for spatial point processes analysis (Illian et al., 2008) and was adapted here to distance rings. It is an 'individual' correction, deciding for each spot x whether the nearest-neighbour distance (target-source distance) is shorter than or equal to its distance to the border of W . Otherwise the nearest neighbour of x (target and the potential host, respectively) cannot be safely assumed to be located within W and is therefore not counted.

To answer the question of whether the spread of infestations followed any distance-dependent rules over time, an infestation gradient for every single time step was determined. The gradient described how the infested areas were spatially distributed, namely the proportion of the total yearly amount which emerged in certain distance rings around the previous year's infestations (1).

$$I_{rel}(r) = (I_{abs}(r) / I_{total}(r)) * 100 \quad (1)$$

I_{rel} , infestation, as a relative value (%); I_{abs} , infestation, as an absolute value (ha); I_{total} , total yearly infestation (ha); r , distance to source.

In Eq. (1) the potential hosts were not considered, but based on the results of infestation probability (see below) it is safe to assume that they were still sufficiently available in all distances. The infestation probability, i.e. the likelihood that potential host tree area will be infested within a certain distance to a source, was calculated by Eq. (2):

$$P(r) = (I_{abs}(r) / A_{abs}(r)) * 100 \quad (2)$$

A_{abs} , potential host area (ha).

2.5. Statistics

The patch and between-year distance analysis was carried out with ArcGIS 9.3 (ESRI Inc., 2008).

The frequencies of infestation spot size classes were compared between epidemic and non-epidemic conditions using χ^2 tests of homogeneity. The infestation gradient was compared between epidemics and non-epidemics using Mann-Whitney U -tests. Spearman rank tests were used to correlate $I_{rel}(r)$ and $P(r)$ with the respective total yearly infestations I_{total} . $P(r)$ was compared

between different distance rings using the Friedman-ANOVA and Schaich-Hamerle post hoc test. The free software package R (R Development Core Team, 2009) was used for statistics and graphics.

3. Results

3.1. Quantification of infestations and potential hosts

In 1988, *P. abies* covered 80% of the study site amounting to 10,700 ha. Up to 2009, 55% of the spruce area was attacked by *I. typographus*, reducing it to 4800 ha which still remain as potential beetle hosts (Fig. 3).

In total we identified almost 25,000 newly emerged infestation spots. The intensity of bark beetle activity oscillated articulately over time: two epidemics (1996–2000 and 2005–2009) alternated with two non-epidemics (1988–1995 and 2001–2004) (Fig. 3a). During the first epidemic (1996–2000) spruce stands on higher elevations close to the northern border were preferably attacked. The second peak (2005–2009) resulted from heavy infestations on lower elevations (Fig. 3b).

3.2. Patch analysis

The annually identified infestation spots show a high heterogeneity in size and shape, strongly influenced by expansion and coalescence of existing patches. Generally, the exponential-like frequency distribution of patch sizes is characterized by a high percentage of tree groups covering up to 500 m², equivalent to the first size class in Fig. 4's top histograms, and fewer portions of bigger spots. The frequency of the main spot size classes, which included more than 90% of all infestation spots, was equal between epidemic and non-epidemic distributions (χ^2 test of homogeneity: $\chi^2 = 10.59$, $p = 0.23$, $n_{\text{epi}} = 9208$, $n_{\text{non-epi}} = 2909$).

The Shape Compactness Index covers almost the entire range from circular shapes ($C = 1$) to very complex structures (C approaching 0). With an exception in extreme values the remaining spots (>90%) show an equal distribution without significant differences between both gradation stages (Fig. 4's vertical histograms; χ^2 of homogeneity: $\chi^2 = 49.77$, $p = 0.16$, $n_{\text{epi}} = 9536$, $n_{\text{non-epi}} = 2824$).

Larger spots tend to be more complex in shape (Fig. 4). This results mainly from coalescence of adjacent patches. However, the gradation stage had no influence on size and shape distributions.

3.3. Infestation gradient

New infestations were predominantly found at very short distances to their assumed source for every annual time step (Fig. 5). On average, $65.7 \pm 13.31\%$ (mean \pm SD) were located in the first distance ring of 100 m. Almost all infestations ($96.4 \pm 5.85\%$) occurred within a distance of 500 m.

Despite some lack of fit for small distance values a simple inverse power law function fitted the data very well (Fig. 5). Thus the spread of infestation at the landscape scale clearly appeared to be distance-dependent.

Epidemics produced a slightly more leptokurtic distribution than non-epidemics (Fig. 5). The intersection of both curves is indicated at around the 100 m distance. Epidemics show significantly higher values of relative infestations I_{rel} at short distances (<100 m) compared to non-epidemics (Mann-Whitney U -test: $W = 89$, $p = 0.002$, $n = 10$ each) while I_{rel} in non-epidemics was higher at farther distances (pooling all data >100 m: $W = 2939.5$, $p = 0.001$, $n = 90$ each; Fig. 6). Furthermore, $I_{\text{rel}}(100)$ increased

significantly with the corresponding total infestation per year I_{total} (Spearman rank correlation: $r_s = 0.55$, $p = 0.012$, $n = 20$).

Results of Fig. 5 suggest that there might also have been a gradient of infestation risk which was decreasing towards larger distances. The infestation risk of the 100 m zone was significantly higher compared to distances >200 m for both gradation stages (Friedman-ANOVA: epidemics: $\chi^2 = 33.68$, $p < 0.0001$, $n = 50$; non-epidemics: $\chi^2 = 25.28$, $p < 0.0001$, $n = 50$, and Schaich-Hamerle post hoc test).

The infestation level I_{total} had an important effect on the infestation risk: more infestations occurred within the limited potential host area. Within 100 m the infestation risk was strongly correlated with I_{total} (Spearman rank correlation: $p < 0.001$, $r_s = 0.95$, $n = 20$) and thus rose over 30% in epidemics. For farther distances corresponding correlations did not show any significances (all $|r_s| < 0.1$, all $p > 0.5$, $n = 20$ each).

This demonstrates that a high risk of infestation is mainly concentrated within short distances, particularly in epidemics. The infestation risk in locations more distant than 100 m from source spots showed generally moderate or low values (<7%) in epidemic as well as in non-epidemic conditions (Fig. 7).

4. Discussion

The spread of infestation in time and space is an important but largely unsolved question, both in forest management and in ecological research. We approached the challenging task of quantifying the spatial relation of subsequent infestation patches using a nearest distance measurement. The essential assumption for this quantitative approach was that every newly emerging infestation (not consequentially the entire patch) is related to the nearest patch affected in the previous year. Distance rings encircling source patches arranged newly emerged infestations on a distance gradient.

The position of reference points is crucial for distance measurement between patches. In former studies dealing with bark beetle infestations, centroid-based (Powers et al., 1999; Robertson et al., 2007) or edge-to-edge measurements (Dodds et al., 2006; Wichmann and Ravn, 2001) were applied. Both approaches do not sufficiently represent the true spatial relations in those cases where (i) the patches are highly heterogeneous in size, (ii) the patches are irregular in shape, or (iii) the scale of interest is of the same order of magnitude as the patch size (Wiegand et al., 2006). Centroid-based measurements usually fail within short distances due to the minimum (soft-core) distance between centroids, according to the size of their corresponding patches (Nuske et al., 2009). In contrast, edge-to-edge distances represent conservative values, without considering the spatial dimension of the target patch. A general weakness of both approaches is that they relate the entire target patch to its nearest source. The applied distance ring approach offers an improved method to reduce such a bias, particularly to analyse heterogeneous patches such as bark beetle infestations. Furthermore it enables the inclusion of the potential spruce area for prospective infestations to give a more detailed evaluation of the infestation risk.

The method used adapts common ideas of correlation analyses for point pattern and random closed sets in ecology (Illian et al., 2008; Stoyan et al., 1995; Wiegand and Moloney, 2004), providing a GIS-practicable tool to quantify patch-distance relations. The applied ring width defines the spatial resolution of the results and will be determined depending on the spatial scale on which effects are expected. Hence the method is proposed as a tool which can be easily applied to answer similar questions.

The present study comprises a 22-year time series covering infestation patterns resulting from epidemic and non-epidemic

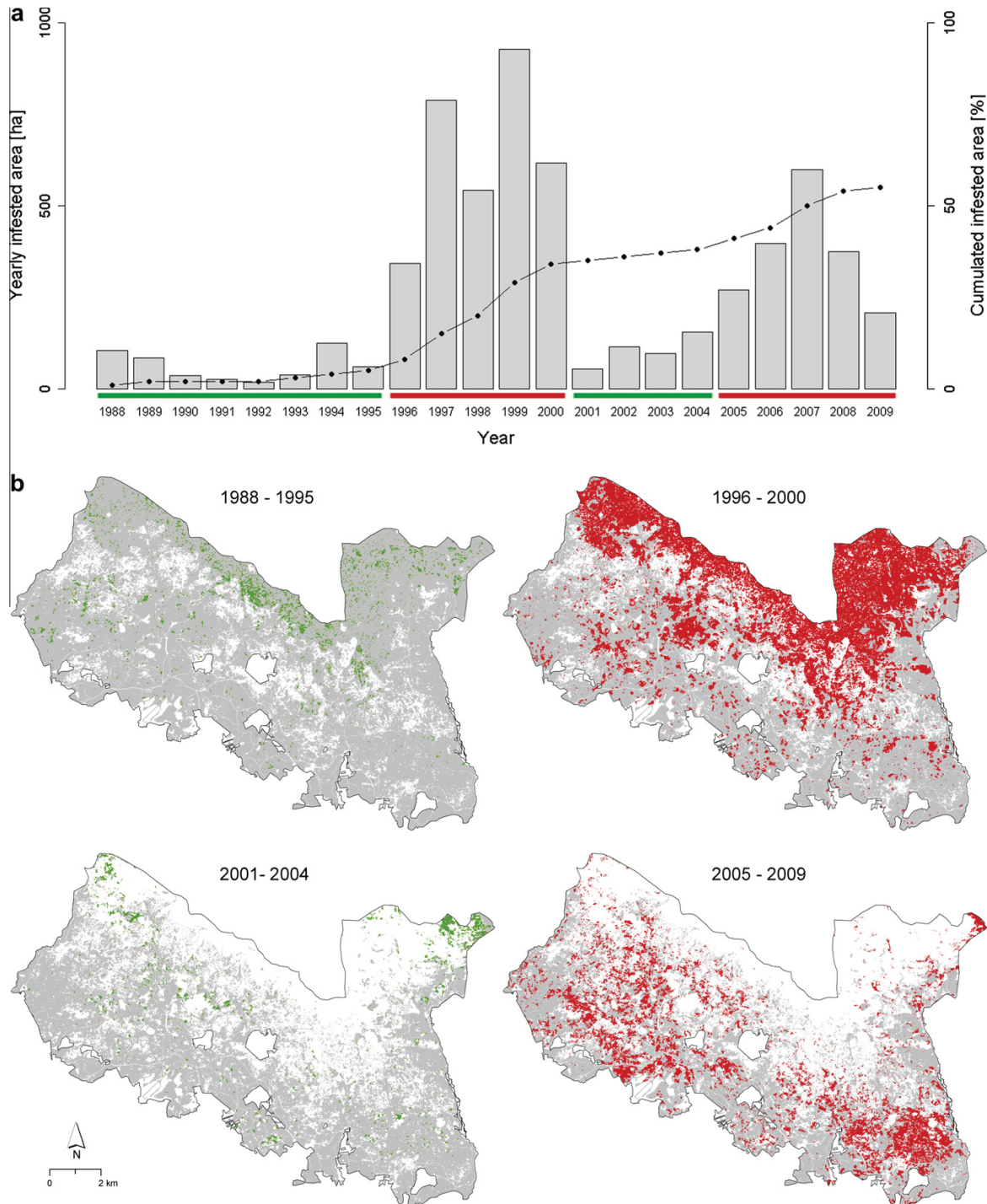


Fig. 3. Spatio-temporal dynamics of infestations. (a) The histogram shows the annual infested area, the dot-dashed line shows the corresponding cumulated infested area as a percentage of the initial amount of potential hosts. Different gradation stages are differentiated by colour: epidemics are shown in red and non-epidemics in green. (b) Spatial distribution of infestations, separated for each gradation stage. The remaining suitable host area for each stage is coloured grey, non-suitable area is coloured white. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this paper.)

conditions. Observed between-year distances generally followed an inverse power law, where 95% of the new infestations occurred within a distance of 500 m around the previous year's patches. This

corresponds with the results of Wichmann and Ravn (2001). They analysed a time step of 1 year in epidemic conditions and found maximum infestation distances of 500 m. Our gradient might be

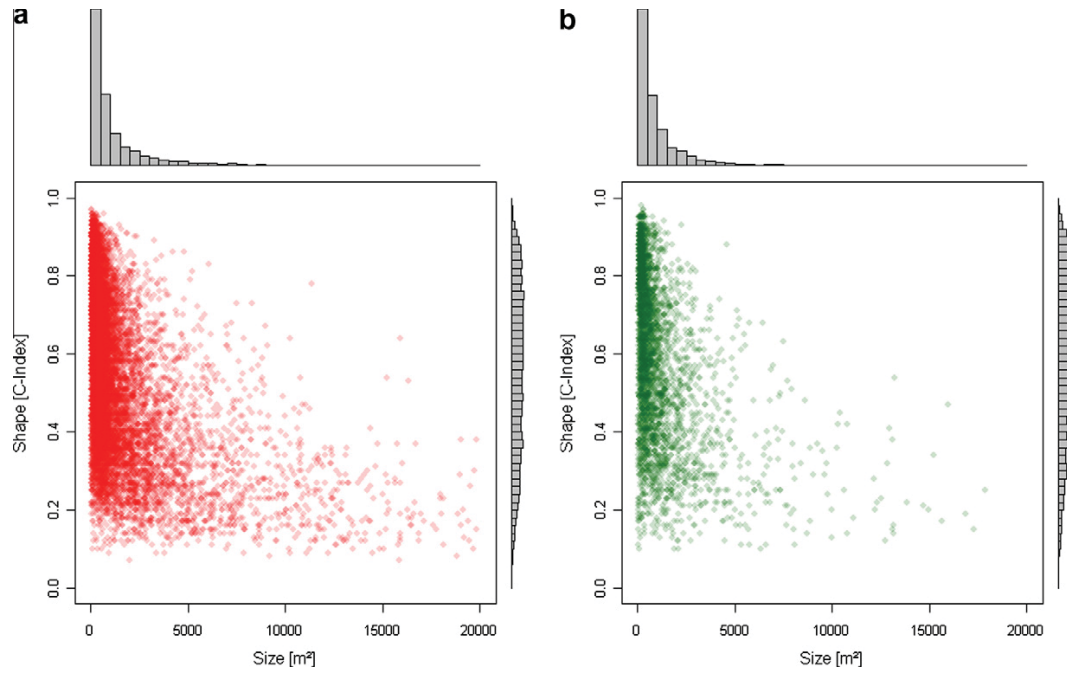


Fig. 4. Size and shape correlation of infestation patches and respective distributions in (a) epidemic (2005–2009; $n = 10,093$) and (b) non-epidemic conditions (2001–2004; $n = 3056$). Shown are patches $<20,000 \text{ m}^2$, i.e. $>99\%$ of all patches in both cases.

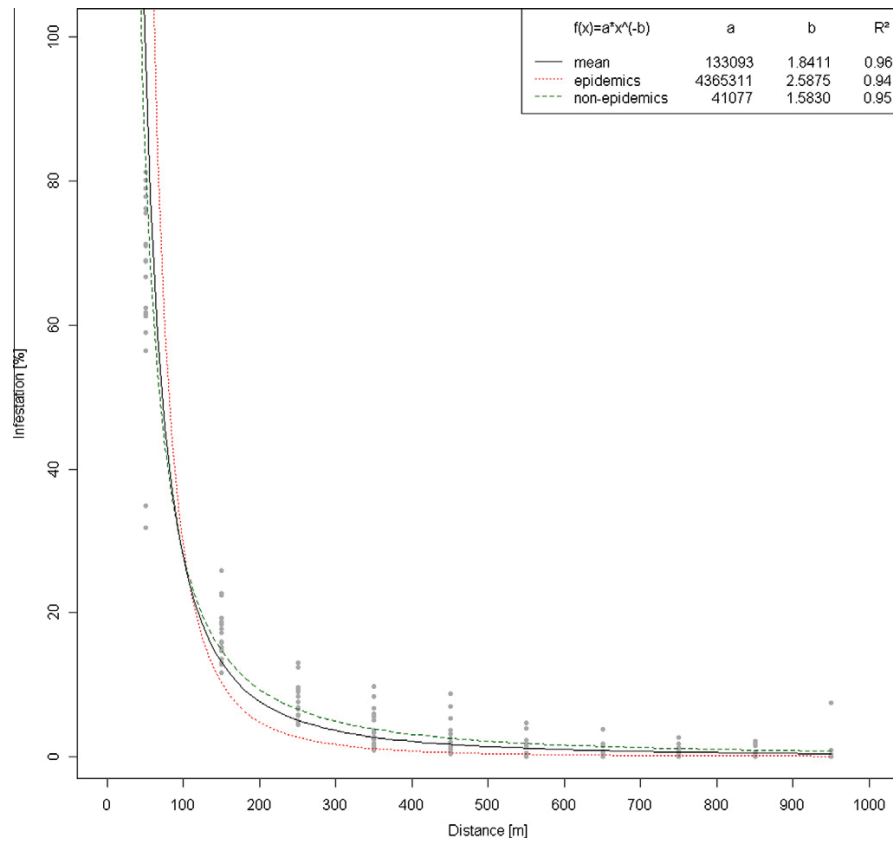


Fig. 5. Infestation distances $I_{ref}(r)$ are shown for all 20 time steps analysed (grey dots) including all data fit (solid black curve), epidemic years fit (dotted red curve) and non-epidemic years fit (dashed green curve). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this paper.)

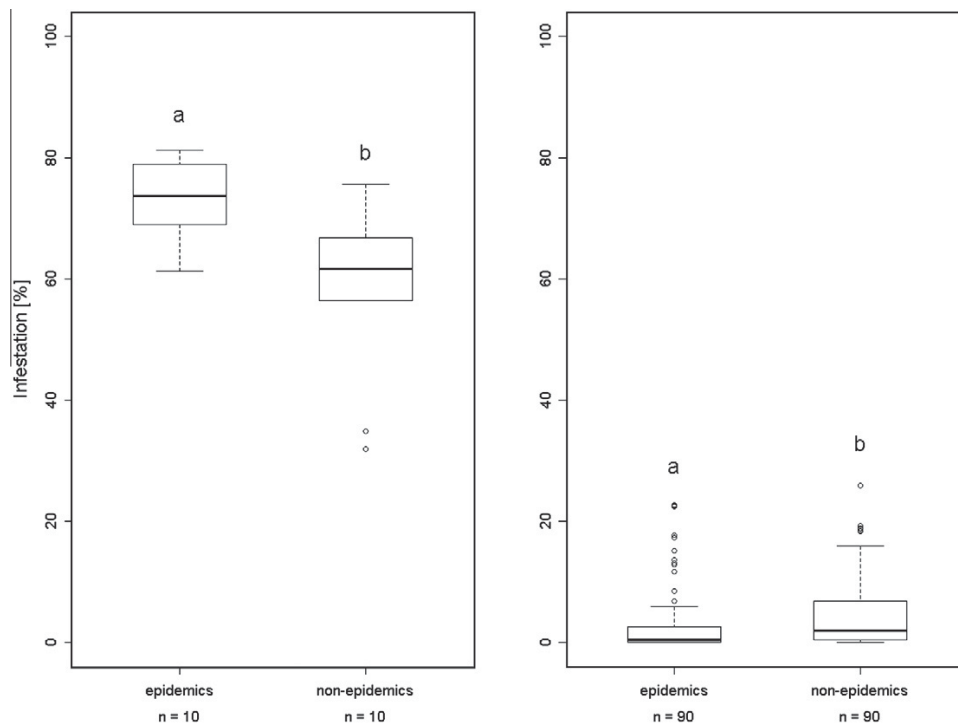


Fig. 6. Comparison of $I_{rel}(r)$ between epidemic and non-epidemic years within 100 m distance (left) and with distances >100–1000 m (data pooled; right). Different letters indicate significant differences.

slightly overestimated due to the limited spatial resolution of the identified patches. Single infested trees were not considered here, but could also serve as a source of subsequent infestations. Furthermore, due to the yearly analysis of our data set the spatio-temporal spread of infestation patches does not fully match the dispersal behaviour of *I. typographus*. It is well known that *I. typographus* show several flight waves within a season. After hibernation beetles swarm at least two times in spring, establishing a first brood and one or more sister broods elsewhere (e.g. Anderbrant, 1985; Wermelinger and Seifert, 1999). Adults of the completed first generation can appear in summer and forage for new host trees, depending on climatic conditions. Therefore the shift of newly emerging infestation spots closer to source patches should be more pronounced than shown in Fig. 5. If possible, the temporal resolution of data should be improved and synchronized to specific species dispersal behaviour to get more precise insights to the spatio-temporal dispersal process. Within-year dispersal, as discussed e.g. by Botterweg (1982) and Furuta et al. (1996), could not be analysed with our data.

If 'distance' is considered as a parameter attributing every location within the study site, it can be consequently seen as an additional variable or factor influencing the probability of future infestations, just like other biotic or abiotic factors (Lausch et al., 2011). Factors describing local site conditions (such as topography-, climate-, soil-, or stand-related variables) are highly decisive for small-scale distribution but are obviously of minor relevance on the landscape scale. The gradient can be understood as an average of local gradients which depend on site conditions and source patch size. Thus it serves as a generalized quantification of infestation spreading in the study site. Furthermore, the gradient integrates different spreading scenarios (spot proliferation as well as appearance of isolated spots) which had been observed on stand level (Robertson et al., 2007). We showed that distance quite

accurately describes the dispersion of infestations as a spatio-temporal average without the need to regard other potential factors (Fig. 5).

Although the spatial spreading of infestation patches follows a general pattern of distance dependency it is revealed to be influenced by the gradation stage. Epidemics show higher percentages of relative infestations within short distances and thus produce a more leptokurtic distribution than non-epidemics. These results support the hypothesis of a change in beetle dispersal behaviour towards an increase of short-distance dispersal in epidemic conditions, as formerly proposed by Wichmann and Ravn (2001).

Dispersal and host selection in bark beetles is a complex process depending on their energetic state, population density, as well as their response to kairomones and pheromones. Higher densities, as they are assumed to occur in epidemics, increase competition among individuals causing a negative feedback on their body size and fat content (Botterweg, 1983). Above a specific threshold, a lower energetic state does not directly influence the potential flight capacity of the beetles (Botterweg, 1982; Forsse, 1991) but is proposed to enhance host acceptance (Byers, 2004; Duelli et al., 1997). Such density-dependent plasticity regarding host selection behaviour was also found in other bark beetle species and is assumed to be not only a response to a change in resource distribution but might also be directly affected by population density itself (as discussed in Elkin and Reid, 2010).

Therefore epidemic beetles which start their dispersal flight in high densities and with relatively low energetic reserves are more likely to attack trees closer to their starting point than non-epidemic beetles. Beetles in epidemics, characterized by relatively less selectivity and higher host acceptance, consequentially might now accept trees which would not have been accepted during non-epidemics. Thus the host range of beetles is broadened towards well defended, healthy trees located around a source of emergence

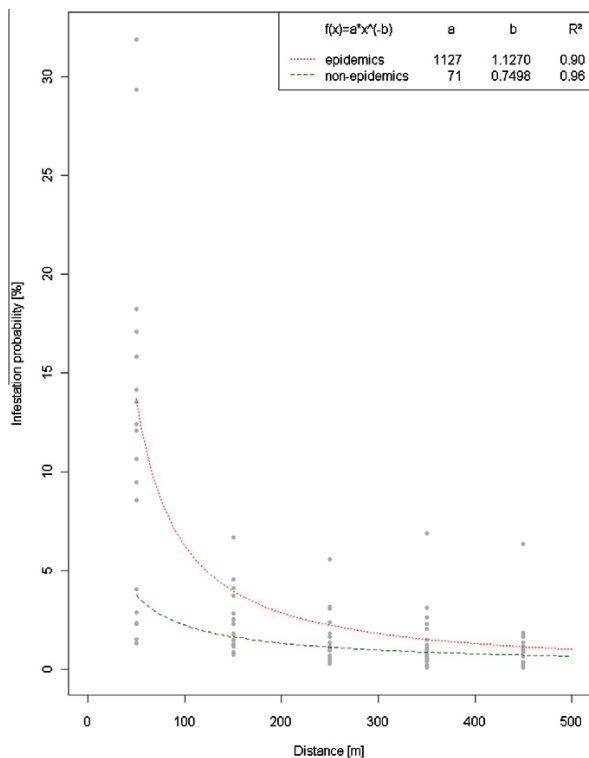


Fig. 7. Infestation probability $P(r)$, shown within relevant distances of 500 m (grey dots) and the corresponding power law fits for epidemic and non-epidemic years. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this paper.)

where the critical mass of beetles for a successful attack is achieved.

In summary, the density caused change in host selection behaviour combined with spatial aggregation effects result in a shift of infestation distances. Nevertheless, a general behavioural variation within populations still ensures the exploration of new habitat patches at farther distances (Byers, 2004; Hawkes, 2009).

This study proposes an approach for estimating bark beetle dispersal by means of a spatio-temporal infestation analysis. It can therefore be regarded as contributing to direct field- and lab-based approaches, all of which have their own methodological strengths and weaknesses.

Beetle dispersal in the field was mostly studied by mark-release-recapture experiments with pheromone traps. Dispersal models usually follow negative exponential or inverse power law regressions within a distance of several hundred meters (e.g. Byers, 1999; Zolubas and Byers, 1995), while migrating beetles, e.g. *I. typographus*, were also found in locations kilometres away from spruce stands (e.g. Duelli et al., 1997). Both regressions fit the dispersal data well even though the inverse power law is proposed as the better choice in recent literature, particularly for describing long-distance dispersal (Chapman et al., 2007; Hawkes, 2009). But several biasing factors of these recapture methods (as discussed e.g. in Byers, 1999; Franklin and Grégoire, 1999; Turchin and Thoeny, 1993) practically impede a coherent interpolation from trap catches to a continuous spatial distribution. Passive traps placed three-dimensionally would be the method of choice, but they usually do not catch sufficient numbers of individuals at farther distances (Franklin and Grégoire, 1999). Thus, it is almost

impossible to quantify beetle dispersal in a direct and unbiased way in the field.

Accordingly, lab-based flight mill experiments show similar regressions determining the maximal flight capacity of *I. typographus* (Forsse and Solbeck, 1985). They also emphasize strong preferences for short-distance dispersal within populations. Exceptionally sustained long-distance dispersers represent a relatively small percentage of a population, but they probably play a crucial role in migration processes. Nevertheless, a gap remains between such flight mill experiments and the natural dispersal behaviour which is of course not straight-forward but triggered by site conditions such as solar radiation and volatile components, among others.

In contrast to those methods, analysing infestation distances offers an indirect (i.e. not individual-based) way of reflecting the dispersal behaviour of bark beetles. The main advantages of such an approach are seen in studying beetle dispersal: (1) on a large-scale, widely unbiased by local site effects or spatial limitations, (2) in the long-term, e.g. covering different gradation stages, (3) in spatial continuity, avoiding poor interpolation of point-based trapping data, and (4) by their results, i.e. infestations.

Nevertheless, some uncertainties remain for a behaviour-specific interpretation. Both gradients, the infestation gradient and the individual-based dispersal gradient, are related in some way. But the question of how the observed infestation gradient reflects the natural dispersal behaviour of bark beetle populations remains. Two points hinder a simple link of both gradients: the varying number of beetles killing a tree (Christiansen, 1985) and the unknown number of unsuccessful beetles lost during dispersal. It can be assumed that long distance dispersal causes spatial thinning of the beetle population. Those beetles suffer bigger losses (i.e. through lower colonization success), unless they will find weakened hosts, which can successfully be colonized by few beetles due to reduced host resistance.

Furthermore it needs to be stressed that the source-target nearest distance relation, considered as a necessary assumption for the infestation gradient, is not consequentially valid for the individuals as well. In a strict sense, the true spatial origin of the individuals remains uncertain. For example, long-distance dispersers can colonize trees very close to other sources (e.g. attracted by aggregation pheromones there, Franklin and Grégoire, 1999). Genetic tests might be an option for finally identifying those long-distance dispersers migrating from distant populations, although genetic differentiation of *I. typographus* seems difficult at regional scale (Gugerli et al., 2008).

The obtained results of size and shape parameters, such as the spatial distribution of infestation patches, revealed a generalized (i.e. long-term) spatial characterization of undisturbed bark beetle dispersion for the first time. Thus, our findings can serve as a real-world reference for the recently increasing modelling community, who use simulation approaches to understand *I. typographus* outbreak complexities with the aim of optimizing management strategies (Dolos et al., 2010; Fahse and Heurich, 2011; Seidl et al., 2009).

Results of infestation distances and the resulting risks (Figs. 5 and 7) emphasize the strong spatial dependency between subsequent infestations. Since resources for bark beetle management are usually limited, management measures need to focus on those areas with the highest infestation risk, shown here to be areas in the close vicinity of previous infestations. In the case that there is no further specification of spatial risk distribution, e.g. by including additional factors, we suggest using the distance relation to adapt pest control activities. In contrast to other dispersal-affecting factors mentioned above, 'distance' is a highly significant parameter and at the same time relatively easy to obtain by remote

sensing. It is a useful option, particularly in forests with difficult access or with limited data availability.

Our results suggest that an accurate identification of infested trees followed by intense but careful sanitary logging within a 100 m radius around previous infestations would significantly reduce the progress of infestation. These implications are well supported by simulation experiments, showing that a beetle reduction of approximately 80%, whether by antagonists or sanitary logging, significantly minimises the probability of a local outbreak (Fahse and Heurich, 2011).

5. Conclusions

Studying pest species dispersal by analysing the corresponding disease events on aerially surveyed CIR images is revealed as a suitable approach for enabling the inclusion of long-term and spatially extensive data.

With regard to optimizing bark beetle management strategies, our results demonstrate the importance of previous years' infestations and encourage concentrating efficient management measures such as sanitary logging on the area in the close vicinity of previous infestations, particularly during epidemics.

Acknowledgements

We thank the administration of the Bavarian Forest NP for their kind support and for providing the aerial data. Furthermore we are grateful to Klaus Martin for his assistance in digitizing infestations and Bernhard Förster for helpful discussions concerning remote sensing tasks. The study forms part of a project (UGV-06070204028) financed by the Bavarian State Ministry of the Environment and Public Health. The first author gratefully acknowledges the support by the Faculty Graduate Center Weihenstephan of TUM Graduate School at the Technische Universität München.

References

- Anderbrant, O., 1985. Dispersal of reemerged spruce bark beetles, *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) – a mark-recapture experiment. *J. Appl. Entomol.* 99, 21–25.
- Bakke, A., Austara, O., Pettersen, H., 1977. Seasonal flight activity and attack pattern of *Ips typographus* in Norway under epidemic conditions. *Medd. Norsk I. Skogfor.* 33, 257–268.
- Botterweg, P.F., 1982. Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *J. Appl. Entomol.* 94, 466–489.
- Botterweg, P.F., 1983. The effect of attack density on size, fat-content and emergence of spruce bark beetle *Ips typographus* L. *J. Appl. Entomol.* 96, 47–55.
- Byers, J.A., 1996. An encounter rate model of bark beetle populations searching at random for susceptible host trees. *Ecol. Model.* 91, 57–66.
- Byers, J.A., 1999. Effects on attraction radius and flight paths on catch of scolytid beetles dispersing outward through rings of pheromone traps. *J. Chem. Ecol.* 25, 985–1005.
- Byers, J.A., 2000. Wind-aided dispersal of simulated bark beetles flying through forests. *Ecol. Model.* 125, 231–243.
- Byers, J.A., 2004. Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape. In: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Gregoire, J.-C., Evans, H.F. (Eds.), *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe*, a Synthesis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 89–134.
- Campbell, S.A., Borden, J.H., 2009. Additive and synergistic integration of multimodal cues of both hosts and non-hosts during host selection by woodboring insects. *Oikos* 118, 553–563.
- Chapman, D.S., Dytham, C., Oxford, G.S., 2007. Modelling population redistribution in a leaf beetle: an evaluation of alternative dispersal functions. *J. Anim. Ecol.* 76, 36–44.
- Christiansen, E., 1985. *Ips/Ceratocystis*-infection of Norway spruce: what is deadly dosage? *J. Appl. Entomol.* 99, 6–11.
- Dickens, J.C., 1981. Behavioural and electrophysiological responses of the bark beetle, *Ips typographus*, to potential pheromone components. *Physiol. Entomol.* 6, 251–261.
- Dodds, K.J., Garman, S.L., Ross, D.W., 2006. Landscape analyses of Douglas-fir beetle populations in Northern Idaho. *Forest Ecol. Manag.* 231, 119–130.
- Dolos, K., Kubisch, A., Fronhofer, E.A., Hovestadt, T., Reineking, B., 2010. Bark beetle outbreak patterns: a theoretical study of the evolution of dispersal distances and aggregation strength. 40th Meeting of the GfOE, Giessen, p. 79.
- Duelli, P., Zahradnik, P., Knizek, M., Kalinova, B., 1997. Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and the efficiency of pheromone traps. *J. Appl. Entomol.* 121, 297–303.
- Eidmann, H.H., 1992. Impact of bark beetles on forests and forestry in Sweden. *J. Appl. Entomol.* 114, 193–200.
- Elkin, C.M., Reid, M.L., 2010. Shifts in breeding habitat selection behaviour in response to population density. *Oikos* 119, 1070–1080.
- Escherich, K., 1923. *Die Forstinsekten Mitteleuropas. 2. Urinsekten, Geradflügler, Netzflügler und Käfer*. Berlin, p. 663.
- Esker, P.D., Sparks, A.H., Antony, G., Bates, M., DalíAqua, W., Frank, E.E., Huebel, L., Segovia, V., Garrett, K.A., 2007. Ecology and epidemiology in R: modeling dispersal gradients. *The Plant Health Instructor*. doi: 10.1094/PHI-A-2007-1226-03.
- Fahse, L., Heurich, M., 2011. Simulation and analysis of outbreaks of bark beetle infestations and their management at the stand level. *Ecol. Model.* 222, 1833–1846. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.03.014.
- Forsse, E., 1991. Flight propensity and diapause incidence in five populations of the bark beetle *Ips typographus* in Scandinavia. *Entomol. Exp. Appl.* 61, 53–57.
- Forsse, E., Solbeck, C., 1985. Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. *J. Appl. Entomol.* 100, 47–57.
- Franklin, A.J., Grégoire, J.-C., 1999. Flight behaviour of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in an environment without pheromones. *Ann. For. Sci.* 56, 591–598.
- Führer, E., Hausmann, B., Wiener, L., 1991. Bark beetle (Col., Scolytidae) colonization and terpene patterns in the bark of Norway spruce (*Picea abies* Karst) trap trees. *J. Appl. Entomol.* 112, 113–123.
- Furuta, K., Iguchi, K., Lawson, S., 1996. Seasonal difference in the abundance of the spruce beetle (*Ips typographus japonicus* Nijima) (Col., Scolytidae) within and outside forest in a bivoltine area. *J. Appl. Entomol.* 120, 125–129.
- Gilbert, M., Nageleisen, L.M., Franklin, A., Grégoire, J.-C., 2005. Post-storm surveys reveal large-scale spatial patterns and influences of site factors, forest structure and diversity in endemic bark-beetle populations. *Landscape Ecol.* 20, 35–49.
- Gugerli, F., Gall, R., Meier, F., Wermelinger, B., 2008. Pronounced fluctuations of spruce bark beetle (Scolytinae: *Ips typographus*) populations do not invoke genetic differentiation. *Forest Ecol. Manag.* 256, 405–409.
- Hawkes, C., 2009. Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *J. Anim. Ecol.* 78, 894–906.
- Heurich, M., Reinelt, A., Fahse, L., 2001. Die Buchdrucker Massenvermehrung im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Heurich, M. (Ed.), *Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall*, vol. 14. Bayerische Staatsforstverwaltung, Wiss. Reihe, pp. 9–48 (german with english abstract).
- Heurich, M., Ochs, T., Andresen, T., Schneider, T., 2010. Object-orientated image analysis for the semi-automatic detection of dead trees following a spruce bark beetle (*Ips typographus*) outbreak. *Eur. J. Forest Res.* 129, 313–324. doi: 10.1007/s10342-009-0331-1.
- Hietz, P., Baier, P., Offenthaler, I., Führer, E., Rosner, S., Richter, H., 2005. Tree temperatures, volatile organic emissions, and primary attraction of bark beetles. *Phyton-Ann. Rei. Bot. A* 45, 341–354.
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H., Stoyan, D., 2008. *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*. Wiley, Chichester, p. 534.
- Jakus, R., 1995. Bark beetle (Col., Scolytidae) communities and host and site factors on tree level in Norway spruce primeval natural forest. *J. Appl. Entomol.* 119, 643–651.
- Jeger, M.J., 1999. Improved understanding of dispersal in crop pest and disease management: current status and future directions. *Agr. Forest Meteorol.* 97, 331–349.
- Lausch, A., Fahse, L., Heurich, M., 2011. Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecol. Manag.* 261, 233–245.
- MacEachren, A., 1985. Compactness of geographic shape: comparison and evaluation of measures. *Geogr. Ann. B* 67, 53–67.
- Mitchell, R.G., Preisler, H.K., 1991. Analysis of spatial patterns of lodgepole pine attacked by outbreak populations of the mountain pine beetle. *Forest Sci.* 37, 1390–1408.
- Moravec, I., Cudlín, P., Polák, T., Havlíček, F., 2002. Spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) infestation and Norway spruce status: is there a causal relationship? *Wiss. Mitt. Böhmerwald* 8, 255–264.
- Nathan, R., Perry, G., Cronin, J.T., Strand, A.E., Cain, M.L., 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103, 261–273.
- Netherer, S., Nopp-Mayr, U., 2005. Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management – rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *Forest Ecol. Manag.* 207, 99–107. doi:10.1016/j.foreco.2004.10.020.
- Nuske, R.S., Sprauer, S., Saborowski, J., 2009. Adapting the pair-correlation function for analysing the spatial distribution of canopy gaps. *Forest Ecol. Manag.* 259, 107–116.
- Powers, J.S., Sollins, P., Harmon, M.E., Jones, J.A., 1999. Plant-pest interactions in time and space, a Douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. *Landscape Ecol.* 14, 105–120.
- Pureswaran, D.S., Gries, R., Borden, J.H., 2004. Antennal responses of four species of tree-killing bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) to volatiles collected from beetles, and their host and non-host conifers. *Chemocoecology* 14, 59–66.

- R Development Core Team 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from: <http://www.R-project.org> ISBN: 3-900051-07-0.
- Raffa, K.F., Berryman, A.A., 1982. Gustatory cues in the orientation of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae) to host trees. *Can. Entomol.* 114, 97–104.
- Rall, H., Martin, K., 2002. Luftbildauswertung zur Waldentwicklung im Nationalpark Bayerischer Wald 2001. Administration of NP Bavarian Forest (Ed.), Berichte aus dem Nationalpark. 1 (german).
- Robertson, C., Nelson, T.A., Boots, B., 2007. Mountain Pine Beetle dispersal: the spatial-temporal interaction of infestations. *Forest Sci.* 53, 395–405.
- Rossi, J.-P., Samalens, J.-C., Guyon, D., van Halder, I., Jactel, H., Menassieu, P., Piou, D., 2009. Multiscale spatial variation of the bark beetle *Ips sexdentatus* damage in a pine plantation forest (Landes de Gascogne, Southwestern France). *Forest Ecol. Manag.* 257, 1551–1557.
- Schwerdtfeger, F., 1955. Pathogenese der Borckenkäfer-Epidemie 1946–1950 in Nordwestdeutschland. *Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. Forstl. Vers. Anst.* 13/14, p. 135.
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Lindner, M., Lexer, M.J., 2009. Modelling bark beetle disturbances in a large scale forest scenario model to assess climate change impacts and evaluate adaptive management strategies. *Reg. Environ. Change.* 9, 101–119. doi: 10.1007/s10113-008-0068-2.
- Shepherd, R.F., 1966. Factors influencing the orientation and rates of activity of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.* 98, 507–518.
- Stoyan, D., Kendall, W.S., Mecke, J., 1987. *Stochastic geometry and its application*. 2nd ed., Wiley, Chichester, p. 436.
- Strom, B.L., Goyer, R.A., Shea, P.J., 2001. Visual and olfactory disruption of orientation by the western pine beetle to attractant-baited traps. *Entomol. Exp. Appl.* 100, 63–67.
- Thalenhorst, W., 1958. Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborckenkäfers *Ips typographus* L. *Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. Forstl. Vers. Anst.* 21, p. 126.
- Turchin, P., Thoeny, W.T., 1993. Quantifying dispersal of Southern Pine Beetles with mark-recapture experiments and a diffusion model. *Ecol. Appl.* 3, 187–198.
- Wallin, K.F., Raffa, K.F., 2002. Density-mediated responses of bark beetles to host allelochemicals: a link between individual behaviour and population dynamics. *Ecol. Entomol.* 27, 484–492.
- Wallin, K.F., Raffa, K.F., 2004. Feedback between individual host selection behavior and population dynamics in an eruptive herbivore. *Ecol. Monogr.* 74, 101–116.
- Wermelinger, B., 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecol. Manag.* 202, 67–82.
- Wermelinger, B., Seifert, M., 1999. Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecol. Entomol.* 24, 103–110.
- Wichmann, L., Ravn, H.P., 2001. The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *Forest Ecol. Manag.* 148, 31–39.
- Wiegand, T., Kissling, W.D., Cipriotti, P.A., Aguiar, M.R., 2006. Extending point pattern analysis for objects of finite size and irregular shape. *J. Ecol.* 94, 825–837.
- Wiegand, T., Moloney, K.A., 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104, 209–229.
- Wulder, M.A., Dymond, C.C., White, J.C., Leckie, D.G., Carroll, A.L., 2006. Surveying mountain pine beetle damage of forests: a review of remote sensing opportunities. *Forest Ecol. Manag.* 221, 27–41.
- Wulder, M.A., Ortlepp, S.M., White, J.C., Coops, N.C., Coggins, S.B., 2009. Monitoring the impacts of mountain pine beetle mitigation. *Forest Ecol. Manag.* 258, 1181–1187.
- Zolubas, P., Byers, J.A., 1995. Recapture of dispersing bark beetle *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in pheromone-baited traps: regression models. *J. Appl. Entomol.* 119, 285–289.
- Zumr, V., 1992. Dispersal of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in spruce woods. *J. Appl. Entomol.* 114, 348–352.

SPATIAL DEPENDENCE OF RANDOM SETS AND ITS APPLICATION TO DISPERSION OF BARK BEETLE INFESTATION IN A NATURAL FOREST

MARKUS KAUTZ¹, JOCHEN DÜLL² AND JOACHIM OHSER²

¹Technische Universität München, Lehrstuhl für Tierökologie, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising; ²Hochschule Darmstadt, Fachbereich Mathematik und Naturwissenschaften, Holzhofallee 38, D-64295 Darmstadt
e-mail: kautz@wzw.tum.de, ohser@fh-darmstadt.de
(Accepted August 8, 2011)

ABSTRACT

A large spatio-temporal data set monitoring the annual progress of bark beetle infestation in the Bavarian Forest National Park (Germany) is statistically analysed by means of complex image analysis algorithms. The infestation data were obtained by color-infrared (CIR) aerial image interpretation and cover 10 subsequent years (2001–2010). Newly emerged infestation patches are hypothesized as spatially correlated to locations of previous year's infestation. Both areas, source patches and subsequently emerged patches, are considered as two disjoint random sets. Their spatio-temporal dependence is analysed by two methods: the classical approach based on the measurement of cross-covariance functions, and a second one based on nearest neighbor distances. The resulting characteristics can be interpreted as pre-disposition probabilities of bark beetle infestation depending on distance to sources. Both methods show a strong short-range preference, which decreases with increasing distances.

Keywords: cross-covariance function, ecological data, *Ips typographus*, pre-disposition, image analysis, Euclidean distance transform, Fast Fourier transform.

INTRODUCTION

The European spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) is one of the most severe pest species killing living spruce trees (*Picea abies* L. Karst., Pinaceae) in Europe. Its horizontal larval galleries and maturation feeding in adult stage girdle tree's phloem and destroy the cambium. The trees which are infested by bark beetles are going to die. As a consequence, the next emerging beetle generation is forced to disperse from their breeding tree in order to find new suitable host trees (Lieutier *et al.*, 2004). The complex process of beetle dispersal and their habitat selection still offers several unsolved questions, which are the focus of recent research (Wermelinger, 2004). Generally, dispersal of bark beetles within a habitat is assumed to be influenced by various host and site specific factors, such as tree vigor, species composition or solar radiation (Jakus, 1995; Netherer and Nopp-Mayr, 2005). Since these factors do not show spatial homogeneity at landscape scale, the distribution of infestation patches reflects the most preferred localities. Nevertheless, dispersal distances are generally determined by a combination of the specific flight capacity and host selection behavior of the individuals, which vary within populations (Wallin and Raffa, 2004;

Williams and Robertson, 2008; Hawkes, 2009), as well as of the spatial availability of suitable habitats. When attacking living trees a pheromone mediated mass attack is necessary to overcome the tree's defense (Byers, 2004). Therefore, a successful attack leading to an infestation event is generally more likely in the vicinity of source patches where enough beetles are present. Otherwise, a spatial spread is crucial to maintain long-term population stability, both through avoidance of inbreeding and the escape from antagonists (Byers, 2004).

The Bavarian Forest National Park (Germany) provides a sound data base for long-term investigations of bark beetle infestation spread. Due to the protected status, forest management measures were not applied in the core zones and natural dynamics are allowed to develop undisturbed by humans. Simultaneously, annual aerial surveys provide high-resolution color-infrared (CIR) images which document well the spatio-temporal progress of infestations over the years (Heurich *et al.*, 2010; Kautz *et al.*, 2011).

Both, for management purposes as well as to understand the dispersal behavior of *Ips typographus* the question arises, how subsequent infestation patches are spatially correlated. Researchers in the field of ecology recently approached that task by GIS-based distance methods, suggesting a strong mutual

dependence between infestation patches of subsequent years (Wichmann and Ravn, 2001; Kautz *et al.*, 2011). Nevertheless, advanced techniques from the fields of image analysis and spatial statistics presented in this article can provide an appropriate alternative to common GIS tools applicable to ecological data such as bark beetle infestation. They are more flexible, provide a broader range of characteristics and can use full image resolution. We consider two different approaches characterizing spatial dependence of random sets: (i) the classical spatial cross-correlation, and (ii) the distance method as nearest neighbor measurement. Several challenges arising in the computation of cross-covariance functions via frequency space are addressed in detail. Furthermore, due to the irregular shapes of the observation windows, special attention must be paid to the handling of edge effects.

Spatial cross-correlation is an extension of the well-known concept of linear correlation for univariate random variables. It has been previously studied for marked point fields (Stoyan, 1984a;b) and between

a random point field, a random fiber system and random sets, where the points are sites of trees, the fibers are river courses, and the random sets are regions of specific soil types (Stoyan and Ohser, 1982). Between such structures there may exist various relationships, *e.g.*, attraction between the point sites and the river courses or inhibition between sites and soil types. For further investigation of cross-correlation applied to data from ecology and geoscience see Agterberg and Fabbri (1979), Reich *et al.* (1994) and Duffy and Hughes-Clarke (2005).

Single infestation patches strongly vary in their size and shape (Kautz *et al.*, 2011, see also Fig. 1), and systems of infestation patches usually form very irregular random sets. Therefore, it seems to be not convenient to model a system of infestation patches by a marked point process. A better (and probably more natural) model is a random set with positive area fraction.

Spatial cross-correlation of any two random sets can be introduced by the cross-correlation measure of the random area measures associated with the random

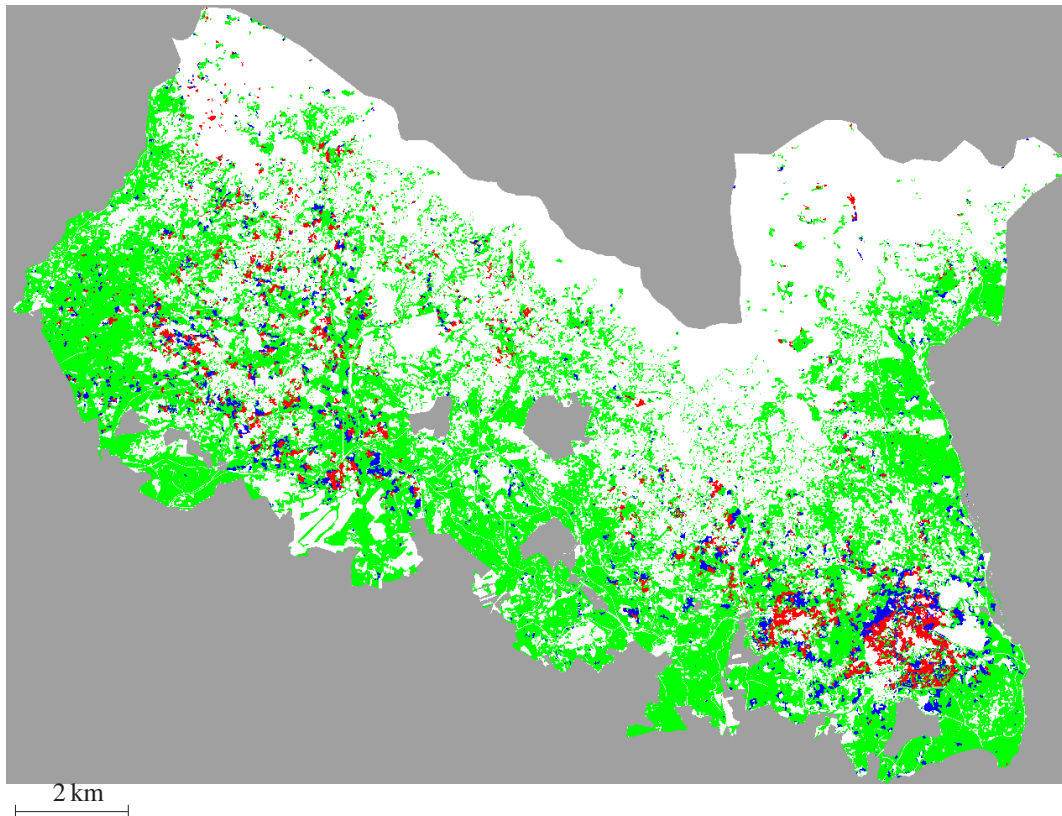


Fig. 1. Data example for one time step: shown are the infestation of 2007 (source) in red, the infestation of 2008 (target) in blue, and the susceptible forest area to potential 2008 infestation in green and blue. The frame of the study site at Bavarian Forest National Park is colored in grey.

sets. A fundamental theoretical introduction to cross-correlation measures is given in Stoyan and Ohser (1984). In the present article, mutual dependence of random sets is characterized by their cross-covariance function, which is the probability that two points, at a given distance from each other, are both inside the sets.

In contrast to the cross-covariance function, we also consider nearest neighbor distances between the sets. More precisely, we measure the shortest distance from a point randomly chosen in the first set to the second set. Obviously, the kind of this information differs from that contained in the cross-covariance function. The subset of the second set closest to a subset of the first one can be seen as a zone of influence. This seems to be a more natural description of the dispersal behavior of bark beetles, which spread out to find susceptible trees in their close vicinity. The use of nearest neighbor distances for investigating stochastic dependence (or independence) of random point fields was suggested by Ma *et al.* (2006), Baddeley and Turner (2006) and Illian *et al.* (2008, pp. 437 and 443). In Rack *et al.* (2008) a distance method is applied in order to characterize spatial dependence of constituents of materials structures.

A specific problem addressed in this paper is that the disjointness of the two random areas induces their dependence even if subsequent infestation would be independent of that in the previous year, *i.e.*, the distribution of the infested area inside the susceptible forest area is independent of the source.

CHARACTERIZATION OF MUTUAL DEPENDENCE OF RANDOM SETS

In the following we introduce two different methods for describing spatial dependence of specified areas within a forest. Mathematically these areas are modelled as random sets Φ, Ψ, Ξ in the two-dimensional space \mathbb{R}^2 . Furthermore, we assume that these random sets are almost surely locally polyconvex (*i.e.*, the realization can be represented as finite unions of compact and convex sets) and fulfill certain regularity conditions, see Definition 9.2.1 in Schneider and Weil (2008). Finally, the random sets are assumed to be jointly macroscopically homogeneous, *i.e.*, $\mathbb{P}(\Phi \in A, \Psi \in B, \Xi \in C)$ is invariant under diagonal shifts,

$$\mathbb{P}(\Phi \in A, \Psi \in B, \Xi \in C) = \mathbb{P}(\Phi \in A+x, \Psi \in B+y, \Xi \in C+z)$$

for all $x, y, z \in \mathbb{R}^2$ with $x = y = z$ and for all systems A, B and C of closed sets in \mathbb{R}^2 .

SPATIAL CROSS-CORRELATION

Because of the joint macroscopic homogeneity of Φ and Ψ the probability that the point x is in Φ while y is in Ψ depends on only the difference $y - x$, *i.e.*, $\mathbb{P}(x \in \Phi, y \in \Psi)$ can be seen as a function of $h = y - x$. The cross-covariance function $\text{cov}_{\Phi, \Psi}$ of the random sets Φ and Ψ with positive volume fractions $A_A(\Phi)$ and $A_A(\Psi)$ is defined as

$$\text{cov}_{\Phi, \Psi}(h) = \mathbb{P}(x \in \Phi, x+h \in \Psi) - \mathbb{P}(x \in \Phi) \cdot \mathbb{P}(x+h \in \Psi) \quad (1)$$

for $h \in \mathbb{R}^2$.

Let be given three random closed sets Φ, Ψ and Ξ in \mathbb{R}^2 , where Ψ is independent of Ξ . We introduce two further random sets Φ' and Ψ' defined as the intersections $\Phi' = \Phi \cap \Xi^c$ and $\Psi' = \Psi \cap \Xi$, respectively, where Ξ^c is the topological closure of the complement of Ξ . Obviously, Φ' and Ψ' depend on each other even if Φ and Ψ are independent random sets. In this respect we formulate ‘conditionally independent infestation’, given that Φ is independent of Ψ .

In the context of bark beetle infestation, the specific interpretation of the random sets is as follows:

- Φ' – the area of infestation in the previous year (source, red area in Fig. 1),
- Ψ' – the area of infestation in the subsequent year (target, blue area),
- Ξ – the area of trees which are susceptible for infestation (spruce trees, green and blue areas).

The sets Φ and Ψ are auxiliary quantities introduced in order to formulate independent random infestation. Even for independent Φ and Ψ , the sets Φ' and Ψ' depend on each other. (The infestation is called conditionally independent, given that Φ is independent of Ψ .)

Assume that Φ and Ψ are not observable, *i.e.*, information on Φ and Ψ may be available only indirectly from the observation of Φ', Ψ' and Ξ . Independence of Φ and Ψ yields

$$\mathbb{P}(x \in \Phi', y \in \Psi') = \mathbb{P}(x \in \Phi', y \in \Xi, y \in \Psi) = \mathbb{P}(x \in \Phi', y \in \Xi) \mathbb{P}(y \in \Psi)$$

for all $x, y \in \mathbb{R}^2$. In terms of normalized cross-covariance functions, the last equation can be rewritten as

$$\frac{\text{cov}_{\Phi', \Psi'}(y-x)}{\mathbb{P}(x \in \Phi') \mathbb{P}(y \in \Psi')} = \frac{\text{cov}_{\Phi', \Xi}(y-x)}{\mathbb{P}(x \in \Phi') \mathbb{P}(y \in \Xi)}. \quad (2)$$

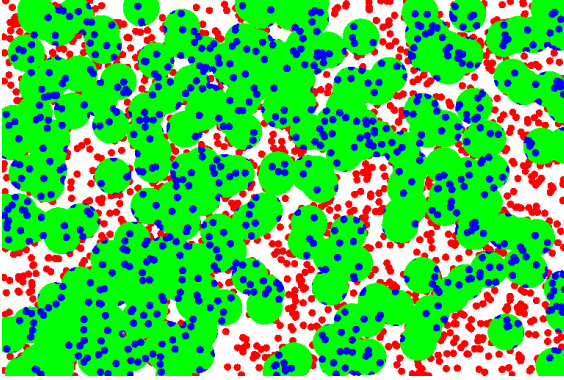


Fig. 2. Simulation of a structure with a complete spatial random infestation. The colors have been chosen as in Fig. 1. In this case Φ , Ψ and Ξ are independent Boolean models with discs of constant diameter.

In the case of isotropy, both sides of Eq. 2 depend on the radial coordinate $r = \|y - x\|$ only. Let $s_1(r)$ be the difference of the left- and the right-hand side of Eq. 2,

$$s_1(r) = \frac{\text{cov}_{\Phi', \Psi'}(y-x)}{\mathbb{P}(x \in \Phi')\mathbb{P}(y \in \Psi')} - \frac{\text{cov}_{\Phi', \Xi}(y-x)}{\mathbb{P}(x \in \Phi')\mathbb{P}(y \in \Xi)},$$

then the relationship $s_1(r) = 0$ for all $r \geq 0$ is a necessary (but not sufficient) condition for the random sets Φ and Ψ to be independent of each other. Deviations from 0 indicate dependence (Rack *et al.*, 2008; Ohser and Schladitz, 2009, Section 6.3.3). Estimates of $s_1(r)$ characterize the strength of the dependence between the source and the target of infestation depending on the distance r .

The interpretation with respect to bark beetle infestation is as follows: Assume that the bark beetle individuals infest subareas of the susceptible forest independent of their source, then $s_1(r)$ would vanish for all $r > 0$ (complete spatially random infestation) as in Fig. 2. Spatial aggregation between source and target infestation is indicated by $s(r) > 0$ for some r .

Second-order characteristics (such as cross-correlations) or their counterparts in frequency space can be measured from images of random structures obtained from various sources (Frank, 1980; Manolakis and Proakis, 1996). The fast Fourier transform (FFT) and sophisticated algorithms for its computation (Marcotte, 1996; Frigo and Johnson, 1998) allow calculating these quantities fast and efficiently. The idea to estimate the auto-covariance function (and other second order characteristics) via the Fourier transform has been around for some time (Debye *et al.*, 1957; Ohser and Mücklich, 2000,

chap. 5; Torquato, 2002). A sound mathematical basis for the computation of the auto-covariance function and its counterpart – the so-called Bartlett spectrum – is provided in Koch *et al.* (2003) and Ohser *et al.* (2005).

In order to give an estimator of the cross-covariance function we follow the ideas of Rack *et al.* (2008). Denote by \mathbb{C} the space of complex numbers, and let f be a function $f: \mathbb{R}^2 \mapsto \mathbb{C}$ belonging to the quotient space $L^1(\mathbb{R}^2) = \mathcal{L}^1(\mathbb{R}^2)/\mathcal{N}$, where $\mathcal{L}^1(\mathbb{R}^2)$ is the set of functions with $\int_{\mathbb{R}^2} |f(x)| dx < \infty$ and \mathcal{N} is the set of functions with $f = 0$ almost everywhere. Then the Fourier transform $\hat{f} = \mathcal{F}f$ of f is defined by

$$\mathcal{F}f(\xi) = \frac{1}{2\pi} \int_{\mathbb{R}^2} f(x) e^{-i\xi x} dx, \quad \xi \in \mathbb{R}^2.$$

Analogously, the inverse Fourier transform $\tilde{\mathcal{F}}f$ of f is defined by

$$\tilde{\mathcal{F}}f(x) = \frac{1}{2\pi} \int_{\mathbb{R}^2} f(\xi) e^{i\xi x} d\xi, \quad x \in \mathbb{R}^2.$$

The cross-covariance function is continuous but in general not positive definite. Hence, one can not apply Bochner's theorem (Schempp and Dreseler, 1980, Part II, Satz 3.7 and Satz 3.2), in order to introduce a spectral measure associated with the cross-covariance function, and until now it is not known if there exists any counterpart of the cross-covariance function in the frequency space.

Let Φ and Ψ be macroscopically homogeneous random sets with positive area fractions, and let W be a compact observation window with non-empty interior containing the origin (the complement of the grey frame in Fig. 1). In order to give an estimator of the cross-covariance function of two macroscopically homogeneous random sets Φ and Ψ , we introduce the windowed functions

$$\varphi_W(x) = \mathbf{1}_W(x) (\mathbf{1}_\Phi(x) - A_A(\Phi)), \quad x \in \mathbb{R}^2$$

and

$$\psi_W(x) = \mathbf{1}_W(x) (\mathbf{1}_\Psi(x) - A_A(\Psi)), \quad x \in \mathbb{R}^2$$

associated with Φ and Ψ , respectively, where $\mathbf{1}$ is the indicator function. The boundedness of W ensures the integrability of φ_W and ψ_W , and hence, their Fourier transforms $\hat{\varphi}_W$ and $\hat{\psi}_W$ exist almost surely. Furthermore, let $c_W = \mathbf{1}_W * \tilde{\mathbf{1}}_W$ denote the window function of W , where $*$ is the convolution and $\tilde{\mathbf{1}}_W$ is the reflection of W at the origin. Furthermore, let $\check{\hat{\varphi}}$ denote the complex conjugate of $\hat{\varphi}$. Then, analogously to the estimator of the auto-covariance function of a random set as described in Koch *et al.* (2003) and Ohser *et al.*

(2005), the cross-covariance function of Φ and Ψ can be estimated via

$$\text{cov}_{\Phi, \Psi}(x) \approx \frac{2\pi \bar{\mathcal{F}}(|\tilde{\Phi}_W \cdot \tilde{\Psi}_W|)(x)}{c_W(x)}$$

for all x with $c_W(x) > 0$. Here \approx means that the expression on the right-hand side is an unbiased estimator for $\text{cov}_{\Phi, \Psi}(x)$.

DISTANCE METHOD

Let $\|x - y\|$ denote the Euclidean distance of two points $x, y \in \mathbb{R}^2$. The shortest distance $\text{dist}(x, \Phi) = \inf\{\|x - y\| : y \in \Phi\}$ between a given point $x \in \mathbb{R}^2$ and the random set Φ is a random variable and the mapping $\text{dist}(\cdot, \Phi)$ can be considered as a random field. If Φ is macroscopically homogeneous then so is $\text{dist}(\cdot, \Phi)$, *i.e.*, the distribution of $\text{dist}(x, \Phi)$ is independent of the position x .

We consider the probability that the distance $\text{dist}(x, \Phi)$ is less than a given value $r \geq 0$ given that x belongs to Ψ . Let $A \oplus B = \{x + y : x \in A, y \in B\}$ denote the Minkowski sum of the sets $A, B \subset \mathbb{R}^2$. For the particular case of a ball B_r with radius r centered at the origin, it holds $A \oplus B_r = \{x \in \mathbb{R}^2 : \text{dist}(x, A) \leq r\}$. If $\mathbb{P}(x \in \Psi) > 0$ then

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{dist}(x, \Phi) \leq r | x \in \Psi) &= \frac{\mathbb{P}(\text{dist}(x, \Phi) \leq r, x \in \Psi)}{\mathbb{P}(x \in \Psi)} \\ &= \frac{\mathbb{P}(x \in (\Phi \oplus B_r) \cap \Psi)}{\mathbb{P}(x \in \Psi)} \end{aligned}$$

for all $x \in \mathbb{R}^2$ and $r \geq 0$. In the case of macroscopic homogeneity the conditional probability considered above is independent of the position x and it holds

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(\text{dist}(x, \Phi) \leq r | x \in \Psi) &= \frac{A_A(\{x \in \mathbb{R}^2 : \text{dist}(x, \Phi) \leq r\} \cap \Psi)}{A_A(\Psi)} \quad (3) \end{aligned}$$

$$= \frac{A_A((\Phi \oplus B_r) \cap \Psi)}{A_A(\Psi)}, \quad r \geq 0. \quad (4)$$

In the following we write $F_{\Phi, \Psi}(r) = \mathbb{P}(\text{dist}(x, \Phi) \leq r | x \in \Psi)$.

Again, we derive a relationship which can serve as a condition for independence of random sets. As before we assume that Ψ is independent of Φ and Ξ with $0 < A_A(\Xi) \leq 1$ and $A_A(\Psi) > 0$. As above we define $\Phi' = \Phi \cap \Xi^c$ and $\Psi' = \Psi \cap \Xi$, then from the

independence of Ψ and Ξ it follows

$$\begin{aligned} F_{\Phi', \Psi'}(r) &= \mathbb{P}(\text{dist}(x, \Phi') \leq r | x \in \Psi') \\ &= \frac{\mathbb{P}(\text{dist}(x, \Phi') \leq r, x \in \Psi, x \in \Xi)}{\mathbb{P}(x \in \Psi, x \in \Xi)} \\ &= \frac{\mathbb{P}(\text{dist}(x, \Phi') \leq r, x \in \Xi)}{\mathbb{P}(x \in \Xi)} \\ &= F_{\Phi', \Xi}(r), \quad r > 0. \end{aligned}$$

Define $f_{\cdot, \cdot}(r) = \frac{1}{2\pi} \frac{d}{dr} F_{\cdot, \cdot}(r)$. Then the difference

$$s_2(r) = f_{\Phi', \Psi'}(r) - f_{\Phi', \Xi}(r), \quad r \geq 0,$$

can be used to check independence of Φ and Ψ . Stochastic dependence of Φ and Ψ can be assumed if there exist values $r > 0$ for which estimates of $s_2(r)$ ‘significantly’ differ from 0.

In principle, the function $F_{\Phi, \Psi}$ can be estimated using either Eq. 3 or Eq. 4. Because of the huge amount of image data, we start from Eq. 3 and apply a method proposed by Rack *et al.* (2008) and Ohser and Schladitz (2009, Section 5.5.2), where similar to the FFT for cross-correlation, the Euclidean distance transform (EDT) is used as tool allowing a fast computation of quantities like the spherical contact distribution function (Mayer, 2004); we apply Cuisenaire’s algorithm which is about linear in time (Cuisenaire, 1999).

Assume that both Φ and Ψ are observed through the same window. The distance $\text{dist}(\cdot, \Phi)$ is closely related to the EDT_{Φ^c} of Φ^c , which maps to each point of \mathbb{R}^2 its shortest distance to Φ ,

$$\begin{aligned} \text{EDT}_{\Phi^c} : \mathbb{R}^2 &\mapsto [0, \infty) \\ x &\mapsto \text{dist}(x, \Phi). \end{aligned}$$

Now the EDT is masked with the random set Ψ as well as with the reduced window $W \ominus B_r$, where \ominus denotes the Minkowski subtraction defined by $A \ominus B = (A^c \oplus B)^c$ for sets $A, B \subseteq \mathbb{R}^2$. This means, we consider the product

$$\text{EDT}_{\Phi^c} \cdot \mathbf{1}_{\Psi} \cdot \mathbf{1}_{W \ominus B_r}.$$

The observation of distances less than r in the reduced window is free of edge effects (minus sampling). Hence, for known area density $A_A(\Psi)$ the ratio

$$\frac{A(\{x \in \mathbb{R}^2 : (\text{EDT}_{\Phi^c} \cdot \mathbf{1}_{\Psi} \cdot \mathbf{1}_{W \ominus B_r})(x) \leq r\})}{A_A(\Psi) \cdot A(W \ominus B_r)}$$

is an unbiased estimator of $F_{\Phi, \Psi}(r)$ for those r with $A(W \ominus B_r) > 0$, *i.e.*, $A(W \ominus B_r)$ is a window function appropriately chosen for the distance r . If also $A_A(\Psi)$ is estimated from the image data then

the above estimator is ratio-unbiased, *i.e.*, $F_{\Phi, \Psi}(r)$ is equal to the ratio of the expectation of the denominator and the expectation of the numerator. Note that the distance values obtained from a discrete EDT must be corrected. In the case of square pixels the half pixel size must be subtracted from the obtained distance values (Rack *et al.*, 2008).

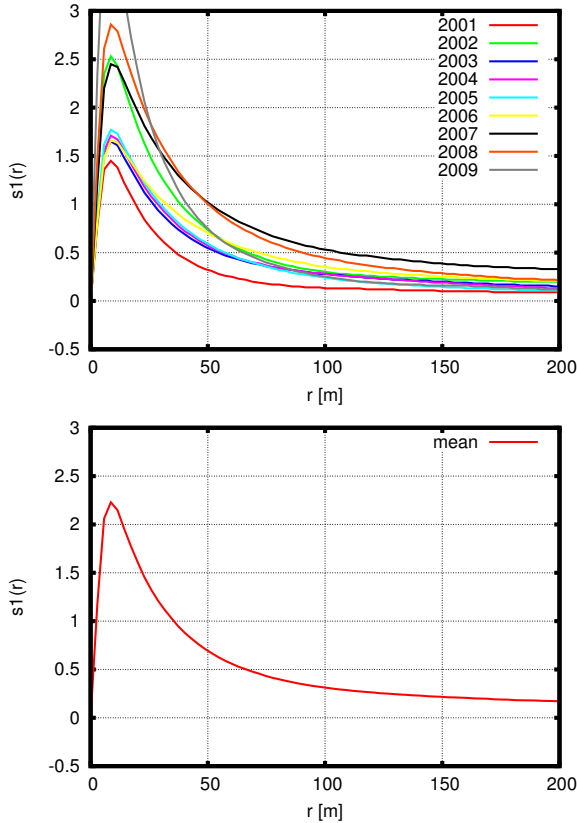


Fig. 3. The function $s_1(r)$ for the years 2001 to 2009 (on top indicated by the years of source) and the corresponding mean of $s_1(r)$ (bottom).

APPLICATION TO BARK BEETLE INFESTATION DATA

The data obtained by CIR image interpretation (see Kautz *et al.*, 2011 for details) provide information on the observation window, the area of susceptible trees, and the area of newly emerged infestations for 10 subsequent years (2001–2010). The area of infested trees (not removed from the forest) of the previous year is considered as the source for subsequent infestation. Clearly, those infestation patches where the trees are

removed by forest management cannot serve as a source.

Each of the images consists of 6620×4803 pixels with an uniform pixel size of 2.87m. Image processing and analysis are made with *MATLAB* developed by MathWorks Inc. and the *C++* library *MAVlib* created at Fraunhofer ITWM, Department of Image Processing (2011).

The results of computation are shown in Figs. 3 and 4. Comparing $s_1(r)$ and $s_2(r)$, we observe that the shapes of the curves are very similar, although the order of the curves differs. As it has been expected, for large distances r both functions are decreasing and the probability that infestation occurs more distant than 200 m away from potential source patches is very low. Further, we were interested in how our results depend on the spatial association and the abundance (*i.e.*, intensity) of source patches. The spatial association of source patches was specified by the common Moran's I, an index with values theoretically ranging from -1 (indicating regularity) over 0 (completely random distribution) to 1 (strong clustering), see Moran (1950) and Fortin and Dale (2005). Both functions $s_1(r)$ and $s_2(r)$ are independent of Moran's I of the sources (Spearman's rank correlation test yields $|\rho_s| < 0.4$ and p -value > 0.4 for s_1 and s_2 with $r = 50$ m; Table 1). The intensity of infestation affects significantly s_1 ($|\rho_s| = 0.85$; p -value = 0.004), while s_2 is less influenced by the intensity ($|\rho_s| = 0.6$, p -value = 0.088; Table 1). The most obvious difference between both curves is that for small r the function $s_1(r)$ is increasing, with a maximum value around $r = 10$ m. That is because $s_1(r)$ depends on the probability that two points of a given distance r belong to the interior of disjoint patches. In contrast to this, for $s_2(r)$ the distances are measured from the boundary of the source patches (*i.e.*, the ridges of the EDT-image) can be seen as bounds of spreading.

Table 1. Numerical data for evaluation of bark beetle infestation.

year	source area [ha]	Moran's I	$s_1(50\text{m})$	$s_2(50\text{m})$
2001	44.81	0.76	0.32	9.41
2002	111.11	0.74	0.64	2.63
2003	71.95	0.47	0.55	6.14
2004	138.35	0.57	0.58	4.22
2005	245.74	0.58	0.59	2.49
2006	316.14	0.65	0.70	2.15
2007	384.61	0.59	1.03	2.86
2008	286.95	0.62	1.02	2.59
2009	178.03	0.76	0.75	1.88

In the computation of $s_2(r)$ it is implicitly assumed that a patch susceptible to infestation can only be infested from the bark beetle subpopulation closest to this patch. In contrast, the computation of $s_1(r)$ does not involve any restrictions about the origin of the bark beetles. The individuals spreading out from their source can reach any location of the susceptible forest. Although we obviously do not have knowledge about the true spatial relations between source and target patches, the assumptions implicitly included in the definition of s_2 are more likely describing the natural dispersal behavior of *Ips typographus*. However, since the curves of both functions have similar shapes, knowledge on the origin seems not be essential for describing spatial dependence of subsequent infestation patches.

DISCUSSION

The study demonstrates how image analysis can be applied efficiently on ecological data at various spatial scales. Nevertheless, there are some computational problems that need to be discussed. The algorithmic core of the computation of the function $s_1(r)$ from digital images is the FFT and, therefore, the complexity of computing is $\mathcal{O}(n \log n)$, where n is the number of pixels. The FFT supposes periodicity with respect to the window W through which the data are observed, *i.e.*, the mask of spruce trees. However, the forest is not periodic and in particular not W -periodic. In higher dimensions the fraction of the data close to the edge of W is considerably larger than in the one-dimensional case. Thus, the kind of windowing as described by Bloomfield (1976) which was successfully applied in one-dimensional cases can lead to a considerable bias in higher dimensions. For the investigations presented in this article we used the edge correction suggested by Koch *et al.* (2003), which is based on a padding of the image with zeros and choosing an appropriate window function.

The calculation of $s_2(r)$ uses a discrete version of the EDT. There are known algorithms for the discrete EDT having a complexity of about $\mathcal{O}(n)$, see Ohser and Schladitz (2009) for an overview. Therefore, computation of $s_2(r)$ is faster than $s_1(r)$ – which is an important aspect when dealing with a huge data set, as in our case.

Finally, we remark that in the CIR images one can observe a considerable macroscopic inhomogeneity. (In terms of image processing it is called a gradient.) From our experience, the impact of this inhomogeneity on the estimates seems to be negligible. Nevertheless, the characterization of dependence

between macroscopically inhomogeneous random sets is an open problem worth being explored.

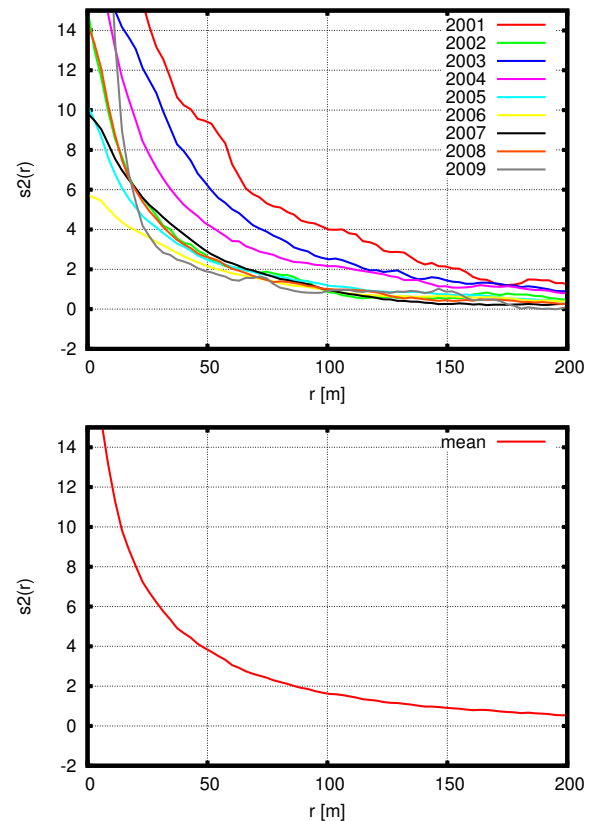


Fig. 4. The function $s_2(r)$ for the years 2001 to 2009 (on top the years of source) and the corresponding mean of $s_2(r)$ (bottom).

ACKNOWLEDGMENT

The authors thank Dietrich Stoyan for valuable hints and fruitful discussion, and they are grateful for funding by the Bavarian State Ministry of the Environment and Public Health (UGV-06070204028).

REFERENCES

- Agterberg FP, Fabbri AG (1979). Spatial correlation of stratigraphic units quantified from geological maps. *Computers Geosci* 4:515–26.
- Baddeley AJ, Turner R (2006). Modelling spatial point patterns in R. In: Baddeley AJ, Gregori P, Mateu J, Stoyan R, Stoyan D, eds. *Case studies in spatial point*

- pattern modelling. *Lect Notes Stat* **185**:23–74. New York: Springer.
- Bloomfield P (1976). *Fourier analysis of time series – An introduction*. New York: J. Wiley & Sons.
- Byers JA (2004). Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape. In: Lieutier F, Day KR, Battisti A, Gregoire JC, Evans HF, eds., *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. **89–134**.
- Cuisenaire O (1999). *Distance transformations: fast algorithms and applications to medical image processing*. Ph.D. thesis, Université catholique de Louvain, Louvain.
<http://www.tele.ucl.ac.be/PEOPLE/OC/these.pdf>.
- Debye P, Anderson HRJ, Brumberger H (1957). Scattering by inhomogeneous solid. II. The correlation function and its application. *J Appl Phys* **28**:679–83.
- Duffy GP, Hughes-Clarke JE (2005). Application of spatial cross correlation to detection of migration of submarine sand dunes: Marine sandware and river dune dynamics. *J Geophys Res* **110**:1–11.
- Fortin MJ, Dale MRT (2005). *Spatial analysis: a guide for ecologist*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Frank J (1980). The role of correlation techniques in computer image processing. In: Hawkes PW, ed., *Computer processing of electron microscope images*. Berlin: Springer.
- Fraunhofer ITWM, Department of image processing (2011). MAVilib – modular algorithms for volume images, C++ library. <http://www.mavi-3d.de>.
- Frigo M, Johnson SG (1998). FFTW 2.1.3 (the fastest Fourier transform of the West). <http://www.fftw.org/>.
- Hawkes C (2009). Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation the key? *J Anim Ecol* **78**:894–906.
- Heurich M, Ochs T, Andresen T, Schneider T (2010). Object-orientated image analysis for the semi-automatic detection of dead trees following a spruce bark beetle (*Ips typographus*) outbreak. *Eur J Forest Res* **129**:313–24.
- Illian J, Penttinen A, Stoyan H, D. S (2008). *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Statistics in practice. Chichester, New York: J. Wiley & Sons.
- Jakus R (1995). Bark beetle (Col., Scolytidae) communities and host and site factors on tree level in Norway spruce primeval natural forest. *J Appl Entomol* **119**:643–51.
- Kautz M, Dworschak K, Gruppe A, Schopf R (2011). Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle infestations in epidemic and non-epidemic conditions. *Forest Ecol Manag* **262**:598–608.
- Koch K, Ohser J, Schladitz K (2003). Spectral theory for random closed sets and estimating the covariance via frequency space. *Adv Appl Prob* **35**:603–13.
- Lieutier F, Day KR, Battisti A, Gregoire JC, Evans HF (2004). *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Ma J, Zeng D, Chen H (2006). Spatial-temporal cross-correlation analysis: A new measure and a case study in infectious disease informatics. In: Mehrotra S, Zeng DD, Chen H, Thuraishingham BM, Wang FY, eds. *Proc IEEE Int Conf Intell Secur Inform, ISI 2006*. May 23–24. San Diego, CA, USA. *Lect Notes Comput Sci* **3975**:542–7. Berlin, Heidelberg: Springer,
- Manolakis D, Proakis J (1996). *Digital signal processing*. Prentice-Hall, 3rd ed.
- Marcotte D (1996). Fast variogram computation with FFT. *Computers Geosci* **22**:1175–86.
- Mayer J (2004). A time-optimal algorithm for the estimation of contact distribution functions of random sets. *Image Anal Stereol* **23**:177–83.
- Moran PAP (1950). Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* **37**:17–23.
- Netherer S, Nopp-Mayr U (2005). Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management – rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *Forest Ecol Manag* **207**:99–107.
- Ohser J, Mücklich F (2000). *Statistical analysis of microstructures in materials science*. Chichester, New York: J Wiley & Sons.
- Ohser J, Schladitz K (2009). *3D images of materials structures – processing and analysis*. Weinheim, Berlin: Wiley VCH.
- Ohser J, Schladitz K, Koch K, Nöthe M (2005). Diffraction by image processing and its application in materials science. *Z Metallkunde* **96**:731–7.
- Rack A, Helfen L, Baumbach T, Kirste S, Banhart J, Schladitz K, Ohser J (2008). Analysis of spatial cross-correlations in multi-constituent volume data. *J Microscopy* **232**:282–92.
- Reich RM, Czapalewski RL, Bechtold WA (1994). Spatial cross-correlation of undisturbed, natural shortleaf pine stands in northern Georgia. *Environ Ecol Stat* **1**:201–17.
- Schempp W, Dreseler B (1980). *Einführung in die harmonische Analyse*. Stuttgart: Teubner.
- Schneider R, Weil W (2008). *Stochastic and integral geometry. Probability and its application*. Heidelberg: Springer.
- Stoyan D (1984a). Correlations of the marks of marked point

- processes – statistical inference and simple models. *J Inf Process Cybern* 20:285–94.
- Stoyan D (1984b). On correlations of marked point processes. *Math Nachr* 116:197–207.
- Stoyan D, Ohser J (1982). Correlations between planar random structures, with an ecological application. *Biometrical J* 24:631–47.
- Stoyan D, Ohser J (1984). Cross-correlation measure of weighted random measures and their estimation. *Teor Verojatn Primen* 29:338–47.
- Torquato S (2002). *Random heterogeneous materials: microstructure and macroscopic properties*. New York: Springer.
- Wallin KF, Raffa KF (2004). Feedback between individual host selection behaviour and population dynamics in an eruptive herbivore. *Ecol Monogr* 74:101–16.
- Wermelinger B (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecol Manag* 202:67–82.
- Wichmann L, Ravn HP (2001). The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *Forest Ecol Manag* 148:31–9.
- Williams WI, Robertson IC (2008). Using automated flight mills to manipulate fat reserves in Douglas-fir beetles (Coleoptera: Curculionidae). *Environ Entomol* 37:850–6..

The “sun-effect”: microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations

Markus Kautz · Reinhard Schopf · Joachim Ohser

Received: 8 June 2012 / Revised: 5 October 2012 / Accepted: 4 January 2013 / Published online: 23 January 2013
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2013

Abstract Bark beetle dispersal and host selection behaviour are a complex and poorly understood process, resulting in specific spatio-temporal infestation patterns in forests. Aerial images from the Bavarian Forest National Park (Germany) provide a high-resolution, that is, tree-scale data set for the period 2001–2010, including information about *Ips typographus* (Col., Curculio., Scolytinae) infestation, the application of sanitary logging, natural forest edges and the area of living spruce susceptible to bark beetle infestation. We combined methods of GIS and image analysis to investigate the infestation probabilities at three types of forest edges under spatial and temporal aspects and compared them to the corresponding probabilities at the stand interior. Our results showed a pronounced infestation predisposition of such edge trees delimiting infestation patches cleared by sanitary logging measures, in particular at the south-facing edge sector. In contrast, edges adjacent to non-cleared infestation were revealed as less attractive for subsequent infestations, but nonetheless more attractive than permanent forest edges or the stand interior. Additionally, we measured near-bark surface air temperature to determine microclimatic differences at those edge- or non-edge sites and related them to predisposition results. Finally, our study emphasized

favourable microclimatic conditions—summarized as the “sun-effect”—as a decisive factor enhancing the local infestation probability at recent forest edges in multiple ways. Both insect- and host tree-related reactions to suddenly altered microclimate are supposed to bias arbitrary colonization behaviour at patch and tree level, thereby mainly explaining observed infestation patterns. From the forester’s point of view, our results may contribute to precise bark beetle risk assessment and thus facilitate decision making in forest management.

Keywords *Ips typographus* · Host selection · Infestation probability · Sanitary logging · Edge orientation · Image processing · Spatial analysis

Introduction

The European spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) is considered one of the most serious pest species attacking and killing Norway spruce (*Picea abies* L. Karst., Pinaceae). Outbreaks of *I. typographus*, mostly following windthrow events, induce significant natural disturbances in European spruce forests, with drastic ecological and economic consequences (Eidmann 1992; Fischer et al. 2002; Schelhaas et al. 2003; Komonen et al. 2011).

While the insects’ within-bark development from egg to imago has been under investigation for at least a century (reviewed by Escherich 1923; Thalenhorst 1958), more recent research attaches growing importance to the relatively short life cycle period outside the bark, including beetles’ dispersal flight and host selection. Despite their undisputed significance for population ecology and pest management, bark beetle dispersal mechanisms are not yet

Communicated by G. Brazaitis.

M. Kautz (✉) · R. Schopf
Department of Ecology and Ecosystem Management,
Institute of Animal Ecology, Technische Universität München,
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85350 Freising, Germany
e-mail: kautz@wzw.tum.de

J. Ohser
Department of Mathematics and Natural Sciences, Hochschule
Darmstadt, Schöfferstr. 3, 64295 Darmstadt, Germany

completely understood due to the complexity of multi-level interactions (Wermelinger 2004; Jakuš et al. 2010; Kausrud et al. 2012). Host selection by an insect herbivore within its habitat consists of several consecutive steps (host finding, recognition, acceptance) which determine whether a resource will be infested or rejected (Kennedy 1965; Kogan 1994). A variety of biotic and abiotic factors and their interactions ultimately lead to specific spatio-temporal infestation patterns within a forest (e.g. Wood 1982; Wermelinger 2004; Raffa et al. 2008; Lausch et al. 2011; Kausrud et al. 2012).

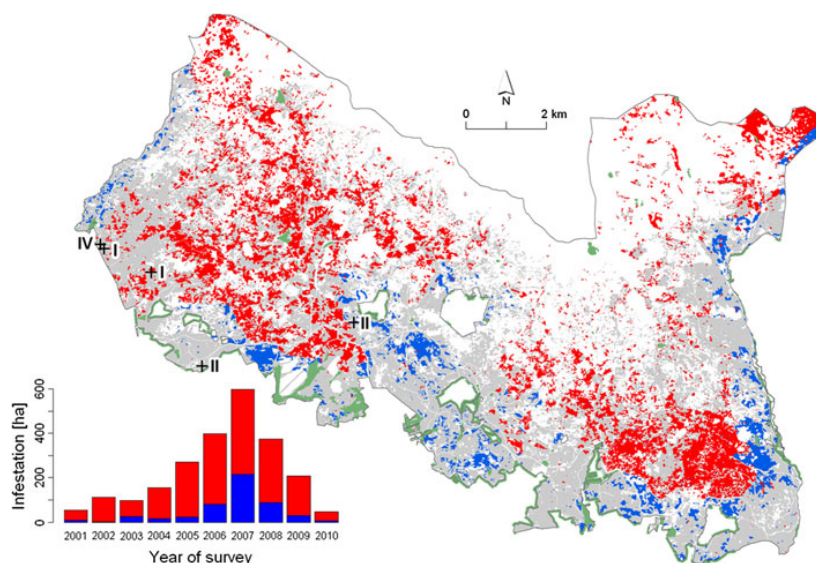
Factors determining dispersal and host selection processes are inhomogeneously distributed in space. Hence, infestation patterns somehow reflect the relative preferences of sites for an *I. typographus* attack, that is, some sites may be more predisposed to attacks than others. Prior studies revealed tree vigour and physiology (Christiansen et al. 1987; Führer et al. 1997; Nelson and Lewis 2008; Jakuš et al. 2011), tree composition, that is, age and stand structure (Netherer and Nopp-Mayr 2005; Jakuš et al. 2011), and the distance to previous infestations (Lausch et al. 2011; Kautz et al. 2011a) as the most significant factors influencing a site's probability to be infested. Moreover, favourable microclimatic conditions induced by topography are assumed to enhance local attack probability. Akkuzu et al. (2009) reported increased pheromone trap catches at south-facing (sun-exposed) slopes, which corresponds to previous observations on infestation occurrence at landscape scale (Jakuš et al. 2003; Grodzki 2004; Netherer and Nopp-Mayr 2005). Furthermore, there is evidence that temperature and sunlight may affect host selection even at patch down to (within) tree level. However, these reports consider only temporally and/or spatially limited data sets (Nef 1990; Lohberger 1993 cited in Schopf and Köhler 1995; Lobinger and Skatulla 1996; Jakuš et al. 2011).

Undisturbed spruce stands are usually well protected against direct insolation by individual and/or collective shading (Jakuš et al. 2011). Natural disturbances such as windthrows or bark beetle infestation gaps create new forest edges within a stand, which show a sharp microclimatic gradient. The altered microclimate, that is, increased solar radiation, wind exposure, higher temperature and less humidity may affect species composition considerably (e.g. Matlack 1994; Murcia 1995). Forest edges may thus provide favourable habitats, especially for insects favoured by sun exposure. Due to their temperature regime bark beetle gaps and their edges are recognized as hot spots of insect diversity (Müller et al. 2007). The specific role of forest edges concerning bark beetle activity has been studied previously, but the research focused mainly on a direct relation to the encircled source patch. Obviously, trees in the close vicinity of breeding sites are more predisposed to

attack, both in case of recent windthrows (Wichmann and Ravn 2001; Hedgren et al. 2003; Komonen et al. 2011) and infestations by remaining standing trees (Kautz et al. 2011a; for *Dendroctonus ponderosae* H.: Robertson et al. 2007). However, the immediate removal of wind-felled/infested trees will only reduce but not completely avoid damages in adjacent forests (Ravn 1985; Schroeder and Lindelöv 2002). Higher attack rates at those forest edges could not be fully explained by a switch or dispersal from colonized trees in the gap. Thus, Schroeder and Lindelöv (2002) suggested a per se twofold attractiveness of edge trees for a subsequent attack: (1) *I. typographus* prefers breeding material exposed to sun, and simultaneously (2) edge trees are not adapted to the sudden exposure to solar radiation, that is, sun-stressed trees are weakened and thus more susceptible to attacks than stand interiors.

Our study aims to quantify the attractiveness of different kinds of forest edges by analysing their infestation probability, that is, the probability that edge trees will be subsequently infested by bark beetles (rather than non-edge trees at the same distance to a beetle source). Further, we were interested in probable alterations of these predisposition effects in the course of time after an edge was created. Finally, we hypothesize plausible relations between the observed infestation pattern and the local microclimate. The study site is part of the Bavarian Forest National Park (NP), Germany, a spruce dominated montane landscape which is significantly affected by a long lasting and still ongoing outbreak of *I. typographus* (Fig. 1). In the NP core zone, trees killed by bark beetles remained untouched in the stands, whereas in the managed NP border zone, infested trees were identified and removed immediately to protect adjacent commercial forests from large-scale infestations. Bark beetle activity, in combination with forest management measures, results in two types of forest edges, each with a specific edge structure. Additionally, naturally grown forest edges with a well-developed stand border surround permanent open areas such as meadows or swamps. Thus, our study includes three types of forest edges at landscape scale, in combination with a high infestation pressure by *I. typographus*. The time series covers 10 consecutive years, including epidemic and non-epidemic years (Kautz et al. 2011a, see also inset of Fig. 1). This spatial and temporal dimension of the data set provides a valuable number of replicates, thus allowing us to obtain empirically reliable evidence beyond the limited scale of field experiments. An experimental design in the field usually lacks an adequate number of comparable "treated" (infested) and "control" (non-infested) plots, ensuring that other predisposing factors do not bias the resulting infestation probability. From our point of view, this is the main advantage of the presented methodological approach compared to previous mainly field-based studies

Fig. 1 Study site with infestation dynamics from 2001 to 2010: The map shows infestations remaining (red) and cleared by management (blue), cumulatively within the period. The same colours are used in the bar plot giving quantitative values per year. Permanent open areas are mapped in green, susceptible forest in grey; white areas within the study site are non-susceptible to bark beetles, for example, non-spruce forest. Black crosses mark the locations of temperature measurements, where Roman numbers indicate the scenarios as given in the text. (Color figure online)



which were constrained to investigating subsequent attack dynamics at forest edges on a limited number of patches within a short time period (Lohberger 1993 cited in Schopf and Köhler 1995; Mezei et al. 2011).

Materials and methods

Infestation analysis

High-resolution aerial imagery has been taken annually to document the spatio-temporal infestation progress in the NP. The survey is standardized providing digital colour infrared images with a pixel size of $0.2 \times 0.2 \text{ m}^2$ (for details of data acquisition see Heurich et al. 2010). Imagery used for this study covers an area of 130 km^2 (55 % of total NP area) and a period of 11 consecutive years from 2000 to 2010. Based on these data, single newly emerged infestation patches, where standing dead trees remained as well as patches cleared by management measures, could be identified for the years 2001–2010 (Rall and Martin 2002). The minimum size of identified infestation patches corresponds to a group of 5 infested trees, and the size distribution of patches (and consequentially of their edges) follows mainly an exponential-like distribution with most of patches $< 1 \text{ ha}$ (Kautz et al. 2011a). Additionally, remaining healthy spruce areas were detected by means of a semi-automated pixel classification, as previously reported by Kautz et al. (2011a). Figure 1 provides an overview of the study site and the spatially heterogeneous distribution of infestation patches within the susceptible forest area.

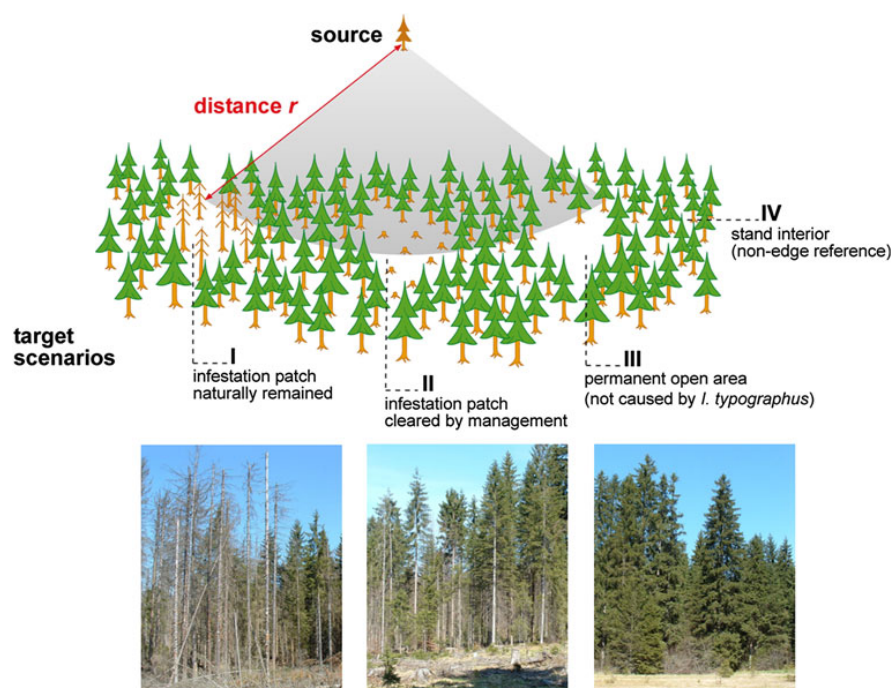
In order to assess local predisposition effects among four different site scenarios (Fig. 2), we defined three types of forest edges by a 10-m buffer ring around

- I patches previously infested by *I. typographus* but not cleared by forest management,
- II patches immediately cleared after infestation, and
- III permanent open areas not caused by infestation at all, for example, meadows or swamps.

Spruce forest outside of these 10-m buffers (i.e. not spatially related to any type of edge) was denoted as stand interior and serves as the non-edge reference scenario (IV).

The amount of bark beetle-related forest edges (I and II) varied between years, depending on infestation dynamics and management activities as shown in Fig. 1. However, the analysed number of (spatially dispersed) locations for each edge scenario as well as for the stand interior is quite comprehensive, for example, the total lengths of analysed forest edges comprise 2,058 km (I), 562 km (II) and 640 km (III). All details, separated for each scenario and year, are given in Table 1. The edge width was specified as 10 m, thus considering only those trees which are directly and most influenced by microclimatic effects on edges, for example, by enhanced insolation. Usually it includes merely the first tree line (“edge trees”) encircling the focal patch. In fact, we were interested in the attractiveness of these edges to bark beetle attacks in subsequent years. Hence, it is important to point out here that the patch which we encircled with the 10-m buffer should not have any “beetle source” effect on its own edge, that is, the natal site of beetles attacking an edge should be elsewhere. For this reason, we exclude from the analysis the 1st year

Fig. 2 Infestation probabilities were computed considering the distance r to source for three different forest edges: (I) around remaining infestation patches, (II) around cleared infestation patches and (III) around permanent open areas unrelated to bark beetle. As a non-edge reference area constitutes any other living spruce area (IV)



immediately after infestation and considered only the 2nd to 5th year after infestation. The emerged edge need to be at least 2-year-old. Figure 3 visualize schematically how the sites were selected for spatial analyses; however, the figure exemplifies the methodology for one location, one scenario and a reduced time series only. In detail, assuming a focal patch was infested in 2001 (e.g. year x in Fig. 3), we observed patch's edges from 2003 (year $x + 2$) until 2006 (year $x + 5$, not shown in the figure). In 2002 (year $x + 1$), the patch edge was no doubt subject to an extraordinarily high probability of being infested due to the close (but temporary) source-sink relation (Kautz et al. 2011a, b). This effect is explicitly omitted here because our aim was to detect a per se (not source-biased) attractiveness of forest edges. In the special case that the complete edge of the 2001-patch was infested in 2002, for that particular patch, there was no edge remaining for our analysis. Later, from the 2nd year on, the focal patch is no longer seen as a beetle source. From the 6th year onwards, expected predisposition effects on edge trees due to an abruptly modified microclimate are generally less likely, and the time series for analysis would also be reduced. For scenarios III and IV, such a restriction did not exist; therefore, all years from 2003 to 2010 were considered (Table 1).

Based on the infestation data, we computed the specific area fractions f for each of the above described site scenarios I–IV, in order to quantify and compare their local

predisposition effects for *I. typographus* infestation. Here, area fraction means infested spruce area in relation to healthy spruce area which is actually susceptible to infestation, and therefore, it can be interpreted as a probability of infestation. Obviously, the area fraction is source-dependent and, therefore, it is seen as a function $f(r)$ of the shortest distance r to the patches of the previous year's infestation, assumed to be the source patch. For this reason, a core around the source is considered containing all points of the forest area with distances at most r to the source. Now the infestation probability $F(r)$ is estimated as the fraction of infested forest inside this core. More precisely, we divide the total area of infested forest by the total area of susceptible forest, both inside the core. The measurements follow the "distance method" previously introduced and described in detail by Kautz et al. (2011b). That methodological study revealed the nearest-neighbour assumption between random sets to be appropriate for application to source-target relations in a bark beetle-host system.

Formally, $F(r)$ can be defined as followed: Let A , B and C denote the source, the subsequent infestation (target) and the susceptible forest, respectively. All three sets represent (random) subareas of the forest, where B is a subset of C , $B \subseteq C$, and A and C are disjoint, $A \cap C = \emptyset$. Note that in our study, the sets B and C are specified to certain scenarios I–IV and years and that they are not completely disjoint (an unambiguous assignment of every location is impossible

Table 1 Areas per scenario and year as used in the study, where A_{pot} is the area potentially susceptible to infestation, and A_{inf} denote the infested area as a fraction of A_{pot}

Edge origin	2003		2004		2005		2006		2007		2008		2009		2010	
	A_{pot}	A_{inf}	A_{pot}	A_{inf}	A_{pot}	A_{inf}	A_{pot}	A_{inf}	A_{pot}	A_{inf}	A_{pot}	A_{inf}	A_{pot}	A_{inf}	A_{pot}	A_{inf}
Scenario I																
2001	38.31	2.63	28.82	2.17	24.02	2.69	21.33	2.74	-	-	-	-	-	-	-	-
2002	-	-	103.98	9.97	85.25	9.09	76.13	10.65	65.46	8.78	-	-	-	-	-	-
2003	-	-	-	-	40.87	7.08	33.76	5.61	28.13	2.46	25.66	2.23	-	-	-	-
2004	-	-	-	-	-	-	54.13	8.71	45.37	6.54	38.80	3.56	35.23	1.91	-	-
2005	-	-	-	-	-	-	-	-	132.67	17.62	114.98	11.09	103.85	7.11	96.71	1.24
2006	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	148.73	20.51	128.17	9.53	118.60	2.41
2007	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	164.17	14.92	149.22	4.65
2008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	155.91	5.60
Scenario II																
2001	6.06	0.83	5.82	0.56	4.43	0.22	4.21	0.33	-	-	-	-	-	-	-	-
2002	-	-	2.08	0.43	1.22	0.05	1.18	0.00	1.18	0.49	-	-	-	-	-	-
2003	-	-	-	-	17.30	0.79	16.51	1.28	15.22	5.46	9.78	0.30	-	-	-	-
2004	-	-	-	-	-	-	7.32	0.56	6.76	3.17	3.58	0.33	3.26	0.02	-	-
2005	-	-	-	-	-	-	-	-	15.23	4.44	10.77	0.74	10.03	0.16	9.87	0.00
2006	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	47.16	3.65	43.50	0.90	42.60	0.34
2007	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	108.62	3.57	105.05	0.58
2008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	62.98	0.14
Scenario III																
84.70	1.12	83.58	0.32	82.31	1.12	81.18	1.70	79.48	2.10	77.38	1.42	75.96	0.81	75.15	0.33	
Scenario IV																
19,711.42	94.14	19,615.14	152.78	19,444.70	265.86	19,171.20	390.38	18,765.30	577.66	18,142.04	363.73	17,680.62	200.11	17,329.57	41.77	

All values are given in hectares; for edge scenarios I–III that corresponds to kilometre edge length

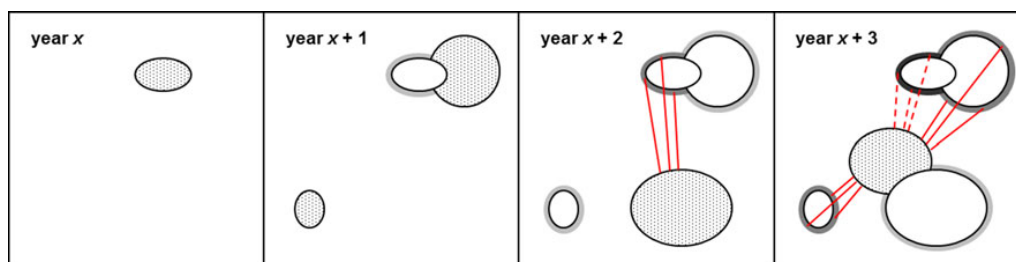


Fig. 3 Spatio-temporal evolution of infestation patches and their analysed edges, exemplary showed including four consecutive years: potential source patches are given *dotted*, patch edges are

differentiated by their age (1st year = *light grey*, 2nd year = *grey*, 3rd year = *dark grey*) and *red lines* indicate distance measurements (2nd year = *solid*, 3rd year = *dashed*). (Color figure online)

due to the possibility that it belongs to more than one group; however, the overlapping is marginal). By $\text{dist}(x, A)$, we denote the shortest (Euclidean) distance between an arbitrary point $x \in \mathbb{R}^2$ and the set A . Then, $\mathbb{P}(\text{dist}(x, A) \leq r \mid x \in B)$ is a conditional probability, i.e., a probability that $\text{dist}(x, A) \leq r$ given that x is a point in B . Note that in the case of macroscopic homogeneity, this probability is independent of x . The function $F(r)$ can be expressed as a ratio of probabilities,

$$F(r) = \frac{\mathbb{P}(\text{dist}(x, A) \leq r \mid x)}{\mathbb{P}(\text{dist}(x, A) \leq r \mid x \in C)}, \quad r \geq 0.$$

Finally, f is the first derivative of F and can be obtained from $f(r) = F'(r)/(2\pi r)$, where f can be interpreted as the infestation probability for distances equal to r from the source. This leads to an infestation probability function for all distances $r \geq 0$, with a fine spatial resolution according to the pixel size used in this study (2.87 m). Thus, all locations with a specific distance r can be seen as replicates concerning the different scenarios and years.

A further challenge in our spatial analysis is the computation of particular area fractions separated by edge orientations within the defined 10-m buffer ring. These orientations are obtained from the gradient of the image data g , that is, from the vector of the partial derivatives in the x - and in the y -direction. The gradient can be estimated using the following algorithm: First a gradient filter is applied which assigns each pixel to the gradient at this pixel consisting of two components g_x and g_y . The first component is the first derivative in the row direction of the image, and the other one corresponds to the column direction. Finally, the local direction, corresponding to the edge orientation which is perpendicular to the edge, is expressed in terms of the angle φ . Thus, we obtain the polar coordinates (r, φ) characterizing the gradient, where $r = \sqrt{g_x^2 + g_y^2}$ is the length (i.e. the norm) of the gradient and φ its direction calculated using $\tan \varphi = g_y/g_x$. Usually,

the gradient of the image g is computed by convolving g with a filter mask D given by

$$D = \begin{pmatrix} D_x \\ D_y \end{pmatrix}$$

with the components

$$D_x = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & -1 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \quad \text{and} \quad D_y = \frac{1}{2} \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 \end{pmatrix},$$

where the convolution of the image data g with D_x and D_y yields estimates of g_x and g_y , respectively.

The ordinary directional derivatives obtained from D_x and D_y are sensitive with respect to the occurrence of noise, and therefore, a smoothing is involved perpendicular to the x - and y -direction, respectively. Well known examples of smoothed versions of D_x and D_y are Sobel filters. However, as pointed out in Jähne et al. (1999), Sobel filters are not the best choice for computing local directions. In particular, they do not have perfect rotational symmetry. Thus, we applied Scharr filter masks which provide improved rotatory invariance. Instead of the ordinary masks D_x and D_y , we used the 3×3 masks of the Scharr filter given by

$$\bar{D}_x = \frac{1}{32} \begin{pmatrix} 3 & 0 & -3 \\ 10 & 0 & -10 \\ 3 & 0 & -3 \end{pmatrix}, \quad \bar{D}_y = \frac{1}{32} \begin{pmatrix} 3 & 10 & 3 \\ 0 & 0 & 0 \\ -3 & -10 & -3 \end{pmatrix}. \quad (3)$$

Further details and the use of Scharr filters in applications are given in Scharr (2007).

In this article, the computed directions (i.e. edge orientations) were divided into 8 classes of a uniform width of 45° (N, NW, W, SW, etc.). We denoted edge orientations by the direction facing towards the focal patch, as an example: N means north-facing edge sector, that is, the focal patch is adjacent in the north (see insert of Fig. 5). The orientation analysis was applied to the two edge scenarios provoked by

I. typographus, remaining (I) and cleared by management (II), to detect a probable effect of sudden solar radiation on predisposition. Note that this separated area fraction is not source related (neither by distance nor by direction), but it rather considers the local orientation of the edge.

Our spatial analysis approach beneficially combines the extension of a landscape-scaled study site with the precision of tree-scale data, that is, it consequently works on the pixel scale (in our case 2.87 m). This is a clear advantage over other techniques such as position-based methods and the statistical analysis implemented in GIS usually working on down-sampled data. Fast algorithms were needed to speed up the processing and analysis of the huge amount of data in our study. In particular, we used a new version of Euclidean distance transform (EDT), based on Saito and Toriwaki's separation technique as well as the two-pass recurrence, both published in Ohser and Schladitz (2009). Furthermore, the application of a Scharf filter allowed a careful detection of the orientation of the forest edges. Scharf filters behave nearly isotropically, and thus, the quality of edge detection is largely independent of the image texture induced by sampling the data on the underlying point lattice. Finally, we applied advanced techniques of spatial statistics in order to exclude influences of the edge of the study site, global inhomogeneity in the data and the limited lateral resolution on the results.

Temperature data

To support our results obtained by spatial statistics with a reliable microclimatic parameter, the near-bark surface air temperature (T) was measured in situ concerning scenarios I, II and IV (see Fig. 1) from April 21 to August 23, 2011, hourly from 10 a.m. to 6 p.m. That period mainly covered the time of dispersal and host selection of *I. typographus* at the study site (Lobinger 1994; Baier et al. 2007). In spite of differences, in the amplitudes previous studies revealed strong correlations between temperature measurements in trees phloem, on the bark surface and in the air (Powell 1967; Bolstad et al. 1997). Sample plots were selected as well by using the above mentioned aerial imagery: 2-year-old edges around cleared and non-cleared patches, that is, patches infested in 2009, were identified in the images. As further criteria, it was necessary that these edges (1) comprised mature healthy spruce not yet infested, and (2) that they were located relatively close to each other under comparable mesoclimatic conditions.

The experimental design consists of two sample plots representing each of the scenarios I and II. At the patches' north- (N) and south-facing (S) edges living spruce trees were chosen and equipped with T -data loggers (iButton® DS1922L). The combination of scenario number and edge orientation were abbreviated by I(S), II(N), etc. Loggers were placed outside the bark, within a centimetre of the

bark surface at breast height. To get a realistic characterization of local microclimate at the tree site, T measurements were taken at both the northern and southern face of each sampled tree and were later combined to a single mean value, according to Schmid et al. (1991, 1992). Additionally, one spruce tree in a stand interior was also sampled in the same way to get a non-edge reference.

Statistics and software

In a first step, infestation data were processed with ArcGIS 9.3 (Esri Inc.) to provide the specific polygon layers describing source, target and susceptible areas for the different scenarios and years. Afterwards that series of single shape files were converted into binary images with a spatial resolution of $2.87 \times 2.87 \text{ m}^2$ pixel size which were finally analysed using the C++ library MAVIlib created at Fraunhofer ITWM (2011). Friedman-ANOVA including post hoc statistics was applied to test the hypothesis of equal probability distributions depending on distances and orientations as well as of distributions of T measurements depending on time. All statistics were performed using SPSS Statistics 19 (IBM Inc.).

Results

Infestation probability at edge and non-edge sites

Distance-to-source related infestation probabilities show distinct differences between the analysed edge and non-edge scenarios (Fig. 4): edges encircling cleared infestation patches (scenario II) were more likely infested in subsequent years than those of remaining patches (I), and both bark beetle-related edge scenarios showed higher infestation probabilities than the stand interior (IV) and natural forest edges (III). The 2nd year is shown to contribute in a particular manner to higher probability values of scenarios I and II. This order among the scenarios is almost similar for all distances r , except short-range dispersal ($r < 50 \text{ m}$), where edge-specific factors obviously play a minor role for beetle's tree choice. For distances $50 \text{ m} < r < 500 \text{ m}$ (with 2.87 m pixel size it corresponds to $n = 157$), statistical tests show significant differences in the fraction of infested areas among all groups (Friedman-ANOVA, $p < 0.005$).

Edge orientation analysis

To specify in detail the above shown predisposition effects of bark beetle-related forest edges (I and II), we computed area fractions f of their 8 orientation sectors. Fractions were given as relative values, where the sum of all 8 sectors of an edge corresponds to 100 %. Results revealed that 2nd year edges of scenario II feature a highly significant

Fig. 4 Infestation probabilities computed as $f(r)$ are shown for scenarios I–IV on a distance-to-source gradient. *Solid lines* represent mean values from the 2nd to at most the 5th year after infestation (I and II), and from all years 2003–2010 in the case of III and IV. For I and II, the 2nd year is distinguished by *dotted lines*. Probabilities for $r < 50$ m (left of the vertical line, not showing any edge-relation) are given in transparency

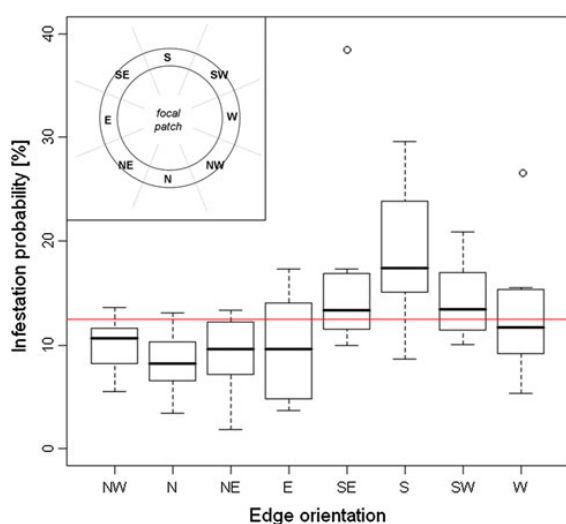
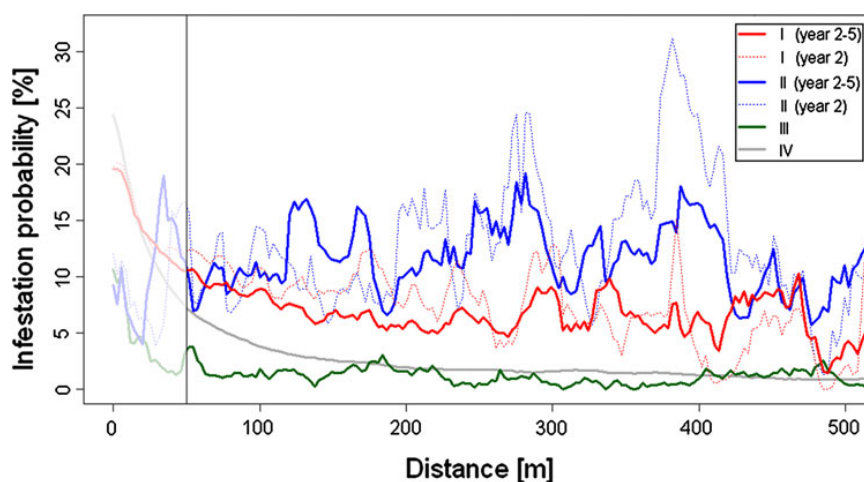


Fig. 5 Scenario II: The boxplot shows infestation probabilities (the relative area fraction f_{rel}) for the 2nd year after clearance (Friedman-ANOVA: $p = 0.0038$). The *horizontal red line* marks a complete equal distribution among all orientations with $f_{rel} = 12.5\%$. (Color figure online)

orientation preference (Friedman-ANOVA: $p < 0.005$; Fig. 5), whereas infestation probabilities were equally distributed to all orientations in the following years ($p > 0.1$ for each of 3rd to 5th year). Figure 5 clearly emphasizes the differences between opposing orientations in the 2nd year: north-facing edges (N) showed the lowest risk of being subsequently infested compared to south-facing edges (S) with infestation rates twice as high.

In contrast, those edges encircling remaining patches (I) do not show any orientation preference for subsequent infestations ($p > 0.1$) except the 4th year, where infestations tended to be slightly more pronounced within the W-sector ($p = 0.04$).

Site-specific temperature

Daytime (10 a.m. to 6 p.m.) mean temperature T was compared between five sites: scenarios I and II, each with north- (N) and south-facing (S) edges, and scenario IV as non-edge reference. Pairwise comparison showed significant differences among the five groups (Friedman-ANOVA: $p < 0.05$; $n = 125$ days), excepting the pair I(S) – II(N) where no difference was revealed ($p > 0.99$). Thus, T showed a clear ranking almost throughout the whole time period (Fig. 6): II(S) > II(N) = I(S) > I(N) > IV.

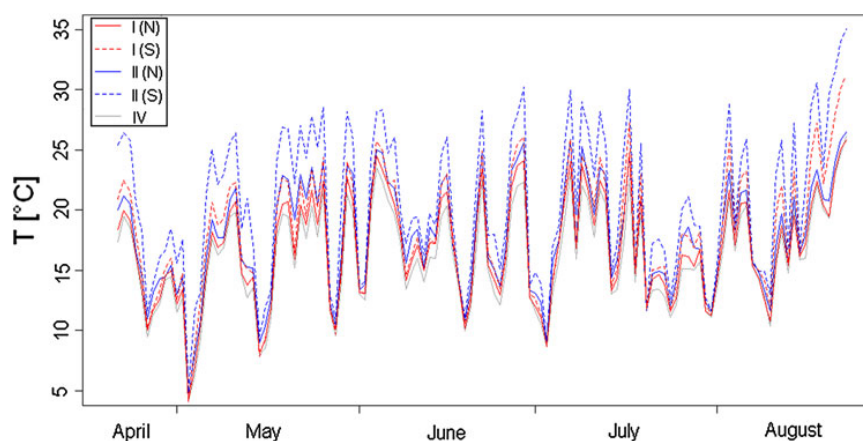
Discussion

The “sun-effect” on colonization behaviour

Bark beetle activity in combination either with or without sanitary logging measures creates two types of forest edges, which are hypothesized as favourable sites for subsequent attacks. Edges around permanent open areas, characterized by a well-developed border, were included within this study as a third type. Depending on their origin, and thus their different morphological structures the edges are shown to be susceptible to bark beetle attacks in different ways (Fig. 4). Further, we showed that the clearing of infestation patches resulted in highest temperatures at the adjacent edge trees, followed by edges of remaining patches, and the stand interior (Fig. 6). These results correspond with those of Hais and Kučera (2008), where surface temperatures within a spruce forest were obtained by satellite data, showing the same thermal hierarchy.

The role of such microclimatic alterations in driving the host selection process is complex, affecting both bark beetles as well as host trees. A number of previous studies have

Fig. 6 Mean temperature T , measured from 21 of April to 23 of August 2011 at S- (*dashed lines*) and N-edges (*solid lines*) of scenario I (*red*) and II (*blue*). The non-edge reference scenario IV is given in *grey*. (Color figure online)



documented the relevance of air and phloem temperatures for *I. typographus* dispersal behaviour, diapause, flight activity, reproduction, development and survival (e.g. Annala 1969; Lobinger 1994; Coeln et al. 1996; Wermelinger and Seifert 1998, 1999; Baier et al. 2007; Doležal and Sehnal 2007; Faccoli 2009). Their results show a generally positive correlation between temperatures and population growth as long as temperature thresholds are not exceeded. Consequentially, during host selection bark beetles would choose the “warmer” tree provided that all other factors, for example, tree vigour, physiology etc., are comparable at patch level.

Other sun-related effects also influence the insect-host system: A clear cut of a recent infestation patch leads to sudden sun exposure to large parts of stems of the edge trees, which were formerly located within a closed stand and are thus characterized by relatively short crowns. Sun exposure without any prior adaptation to the altered microclimate, particularly at south-facing cleared edges, may result in heat-damaged phloem, increased transpiration rates and may eventually lead to trees being subjected to drought stress. The stress level of host plants may influence the performance of herbivorous insects as has been shown to be particularly true for the guild of borers (Reeve et al. 1995; Koricheva et al. 1998; Turčani and Nakládal 2007; Jactel et al. 2012). In general, accurately assessing the influence of drought or thermal stress on the attack number presents a methodological challenge (Christiansen and Bakke 1997; Kausrud et al. 2012). Our results, however, provide strong empirical evidence.

A further effect associated with such sudden microclimatic alterations is an enhanced emission of volatile organic compounds (VOCs) by the trees. Certainly, there is a strong positive correlation between temperature and VOC emissions of spruce trees (Baier and Bader 1997; Hietz et al. 2005; Grabmer et al. 2006; Filella et al. 2007; Lafineur et al. 2011). A drought-stressed tree or simply a thermal stressed, that is, sun-exposed tree with higher bark

temperatures emits increased amounts of VOC and is thereby going to be more attractive and easily located by dispersing beetles (Hietz et al. 2005).

In summary, we assume that a combination of different microclimatic effects on trees and bark beetles give a positive feedback—the so-called “sun-effect”—on the infestation probability at forest edges: Higher air temperatures at cleared edges, associated with increased solar radiation, predispose such edge trees by (1) favourable flight conditions for dispersing beetles and (2) by a reduction of host resistance mechanisms due to drought or thermal stress. Simultaneously, (3) higher VOC emissions from trees, mostly monoterpenes, attract *I. typographus* making it easier for them to identify and locate susceptible host trees.

Spatial and temporal alterations in predisposition of edge trees

Results of the predisposition analysis revealed spatial as well as temporal aspects of forest edges regarding their attractiveness for bark beetle attacks. For short-range dispersal ($r < 50$ m), infestation probabilities do not show any significant differences between the scenarios, but the risk of bark beetle infestation is clearly edge related for larger dispersal distances ($r > 50$ m) (Fig. 4). However, our data set did not allow reliable results for $r > 500$ m. On average, a tree delimiting a cleared patch (scenario II) suffered a twofold risk when compared to the non-cleared scenario (I). In turn, both bark beetle-related edges were more attractive than permanent edges (III) or forest interiors (IV). However, a “sun-effect” is not revealed as decisive for the infestation risk in close vicinity to sources ($r < 50$ m). Here, in fact, the local density of beetles dispersing from a source is high enough and leads to an enhanced attack probability, not relying on any edge-related predisposition of hosts. Within this distance, beetles are

able to overcome host resistance of even not-stressed, healthy trees simply by exceeding the attack threshold (Mullock and Christiansen 1986). For scenarios I and II, infestation probabilities remain more or less constant for $50\text{ m} < r < 500\text{ m}$ [$f(r) \sim 12\%$, and $f(r) \sim 7\%$, respectively]. This is surprising: we expected a higher but also decreasing curve due to the natural spatial thinning of beetle density with increasing distance to source. But obviously an expected decrease in infestation probability caused by this thinning process is compensated by an increasing attractiveness of forest edges to dispersing beetles. Based on these results, we propose that with an increasing dispersal distance from the source beetles become more and more dependent on finding weakened trees, such as sun-stressed edge trees. Other reasons for weakened trees include snow break or windthrow damage. This would represent the only chance to start an attack successfully, whereas infestation probabilities decrease towards zero at other sites. Thus, the relevance of dispersal factors not only varies between years and scales, but obviously it also alters during dispersal flight depending on the distance to source.

At the permanent edge (III), trees have well-developed crowns which reach down close to the ground and protect the stem against harmful insolation. Further, the large crowns provide for an efficient photosynthesis, and an excess of carbohydrates can be allocated to the defence metabolism (Häberle et al. 2009). Both aspects may explain that permanent edges show the lowest risk for bark beetle infestations.

Secondly, our results show a temporal alteration of edge attractiveness: in the 2nd year, edge trees (scenarios I and II) suffer a higher risk of being infested than in the following years, particularly in case of II where infested trees were removed (Fig. 4). Furthermore, the 2nd year after clearing showed a strong orientation preference for south-facing edges (Fig. 5). This preference got lost in the following years, most likely due to the gradual adaptation of sun-exposed trees to stress caused by altered microclimatic conditions. In scenario I, we observed slightly fewer temporal alterations and almost no orientation preference. Here, infested trees decay slowly, and therefore, they are shading the edge enough to avoid harmful sun-exposure. Although we lack such a long time series to monitor edges for more than 5 years after infestation/clearing, we assume that edge trees become fairly acclimatized to the altered microclimate and do not experience sun stress, when tree skeletons crash down after a period of approximately 5–8 years.

Application to forestry and management

Foresters have various management options to minimize the risk of natural hazards including insect herbivore

outbreaks, for example, by selecting site-adapted tree species or by modifying the species composition and microclimate within a stand (reviewed by Fettig et al. 2007; Jactel et al. 2009). Once *I. typographus* infestation has occurred, the common management practice in commercial spruce forests consists of the immediate clearing of a potential source patch, so-called sanitary logging. Generally, this procedure reduces the risk of prospective infestations, particularly if no unmanaged areas exist in the surroundings. Grodzki et al. (2006) reported that the effect of forest management on the progression of infestations was minor or even zero, because managed areas, in particular newly created forest edges, became more attractive to beetles immigrating from outside where no management was applied. Peltonen (1999) investigated forest clear-cut edges and revealed an increased risk both for bark beetle attacks and windthrows, independently from each other.

Although not questioning the importance of sanitary logging measures to protect commercial forest, our results also emphasize a small contrary effect of removing infested trees: While forest managers remove breeding material in order to avoid direct beetle spread, they unintentionally predispose remaining edge trees to future bark beetle attacks arriving from distant sources. For the situation that infested standing trees are detected too late, that is, after needles and bark have dropped down and beetles have already emerged from their host, our results suggest to leave them in order to shade the new edge and to reduce the risk for further infestations. Since management resources are usually limited, we encourage proper adherence to control measures on sites shown to be prone to future infestations, such as sun-exposed forest edges. As a long-term strategy, we propose to further diversify stand structures by different age classes and species. This not only hinders easy host finding for dispersing beetles and thus reduces successful attacks, in a well-mixed stand infestation patches will be also smaller, and long sun-exposed forest edges are less likely to occur.

Conclusions

The “*sun-effect*” at cleared forest edges—for example, created by sanitary logging of recent infestations—was revealed as an important factor enhancing the probability of subsequent bark beetle infestations, even when there is no breeding site close to it. Sun-stressed edge trees are relatively easy to detect and colonize, and thus they facilitate beetle’s long-distance dispersal as stepping stones and may play a considerable role in its meta-population ecology. Further, our results suggest that incorporating edge tree predisposition more strongly into future dispersal, and local hazard-rating models could lead to a better

understanding of the spatial patterns of *I. typographus* spread, and thereby contribute to optimizing its management. Efficient forest management should consider the higher attractiveness of cleared forest edges on the one hand by focussing the search on these areas and on the other hand by avoiding creating such artificial edges where possible.

The method of image analysis presented in this study is suggested as a general tool for studies, where spatial relationships are of particular interest, no matter what scales or objects are investigated.

Acknowledgments The authors are grateful to the Administration of Bavarian Forest NP and Klaus Martin for their kind support and data supply. We also thank Axel Gruppe for his advices on the statistical analyses. The study was granted by the Bavarian State Ministry of the Environment and Public Health (UGV-06070204028).

References

- Akkuzu E, Sariyildiz T, Kucuk M, Duman A (2009) *Ips typographus* (L.) and *Thanasimus formicarius* (L.) populations influenced by aspect and slope position in Artvin-Hatila valley national park. Turkey. Afr J Biotechnol 8:877–882
- Annala E (1969) Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Ann Zool Fenn 6:161–208
- Baier P, Bader R (1997) Monoterpene content and monoterpene emission of Norway spruce bark and their relation to the primary attraction of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae). Mitt Dtsch Ges Allg Angew Ent 11:639–643
- 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 Ecol Manag 249:171–186. doi:10.1016/j.foreco.2007.05.020
- Bolstad PV, Bentz BJ, Logan JA (1997) Modelling micro-habitat temperature for *Dendroctonus ponderosae* (coleopteran: scolytidae). Ecol Model 94:287–297. doi:10.1016/S0304-3800(96)00021-x
- Christiansen E, Bakke A (1997) Does drought really enhance *Ips typographus* epidemics?—A Scandinavian perspective. In: Grégoire JC, Liebhold AM, Stephen FM, Day KR, Salom SM (eds) Proceedings of the integrating cultural tactics into management of bark beetle and reforestation pests. USDA Forest Service, GTR-NE-236, pp 163–171
- Christiansen E, Waring RH, Berryman AA (1987) Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships. Forest Ecol Manag 22:89–106. doi:10.1016/0378-1127(87)90098-3
- Coeln M, Niu Y, Führer E (1996) Temperature-related development of spruce bark beetles in montane forest formations (Coleoptera: Scolytidae). Entomol Gener 21:37–54
- Doležal P, Sehnal F (2007) Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. J Appl Entomol 131:165–173. doi:10.1111/j.1439-0418.2006.01123.x
- Eidmann HH (1992) Impact of bark beetles on forests and forestry in Sweden. J Appl Entomol 114:193–200. doi:10.1111/j.1439-0418.1992.tb01114.x
- Escherich K (1923) Die Forstinsekten Mitteleuropas, vol 2. Parey, Berlin
- Faccoli M (2009) Effect of weather on *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) phenology, voltinism, and associated spruce mortality in the southeastern Alps. Environ Entomol 38:307–316. doi:10.1603/022.038.0202
- Fettig CJ, Klepzig KD, Billings RF, Munson AS, Nebeker TE, Negrón JF, Nowak JT (2007) The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. Forest Ecol Manag 238:24–53. doi:10.1016/j.foreco.2006.10.011
- Filella I, Wilkinson MJ, Llusà J, Hewitt N, Peñuelas J (2007) Volatile organic compounds emissions in Norway spruce (*Picea abies*) in response to temperature changes. Physiol Plantarum 130:58–66. doi:10.1111/j.1399-3054.2007.00881.x
- Fischer A, Lindner M, Abs C, Lasch P (2002) Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. Folia Geobot 37:17–32
- Fraunhofer ITWM (2011) MAVlib—modular algorithms for volume images, C++ library. <http://www.mavi-3d.de>
- Führer E, Lindenthal J, Baier P (1997) Tree mortality in Norway spruce: relations between the premortal tree vigour dynamics and the attack by pleophagous insects. Mitt Dtsch Ges Allg Angew Ent 11:645–648
- Grabmer W, Kreuzwieser J, Wisthaler A, Cojocariu C, Graus M, Rennenberg H, Steigner D, Steinbrecher R, Hansel A (2006) VOC emissions from Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst]) twigs in the field—results of a dynamic enclosure study. Atmos Environ 40:128–137. doi:10.1016/j.atmosenv.2006.03.043
- Grodzki W (2004) Some reactions of *Ips typographus* (L.) (Col.: Scolytidae) to changing breeding conditions in a forest decline area in the Sudeten Mountains. Poland. J Pest Sci 77:43–48. doi:10.1007/s10340-003-0026-1
- Grodzki W, Jakuš R, Lajzová E, Sitková Z, Maczka T, Škvarenina J (2006) Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. Ann For Sci 63:55–61. doi:10.1051/forest:2005097
- Häberle K-H, Nunn AJ, Reiter IM, Werner H, Heller W, Bahnweg G, Gayler S, Lütz C, Matyssek R (2009) Variation of defence-related metabolites in the foliage of adult beech and spruce: a conceptual approach to approximating traded-off carbon. Eur J Forest Res 128:99–108. doi:10.1007/s10342-008-0220-z
- Hais M, Kučera T (2008) Surface temperature change of spruce forest as a result of bark beetle attack: remote sensing and GIS approach. Eur J Forest Res 127:327–336. doi:10.1007/s10342-008-0208-8
- Hedgren PO, Schroeder LM, Weslien J (2003) Tree killing by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at stand edges with and without colonized felled spruce trees. Agric For Entomol 5:67–74. doi:10.1046/j.1461-9563.2003.00164.x
- Heurich M, Ochs T, Andresen T, Schneider T (2010) Object-oriented image analysis for the semi-automatic detection of dead trees following a spruce bark beetle (*Ips typographus*) outbreak. Eur J Forest Res 129:313–324. doi:10.1007/s10342-009-0331-1
- Hietz P, Baier P, Offenthaler I, Führer E, Rosner S, Richter H (2005) Tree temperatures, volatile organic emissions, and primary attraction of bark beetles. Phytol 45:341–354
- Jactel H, Nicoll BC, Branco M, Gonzalez-Olabarria JR, Grodzki W, Långström B, Moreira F, Netherer S, Orazio C, Piou D, Santos H, Schelhaas MJ, Tojic K, Vodde F (2009) The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. Ann For Sci 66:701. doi:10.1051/forest/2009054
- Jactel H, Petit J, Desprez-Loustau M-L, Delzon S, Piou D, Battisti A, Koricheva J (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. Global Change Biol 18:267–276. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x

- Jähne B, Scharr H, Körkel S (1999) Principles of filter design. In: Jähne B, Haußecker H, Geißler P (eds) Handbook of computer vision and applications, vol 2. Academic Press, London, pp 125–151 (ISBN 0-12-379772-1)
- Jakuš R, Grodzki W, Ježík M, Jachym M (2003) Definition of spatial patterns of bark beetle *Ips typographus* (L.) outbreak spreading in Tatra Mountains (Central Europe), using GIS. In: McManus ML, Liebhold AM (eds) Proceedings of the ecology, survey and management of forest insects. USDA Forest Service, GTR-NE-311, pp 25–32
- Jakuš R, Edwards-Jonášová M, Cudlín P, Blaženec M, Ježík M, Havlíček F, Moravec I (2011) Characteristics of Norway spruce trees (*Picea abies*) surviving a spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak. *Trees* 25:965–973. doi:10.1007/s00468-011-0571-9
- Jakuš R, Zajíčková L, Cudlín P, Blaženec M, Turčani M, Ježík M, Lieutier F, Schlyter F (2010) Landscape-scale *Ips typographus* attack dynamics: from monitoring plots to GIS-based disturbance models. *iForest* 4:256–261. doi:10.3832/for0589-004
- Kausrud K, Økland B, Skarpaas O, Grégoire J-C, Erbilgin N, Stenseth NC (2012) Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biol Rev* 87:34–51. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00183.x
- Kautz M, Dworschak K, Gruppe A, Schopf R (2011a) Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle infestations in epidemic and non-epidemic conditions. *Forest Ecol Manag* 262:598–608. doi:10.1016/j.foreco.2011.04.023
- Kautz M, Düll J, Ohser J (2011b) Spatial dependence of random sets and its application to dispersion of bark beetle infestation in a natural forest. *Image Anal Stereol* 30:123–131. doi:10.5566/ias.v30.p123-131
- Kennedy JS (1965) Mechanisms of host plant selection. *Ann Appl Biol* 56:317–322. doi:10.1111/j.1744-7348.1965.tb01242.x
- Kogan M (1994) Plant resistance in pest management. In: Metcalf RL, Luckmann WH (eds) Introduction to insect pest management, 3rd edn. Wiley, New York, pp 73–128
- Komonen A, Schroeder LM, Westlin J (2011) *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in southern Sweden. *J Appl Entomol* 135:132–141. doi:10.1111/j.1439-0418.2010.01520.x
- Koricheva J, Larsson S, Haukioja E (1998) Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annu Rev Entomol* 43:195–216
- Laffineur Q, Aubinet M, Schoon N, Amelynck C, Müller J-F, Dewulf J, Van Langenhove H, Stepe K, Šimpraga M, Heinesch B (2011) Isoprene and monoterpene emissions from a mixed temperate forest. *Atmos Environ* 45:3157–3168. doi:10.1016/j.atmosenv.2011.02.054
- Lausch A, Fahse L, Heurich M (2011) Factors affecting the spatio-temporal dispersal of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: a long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecol Manag* 261:233–245. doi:10.1016/j.foreco.2010.10.012
- Lobinger G (1994) Air temperature as a limiting factor for flight activity of two species of pine bark beetles, *Ips typographus* L. and *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). *Anz Schädlingsskd Pfl* 67:14–17. doi:10.1007/BF01906563
- Lobinger G, Skatulla U (1996) Influencing the flight behaviour of bark beetles by light conditions. *Anz Schädlingsskd Pfl* 69:183–185. doi:10.1007/BF01908442
- Matlack GR (1994) Vegetation dynamics of the forest edge—trends in space and successional time. *Ecology* 82:113–123. doi:10.2307/2261391
- Mezei P, Jakuš R, Blaženec M, Belánová S, Šmíd J (2011) Population dynamics of spruce bark beetle in a nature reserve in relation to stand edge conditions. *Folia Oecol* 38:73–79
- Müller J, Bussler H, Gossner M, Gruppe A, Jarzabek-Müller A, Preis M, Rettelbach T (2007) Forest edges in the mixed-montane zone of the Bavarian Forest National Park—hot spots of biodiversity. *Silva Gabreta* 13:121–148
- Mulock P, Christiansen E (1986) The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. *Forest Ecol Manag* 14:125–132. doi:10.1016/0378-1127(86)90097-6
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implication for conservation. *Trends Ecol Evol* 10:58–62. doi:10.1016/S0169-5347(00)88977-6
- Nef L (1990) Within- and between-trees variability of the attacks of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) on the Norway spruce. *J Appl Entomol* 110:516–523. doi:10.1111/j.1439-0418.1990.tb00151.x
- Nelson WA, Lewis MA (2008) Connecting host physiology to host resistance in the conifer-bark beetle system. *Theor Ecol* 1:163–177. doi:10.1007/s12080-008-0017-1
- Netherer S, Nopp-Mayr U (2005) Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management—rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example of system application and verification. *Forest Ecol Manag* 207:99–107. doi:10.1016/j.foreco.2004.10.020
- Ohser J, Schladitz K (2009) 3D images of materials structures—processing and analysis. Wiley, Weinheim. ISBN 978-3-527-31203-0
- Peltonen M (1999) Windthrows and dead-standing trees as bark beetle breeding material at forest-clearcut edges. *Scand J Forest Res* 14:505–511
- Powell JM (1967) A study of habitat temperatures of the bark beetle *Dendroctonus ponderosae* Hopkins in Lodgepole pine. *Agr Meteorol* 4:189–201
- Raffa KF, Aukema BH, Bentz BJ, Carroll AL, Hicke JA, Turner MG, Romme WH (2008) Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience* 58:501–517. doi:10.1641/B580607
- Rall H, Martin K (2002) Luftbildauswertung zur Waldentwicklung im Nationalpark Bayerischer Wald 2001. Berichte aus dem Nationalpark 1. Administration of Bavarian Forest NP, Grafenau
- Ravn HP (1985) Expansion of the populations of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) and their local dispersal following gale disaster in Denmark. *J Appl Entomol* 99:26–33. doi:10.1111/j.1439-0418.1985.tb01955.x
- Reeve JD, Ayres MP, Lorio PL Jr (1995) Host suitability, predation, and bark beetle population dynamics. In: Cappaccino N, Price PW (eds) Population dynamics: new approaches and synthesis. Academic Press, San Diego, pp 339–357
- Robertson C, Nelson TA, Boots B (2007) Mountain pine beetle dispersal: the spatial-temporal interaction of infestations. *Forest Sci* 53:395–405
- Scharr H (2007) Optimal filters for extended optical flow. In: Jähne B, Mester R, Barth E, Scharr H (eds) IWCM 2004. Lecture Notes in Computer Science, vol 3417. Springer, Heidelberg, pp 14–29. doi:10.1007/978-3-540-69866-1_2
- Schelhaas M-J, Nabuurs G-J, Schuck A (2003) Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Glob Change Biol* 9:1620–1633. doi:10.1046/j.1529-8817.2003.00684.x
- Schmid JM, Mata SA, Schmidt RA (1991) Bark temperature patterns in ponderosa pine stands and their possible effects on mountain pine beetle behavior. *Can J Forest Res* 21:1439–1446
- Schmid JM, Mata SA, Schmidt RA (1992) Bark temperature patterns in mountain pine beetle susceptible stands of lodgepole pine in the central Rockies. *Can J Forest Res* 22:1669–1675
- Schopf R, Köhler U (1995) Untersuchungen zur Populationsdynamik der Fichtenborkenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Administration Bavarian Forest NP (ed) Nationalpark Bayerischer Wald—25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald. Grafenau, pp 88–109

- Schroeder LM, Lindelöw A (2002) Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agric For Entomol* 4:47–56. doi: [10.1046/j.1461-9563.2002.00122.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00122.x)
- Thalenhorst W (1958) Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L.. *Schr. Forstl Fak Univ Gött Niedersächs Forstl Vers Anst* 21, 126 p
- Turčani M, Nakládal O (2007) The results of manipulated experiments with inoculation of *Ips typographus* (L., 1758) to spruce trees under various levels of water stress. *J For Sci* 53:25–30
- Wermelinger B (2004) Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - a review of recent research. *Forest Ecol Manag* 202:67–82. doi: [10.1016/j.foreco.2004.07.018](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018)
- Wermelinger B, Seifert M (1998) Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *J Appl Entomol* 122:185–191. doi: [10.1111/j.1439-0418.1998.tb01482.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01482.x)
- Wermelinger B, Seifert M (1999) Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecol Entomol* 24:103–110. doi: [10.1046/j.1365-2311.1999.00175.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00175.x)
- Wichmann L, Ravn HP (2001) The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *Forest Ecol Manag* 148:31–39. doi: [10.1016/S0378-1127\(00\)00477-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00477-1)
- Wood DL (1982) The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annu Rev Entomol* 27:411–446. doi: [10.1146/annurev.en.27.010182.002211](https://doi.org/10.1146/annurev.en.27.010182.002211)

Erratum to: The “sun-effect”: microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations

Markus Kautz · Reinhard Schopf · Joachim Ohser

Published online: 12 February 2013
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2013

Erratum to: Eur J Forest Res
DOI 10.1007/s10342-013-0685-2

Unfortunately, and beyond the authors’ control, some errors crept in during the correction stage of the original publication. The most serious error is in the formula in the Materials and Methods section, following Fig. 3, where ‘ ϵ B ’ was omitted in the nominator of the following (correct) expression:

$$F(r) = \frac{\mathbb{P}(\text{dist}(x, A) \leq r | x \in B)}{\mathbb{P}(\text{dist}(x, A) \leq r | x \in C)}, \quad r \geq 0.$$

In addition to the above-mentioned error, the last matrix in the same section was left with a confusing sequential number (3) at its bottom, right-hand side, and the caption to Fig. 4 should have included the indication ‘(Color figure online)’.

The online version of the original article can be found under doi:
[10.1007/s10342-013-0685-2](https://doi.org/10.1007/s10342-013-0685-2).

M. Kautz (✉) · R. Schopf
Department of Ecology and Ecosystem Management,
Institute of Animal Ecology, Technische Universität München,
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, 85350 Freising, Germany
e-mail: kautz@wzw.tum.de

J. Ohser
Department of Mathematics and Natural Sciences,
Hochschule Darmstadt, Schöfferstr. 3, 64295 Darmstadt,
Germany