



Granbarkborren i svenska produktionsskogar

– Vilka faktorer påverkar massutbrott och vilka åtgärder kan vidtas för att minska dem?

The European spruce bark beetle in Swedish production forests

- Which factors affect outbreaks and which measures can be taken to minimize them?



Fredrike Lohe & Sonja Otell

Examensarbete/Självständigt arbete • 15hp
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Institutionen för Biosystem och teknologi
Trädgårdsingenjör: odling – Kandidatprogram
Alnarp 2022

Granbarkborren i svenska produktionsskogar – Vilka faktorer påverkar massutbrott och vilka åtgärder kan vidtas för att minska dem?

*The European spruce bark beetle in Swedish production forests
– Which factors affect mass outbreaks and which measures can be taken to minimize them?*

Fredrike Lohe & Sonja Otell

Handledare: Mattias Larsson, SLU, Institutionen för växtskyddbiologi
Examinator: Jens Peter Skovsgaard, SLU, Institutionen för sydsvensk skogsvetenskap

Omfattning: 15 hp
Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E
Kurstitel: Självständigt arbete i biologi
Kurskod: EX0855
Program/utbildning: Trädgårdsingenjör: odling – Kandidatprogram
Kursansvarig inst.: Institutionen för biosystem och teknologi

Utgivningsort: Alnarp
Utgivningsår: 2022
Omslagsbild: Akvarell av Fredrike Lohe

Nyckelord: *Ips typographus*, *Picea abies*, klimatförändringar, skadedjur, naturliga fiender, vattenstress, storm, skogsbruk, massattack

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för landskapsarkitektur, trädgårds- och växtproduktionsvetenskap
Institutionen för biosystem och teknologi

Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Om du kryssar i **JA**, så kommer fulltexten (pdf-filen) och metadata bli synliga och sökbara på internet. Om du kryssar i **NEJ**, kommer endast metadata och sammanfattning bli synliga och sökbara. Fulltexten kommer dock i samband med att dokumentet laddas upp arkiveras digitalt.

Om ni är fler än en person som skrivit arbetet så gäller krysset för alla författare, ni behöver alltså vara överens. Läs om SLU:s publiceringsavtal här:

<https://www.slu.se/site/bibliotek/publicera-och-analysera/registrera-och-publicera/avtal-for-publicering/>.

JA, jag/vi ger härmed min/vår tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.

NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.

Sammanfattning

Granbarkborren, *Ips typographus*, är en av få arter som kan öka drastiskt i populationsdensitet och leda till en omfattande dödlighet av träd i skogen. Skadorna år 2020 uppgick till ett värde på 3,5 miljarder kronor, vilket gör det värdefullt att försöka förstå varför dessa utbrott sker och vad för åtgärder som kan vidtas för att undvika dem.

Syftet med denna litteraturstudie är att försöka förstå de faktorer som ligger bakom dessa utbrott, varför de sker, och vad skogsägaren kan göra för att förebygga dem. De långsiktiga förutsättningarna för granproduktionen kommer även att undersökas. De källor som har använts har hittats på olika vetenskapliga databaser och statliga myndigheter. Den forskning som använts har utförts på olika ställen i världen, främst i Europa.

Faktorer som nyligen vindfällda granar, vattenstress, solstrålning, naturliga fiender, val av ståndort och olika skogsbruksmetoder påverkar granbarkborren och granens förutsättningar för att motstå angreppen. De olika direkta åtgärder som kan vidtas är saneringsfällning och anläggning av trädfallor. Förebyggande åtgärder som applicering av metyljasmonat och blånadssvampar bygger upp granens försvar innan angrepp och gör att angreppen kan minska efter applicering. Långsiktiga förutsättningar för granen påverkas av klimatförändringar och vilka olika skogsbruksmetoder som används. Genom en blandad artkomposition skulle angreppen kunna minimeras på lång sikt.

De huvudfaktorer som påverkar utbrottens magnitud verkar vara vattenstress och nyligen vindfällda granar, medan andra faktorer framförallt har en förstärkande effekt. Granbarkborrarna verkar inte kunna tillväxa obegränsat utan begränsas av förekomsten av lättillgängligt material i form av nyligen vindfällda eller stressade träd, då populationen minskar automatiskt efter ett massutbrott utan tillförsel av nytt material.

De direkta åtgärder som finns kräver mycket tid och är inte alltid effektiva, eftersom skogsbrukaren inte hinner plocka bort allt skadat och angripet virke. Därför skapar detta en osäkerhet kring om dessa åtgärder är tillräckligt effektiva och gynnsamma. De naturliga fienderna har en påverkan på granbarkborrspopulationen men det är osäkert hur stor påverkan de har under massutbrott. Både metyljasmonat och blånadssvampar har visat sig minska angreppen, men dessa har inte använts i stor skala och effektiviteten kan därför ifrågasättas. Strukturella åtgärder som ett blandat artbestånd och ett flerskiktat bestånd skulle kunna fungera som långsiktiga lösningar för skogsägaren. Samtidigt förstärker klimatförändringarna de faktorer som orsakar attackerna. Dessutom planteras granar på ståndorter de inte trivs på, vilket gör situationen problematisk.

Vår slutsats i denna litteraturstudie är att vattenstress och nyligen vindfällt material leder till att angreppen av granbarkborren ökar. Det finns möjligheter för skogsbrukaren att kunna minska antalet angrepp. Samtidigt krävs det att granen planteras på ståndorter som ger den goda möjligheter för överlevnad, istället för att planteras på torra ståndorter. De stressfaktorer som har identifierats i vår studie samt förekomsten av storm förväntas öka med klimatförändringar. För att skogsbrukaren ur ett långsiktigt perspektiv ska kunna förebygga angrepp, behöver klimatförändringarna inkluderas som en faktor när strategi väljs.

Nyckelord: *Ips typographus*, *Picea abies*, klimatförändringar, skadedjur, naturliga fiender, vattenstress, storm, skogsbruk, massattack

Abstract

The spruce bark beetle, *Ips typographus*, is one of few species that can increase drastically in population density and lead to an extensive mortality of trees in the forest. During 2020 the damages made by this beetle arose to 3,5 billion Swedish crowns, which makes it important to try to understand why these attacks occur and which measures can be taken to stop them.

The purpose of this literature study is to try to understand the factors which causes these outbreaks, why the outbreaks occur and what measures the forest owners can take to prevent them. Also, the long-term prospects for the Norwegian spruce production in a changing climate will be investigated. The sources used have been located on different scientific data bases and state authority websites. The research used has mostly been conducted in Europe.

Factors such as freshly wind thrown trees, water stress, sun radiation, natural enemies, chosen stand type and forestry strategies affect the spruce bark beetle and the possibility of Norwegian spruce to withstand attacks. There are some direct measures that can be used to prevent further outbreaks, such as sanitary felling of trees and using trees as traps. Application of methyl jasmonate and the fungi *Ceratocystis polonica* can be used as a preventative measure against attacks as they help build up the spruce defense system. Long-term conditions for the Norwegian spruce to survive outbreaks is affected by climate change and which different forest strategies that are used. By using a mixed species composition as a long-term solution, the outbreaks could be minimized.

The main factors affecting the outbreaks magnitude seem to be freshly wind thrown trees and water stress, while other factors have more of a reinforcing effect. The spruce bark beetle does not seem to be able to increase without the availability of suitable habitats, as the population decreases automatically after a mass outbreak without being supplied with freshly killed or stressed material.

The direct measures that are used, demands a lot of time and are not always effective, as the forest owners does not always manage to remove all the infested or newly felled or stressed material. This creates an uncertainty whether these measures are effective and profitable enough. The natural enemies influence the spruce bark beetle population but whether they have a big role in managing populations during a mass attack is uncertain. Both methyl jasmonate and blue stain fungi have shown to decrease outbreaks on logs, but as the methods have not been tested in a large scale the effectiveness of the methods can be questioned. Structural measures such as mixed species stands or multilayered stands could serve as long-term solutions for the forest owner. At the same time climate change is enhancing the main factors causing the attacks. Furthermore, are the spruce trees planted in stand types where they cannot flourish, which makes the situation problematic.

Our conclusion in this literature study is that water stress and freshly wind thrown trees lead to an increase in attacks of the spruce bark beetle. There are possibilities for the forest owner to decrease the outbreaks, but more research is needed. At the same time, the spruce needs to be planted in habitats which gives the trees good opportunities for survival, instead of planting the trees in dry sites. The stressing factors that have been identified in our study and storms are

expected to increase with the effects of climate change. For the forest owner to be able to prevent outbreaks in the long-term, climate change needs to be taken in to account when choosing strategy.

Keywords: *Ips typographus*, *Picea abies*, climate change, pests, natural enemies, water stress, storms, forestry, mass attacks

Förord

Ett stort tack vill vi rikta till vår handledare Mattias Larsson som hjälpt oss genomföra detta arbete och bidragit med positiv energi, goda råd och värdefulla diskussioner som lett arbetet framåt. Utan din hjälp hade vi varit vilsna.

Vi vill också tacka Joanna Kvist för hennes värdefulla hjälp och råd gällande struktur och innehåll.

Ett stort tack till våra föräldrar Inger Meijer, Peter Otell, Magnus Lohe och Anna-Eva Lohe för att ha läst igenom arbetet och givit konstruktiv återkoppling, samt agerat stöttepelare under uppsatsens gång.

Tack till våra vänner som stöttat oss under denna resa som varit mycket utmanande men givande.

Sist men inte minst vill vi tacka varandra för att ha genomfört ett roligt och spännande arbete tillsammans, och jobbat som ett team för att uppnå detta gemensamma mål. Många skratt och långa dagar har betats av tillsammans och gett oss mycket att minnas.

Innehållsförteckning

Begreppslista.....	13
1. Inledning.....	15
1.1. Bakgrund.....	15
1.1.1. Granbarkborren, ett problem i Sveriges skogsbruk.....	15
1.1.2. Klimatförändringar.....	16
1.2. Syfte och frågeställningar.....	17
2. Metod.....	19
2.1. Litteratursökning.....	19
2.2. Avgränsningar.....	19
3. Resultat.....	21
3.1. Vilka faktorer påverkar utbrotten av granbarkborren?.....	21
3.1.1. Granbarkborrens livscykel och angreppsstrategi.....	21
3.1.2. Granens försvarsmekanismer vid ett angrepp.....	25
3.1.3. Vanligt förekommande naturliga fiender.....	27
3.1.4. Skogsbruket och dess inverkan på utbrott.....	29
3.1.5. Biotiska och abiotiska faktorer som påverkar utbrotten.....	30
3.2. Vilka metoder kan användas för att förebygga utbrott av granbarkborren? 32	
3.2.1. Direkta åtgärder.....	32
3.2.2. Direkt förebyggande åtgärder.....	34
3.3. Hur ser de långsiktiga förutsättningarna ut för granproduktionen i Sverige? 35	
3.3.1. Klimatförändringarnas påverkan.....	35
3.3.2. Strukturella förändringar i skogen.....	37
4. Diskussion.....	39
4.1. Faktorer som orsakar angrepp.....	39
4.1.1. Vindfällda granar som en utlösande faktor till utbrott.....	39
4.1.2. Vattenstress och temperatur som utlösande faktorer.....	40
4.1.3. Naturliga fiender.....	41
4.2. Åtgärder.....	43

4.2.1.	Direkta åtgärder.....	43
4.2.2.	Direkt förebyggande åtgärder	45
4.3.	Långsiktiga lösningar i ett förändrande klimat.....	47
4.3.1.	Strukturella åtgärder	47
4.3.2.	Klimatets inverkan på långsiktiga strategier.....	49
5.	Slutsats	51
	Referenser.....	52

Begreppslista

Aggregationsferomon - när den pionjära granbarkborren gnager sig igenom barken avges ett doftämne som lockar andra granbarkborrar, vilket kallas aggregationsferomon (SLU. u.å.)

Blånadssvamp - en symbiont till barkborrar och denna symbios kan leda till en större attack på träd än om barkborrarna skulle agera själva (Keeling & Bohlmann 2006)

Continuous Cover Forestry (CCF) - definitionen av skogsbruksfilosofin CCF är inte helt entydig men vad de olika definitionerna har gemensamt är betoningen på skogens kontinuitet över tid och att kalhuggning ska undvikas över stora arealer (Pommerening & Murphy 2004)

Daggrader – Genom att använda daggradsmetoden kan utveckling vid olika temperaturer räknas ut (Ekbom & Lindblad 2004). En tröskeltemperatur är den temperatur när insekten kan börja utvecklas. Tröskeltemperaturen subtraheras från dygnets medeltemperatur och skillnaden blir antal daggrader. När en viss temperatursumma uppnåtts, vilka består av adderade daggrader, kan tidpunkten för en insekts utvecklingsstadie räknas ut (ibid.).

Endemiskt angrepp - perioder av utan stora utbrott (Berryman 1988)

Epidemiskt angrepp - perioder av stora utbrott (Berryman 1988)

Fenol - hämmar växtproteinernas användbarhet för herbivor vid konsumtion (Rohde et al. 1996)

Metyljasmomat - en signalerande molekyl som produceras av växter efter en skada vilket sätter igång plantans försvar (Luca & Salim 2013).

Pionjärbagge - kolonisering av trädet börjar med att en granbarkborren landar på och gräver sig genom barken av ett oattackerat träd, en så kallad pionjärbagge (Krokene 2015)

Semiokemikalie - en kemisk substans som utsöndras från en organism och påverkar en annan (Law & Regnier 1971)

Terpener - finns i alla växter och är en av de största grupperna av sekundära metaboliter (Eichhorn & Evert 2013)

Trakthyggesbruk - ett skogsbrukssystem där ett jämnåldrigt bestånd etableras samtidigt och innan slutavverkning av träden sköts beståndet med gallring och röjning (Albrektsson et al. 2012)

Verbenon - en vanlig komponent i anti-aggregationsferomoner hos granbarkborrar (Hunt et al. 1989; Zhang & Schlyter 2004)

Voltinism - antal generationer en organism har per år. En bivoltin art har två generationer per år; en multivoltin art har många generationer per år (Resh & Cardé 2009)

1. Inledning

1.1. Bakgrund

1.1.1. Granbarkborren, ett problem i Sveriges skogsbruk

Skogsindustrin i Sverige är en betydelsefull sektor för landets ekonomi och sysselsättning (Lidskog et al. 2013) och utgör en betydande andel av de nordiska ländernas bruttonationalprodukt (Mönkkönen 1999). Sveriges totala landareal är 40,7 miljoner hektar, varav 27,9 miljoner hektar är skogsmark (Nilsson et al. 2021). Av skogsmarken är 23,5 miljoner hektar produktiv skogsmark, vilket motsvarar 58% av landarealen (ibid.). Nilsson et al. (2021) definierar skogsmark som mark som bär skog eller har förutsättningar att bära skog, utan åtgärder som resulterar i förhöjd produktion, med en höjd av fem meter eller högre samt ett krontak som täcker 10% eller mer av marken.

Picea abies är den gran som är mest vanlig i norra Europa (Boratyńska 2007). Den förekommer främst på högre altituder, men i Sverige växer de i större delar av landet (ibid.). Tallen, *Pinus sylvestris*, och granen, *P. abies*, är de trädslag som dominerar den produktiva skogsmarken i Sverige (Nilsson et al. 2019).

Eftersom skogsindustrin har stor betydelse för den svenska ekonomin (Lidskog et al. 2013), är skador på de svenska granskogarna ett viktigt ämne att utforska. Den fyra millimeter långa granbarkborren, *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytinae), är en av få arter som kan öka drastiskt i populationsdensitet och leda till att stora granskogsområden dör (Bentz et al. 2019). Utbrotten initieras av försvagade granar (ibid.), främjat av värme, vindfällda träd och torka (Netherer et al. 2021). I Götaland och Svealand uppgick skadorna orsakade av granbarkborren mellan åren 2017 och 2020 upp till 17 miljoner kubikmeter granskog och den torra sommaren 2018 ledde till det största utbrottet som någonsin dokumenterats i landet (Schroeder & Fritscher 2020)

Granbarkborren kan föröka sig drastiskt om det finns tillräckligt med förökningsmaterial (Økland & Berryman 2004). Vid stora populationstätheter kan levande träd bli angripna eftersom granbarkborren, till skillnad från andra arter i underfamiljen Scolytinae, har

förmågan att övervinna trädets försvarssystem (Raffa & Berryman 1983). Oftast attackerar hundratals granbarkborrar granen samtidigt, och förstör den inre barken vilket leder till att näringstransporten ned till rötterna upphör (Hlsany et al. 2021). Under endemiska perioder angriper granbarkborren vindfällda granar och ibland försvagade individer, men under epidemiska perioder angriper de friska träd (Christiansen & Bakke 1988). När granbarkborren angriper barken överför de olika blånadsvampar vilket ökar virulensen av attacken (Keeling & Ohlmann 2006). När larverna utvecklats till adulta individer flyger de till nya värdar för att kolonisera på nytt om temperaturen tillåter (Christiansen & Bakke 1988).

Beroende på skogens utformning och skogsbrukssystem kan förutsättningarna för hög tillväxt av granbarkborrens populationsstorlekar ändras och därmed graden av utbrott (Björkman et al. 2015). Sveriges skogsbrukslandskap domineras av trakthyggesbruk (Albrektson et al. 2012). Trakthyggesbruk kännetecknas av en snabb etablering av ett jämnåldrigt bestånd efter föregående kalhuggning (ibid.). Det som ofta initierar ett utbrott är vindfällda träd och vid kanterna av ett trakthyggesbruk är vinden mer kraftig än inne i skogsbeståndet (Peltonen 1999). Eftersom skogen blivit mer och mer fragmenterad med denna metod ökar risken för storm, vilket kan leda till att dessa skogar lättare drabbas av granbarkborreutbrott (ibid.).

Det finns alternativa metoder till trakthyggesbruk, vilket är en metod som dragit till sig uppmärksamhet då det intensiva användandet av skogen har fått negativa konsekvenser på ekosystemtjänster och biodiversitet (Joelsson et al. 2018). En av dessa alternativa metoder som används i Europa kallas Continuous Cover Forestry (CCF) (Albrektson et al. 2012). Det finns flera olika definitioner av CCF. Vad de har gemensamt är betoningen på skogens kontinuitet över tid och att kalhuggning ska undvikas över stora arealer (Pommerening & Murphy 2004). Kontinuitetsskogsbruk är ett liknande begrepp som används i Sverige för skogsbruk som aldrig lämnar marken kal (Albrektsson et al. 2012). Hypotesen om att ett blandat artbestånd kan påverka granbarkborrens beteende vid sökning av värdträd och minska angrepp (Netherer et al. 2021), undersöks även i denna uppsats som ett alternativ till trakthyggesbruket.

1.1.2. Klimatförändringar

I IPCCs klimatrapport 2021 beskrivs hur extrem torka och stormar kommer att bli vanligare vid fortsatt uppvärmning (IPCC. 2021). Klimatet i södra Sverige kommer, med en uppvärmning på 2 grader, att utvecklas mot ett kontinentalt klimat likvärdigt det som nu råder i de centrala delarna av Europa (Ceglar et al. 2019). Med ett varmare klimat kan förutsättningarna för gran påverkas negativt (Eriksson et al. 2015). Forskningen indikerar

även att södra Sverige i framtiden troligen kommer vara mer utsatt för hårda vindar än norra delarna av Sverige (Blennow & Olofsson 2008).

Insekters metabolism påverkas av den omgivande miljön och förändringar i klimatet (Ayres & Lombardero 2000). Granbarkborren producerar vanligen en generation per år i Sverige men vid stigande temperatur kan bivoltinism förekomma i södra delarna av landet och kan leda till fler utbrott (Jönsson et al. 2009). I en sammanställning av olika studier förklarar Raffa et al. (2008) att flera tröskelvärden behöver överskridas för att massutbrott av barkborrar ska kunna vara möjligt. Dessa trösklar är diverse abiotiska och biotiska faktorer som gynnar utbrotten av barkborrar som till exempel torka, tillgång på lämpliga värdväxter och temperatur.

Forskare har länge försökt förstå och undersökt hur olika faktorer påverkar populationers komposition och förändring (Hunter & Price 1992). Faktorerna klimat, naturliga fiender, symbionter, konkurrenser, vattentillgång och resurs-kvalitet och -kvantitet är exempel på verkande faktorer som påverkar förändringar i populationen och dess struktur (ibid.). För att kunna förstå sig på i vilken grad dessa krafter verkar behövs interaktionerna dem emellan redas ut för att i sin tur förstå naturens samspel och varför populationer växer och minskar (ibid.). Eftersom granbarkborrens population kan föröka sig till stora populationer och orsaka stora skador (Netherer et al. 2021), är det viktigt att undersöka vilka faktorer som påverkar storleken av populationen för att kunna arbeta med rätt åtgärder.

1.2. Syfte och frågeställningar

Denna litteraturstudie har som målsättning att studera vad som kan göras för att hantera utvecklingen av problemet med granbarkborren i Sverige. En sammanställning av olika studier inom detta område kan skapa en större förståelse för hur mångbottnade orsakerna till de ökande angreppen är. Skogsindustrin kommer i framtiden behöva förstå komplexiteten av dessa utbrott för att kunna använda sig av effektiva åtgärder som hjälper att rädda granskogar av ekonomisk och kulturell betydelse. Med klimatförändringar som skapar nya utmaningar för skogsproduktionen och granbarkborreutbrott, behöver de åtgärder som används ha klimatförändringar i åtanke för att bli hållbara i längden.

Detta har lett oss in på dessa tre frågeställningar som kommer försöka besvaras i detta arbete:

1. *Vilka faktorer påverkar utbrotten av granbarkborren?*
2. *Hur kan angreppen av granbarkborren förebyggas?*
3. *Hur ser de långsiktiga förutsättningarna ut för granproduktionen i Sverige?*

2. Metod

2.1. Litteratursökning

Denna uppsats är en litteraturstudie och annan forskning har använts för att kunna besvara syftet och frågeställningarna. Både äldre och nyare forskning har använts, det vill säga från 1950-talet tills idag.

Informationssökning har främst skett via databaserna Web of Science, Google Scholar och sökmotorn Primo som SLU:s bibliotek erbjuder. Hemsidor från Sveaskog och Sveriges lantbruksuniversitet samt olika rapporter och statistisk från SLU och statliga myndigheter som Skogsstyrelsen är exempel på andra källor som använts. SLU Alnarps bibliotek har även använts till viss del för att söka upp relevant litteratur som inte varit tillgänglig online.

De källor som finns med i arbetet är främst vetenskapligt granskade artiklar och litteraturstudier. Experimentella studier har utförts i områden runt om i Europa, bland annat i Sverige. De artiklar som undersökt klimatförändringarnas påverkan har utgått från prognoser och olika program för att kunna försöka förstå hur utvecklingen kommer att se ut i framtida klimatscenarion.

2.2. Avgränsningar

För en rimlig omfattning av text inom tidsramen av arbetet har vi valt att göra vissa avgränsningar. Under litteratursökningen har ett flertal källor hittats på andra språk än engelska eller svenska som inte har använts på grund av bristande språkkunskaper. Eftersom fokuset har legat på den svenska skogsindustrin har andra länders skadehistorik och problem med granbarkborren inte prioriterats. Dock har litteratur från andra länder använts om den ansetts lämplig för att besvara arbetets frågeställningar. Fokus ligger på att närmare förstå utvecklingen i Sverige, inte i andra länder.

Skogsbruket har en stor ekonomisk relevans i Sverige och granbarkborrens attacker påverkar skogsbruksägare ekonomiskt. Dock är den ekonomiska delen av

konsekvenserna av dessa attacker inte något som fokus kommer att läggas på. Vissa utvalda väsentliga arter som är kopplade till granbarkborren, antingen naturliga fiender eller symbionter, har valts ut och fokuserats på. Insekticider har även valts att exkluderas i arbetet som åtgärd då det inte är relevant i det svenska skogsbruket.

3. Resultat

3.1. Vilka faktorer påverkar utbrotten av granbarkborren?

3.1.1. Granbarkborrens livscykel och angreppsstrategi

Denna insekt påverkas av temperaturer under hela året. Granbarkborren övervintrar oftast i sitt adulta stadium, där adulta individer klarar av vintertemperaturer ned till -30°C medan larver och puppor klarar av -13°C respektive -17°C (Christiansen & Bakke 1988). Insekterna framträder på våren när temperaturen överstigit $+18^{\circ}\text{C}$ men kräver att dygnets medelvärdestemperatur överstigit $+5^{\circ}\text{C}$ och bildat 51 daggrader (SLU. u.å.). För en fullbordad utveckling behöver insekter en viss temperatursumma eller ett visst antal daggrader (Ekbom & Lindblad 2004). Temperaturer över tröskelvärdet adderas till daggraderna (ibid.).

När granbarkborren lämnar sina övervintringsplatser och när temperaturen tillåter, kan granbarkborren färdas från några meter till flera kilometer beroende på hur långt bort ett passande värdträd finns (SLU. u.å.). Följaktligen brukar klimatet i Sverige tillåta granbarkborren att börja flyga i maj, vilket är den vanligaste perioden för granbarkborrarnas flygning (Kärvemo 2010). Den optimala temperaturen för flygning är runt $22-26^{\circ}\text{C}$ med ett övre tröskelvärde på 30°C (Wermelinger 2004).

För att granbarkborren ska kunna utvecklas behöver temperaturen vara över 6°C (Wermelinger 2004). En full utveckling av granbarkborren varierar från 334 till 365 daggrader (ibid.). Granbarkborrens utveckling gynnas av högre temperaturer, men temperaturer över 47°C har visat sig dödliga för insekten (Christiansen & Bakke 1988). Klimatet påverkar därför i hög grad granbarkborrens utveckling (Wermelinger & Seifert 1998). När granbarkborrarna går i dvala under hösten övervintrar de i marken eller under barken på fallna och infekterade träd (Christiansen & Bakke 1988).

Granens bark är avgörande för när granbarkborren angriper. Barkens tjocklek är det som gör en gran attraktiv för granbarkborren (Grunwald 1986). Eftersom granen växer olika

fort på varierande ståndorter och i skilda klimat (Eriksson et al. 2015), finns ingen specifik ålder för när de kan angripas. Förhållandet mellan granbarkborrens kroppshöjd och barkens tjocklek är väsentlig för att borrarerna ska kunna gräva sina gångar (Grunwald 1986). Medelhöjden på granbarkborren beräknas vara 1,79 millimeter och begränsas till en barktjocklek på minst 2,5 millimeter (ibid.), medan andra studier visar att den lägsta gränsen ligger runt 4 millimeter tjock bark (Schwerdtfeger 1955 se Grunwald 1986).



Figur 1: Granbarkborren, *Ips typographus*. Foto: Gilles San Martin [Creative Commons Attribution - Share alike 2.0 Generic](#)

Tiden som ägnas för sökande av värdträd är en riskfylld period för barkborrar på grund av väderförhållanden, rovdjur och energibegränsningar (Zhang & Schlyter 2004). Hela 80 % av populationen beräknas dö denna period (Byers 1995 se Zhang & Schlyter 2004). Under evolutionen har detta troligen resulterat i att barkborrar, som effektivt kan utnyttja omgivningen för att hitta till passande värdträd, selekterats (Byers et al. 2000). Detta innebär för barkborrens del ett adaptivt utnyttjande av kemiska signaler som signalerar habitat och lämpliga värdträd (Netherer et al. 2021). Granbarkborren attraheras mest av sina värdträd efter vintern, då vatten och näring börjar röra på sig samt att koncentrationen av attraktiva flyktiga ämnen förmodligen är högt (Netherer et al. 2015).

Granbarkborrens angreppsstrategi består delvis av semiokemikalier eller informationsbärande kemiska substanser som används för att kommunicera och koordinera behov såsom lämpliga födoresurser (Hulcr et al. 2006). Den äldsta och mest

utspridda kommunikationen organismer emellan i bakterie-, svamp-, växt- och djurriket är informationsöverföring via kemiska substanser (Pfeiffer et al. 2018). Lika väl som semiokemikalier kan användas inom arten, kan de också utnyttjas av andra organismer (Verheggen et al. 2010). Definitionen av en semiokemikalie är en kemisk substans som utsöndras från en organism och påverkar en annan (Law & Regnier 1971). När substansen utsöndras och främjar mottagaren men inte avsändaren kallas substansen för kairomon (Klowden 2013). Feromoner kallas substanser som påverkar individer inom samma art (Law & Regnier 1971).

Hur granbarkborren initialt hittar sitt värdträd är forskarna inte helt överens om (Byers 1995 se Zhang & Schlyter 2004). Det är oklart huruvida granbarkborren landar slumpmässigt på ett träd och sedan bedömer lämpligheten som värd, eller om det är semiokemikalerna i omgivningen från stressade granar som orienterar granbarkborren (ibid.). Ett alternativ är att granbarkborren använder sig av sitt luktsinne för att lokalisera lämpliga värdar, där de hittas både genom att känna av semiokemikalier från värdträd och icke-värdträd (Andersson et al. 2009).

Netherer et al. (2021) sammanfattar hanens process för att finna rätt träd i flera olika steg. På landskapsnivå letar den efter ett lämpligt habitat med syn och luktsinne för att identifiera semiokemikalier som kan göra att den hittar ett lämpligt habitat. När pionjärbaggen väl hittat ett lämpligt område använder den sig av luktsinnet för att identifiera monoterpenener som kan avslöja en lämplig värd och samtidigt avgöra konkurrensnivån i form av andra hanar genom mängden feromoner. Terpenener finns i alla växter och är en av de största grupperna av sekundära metaboliter (Eichhorn & Evert 2013). När hanen väl landat på ett träd undersöker den dess lämplighet med sitt lukt- och smaksinne, men exakt hur de slutligen väljer sin värd är inte helt utrett enligt vetenskapen (Netherer et al. 2021).

När en hane väl landat och valt ett lämpligt värdträd används aggregationsferomoner som lockar andra individer ur populationen till samma träd (Raffa & Berryman 1983). Längre har uppfattningen funnits att granbarkborrens aggregationsferomon härrör från värdträdets monoterpenkolväten och att de omvandlar dessa till feromoner, men sedan en tid tillbaka finns en ny förståelse för hur aggregationsferomoner hos barkborrar framställs de novo (Schlyter & Birgersson 1999). Kapaciteten att omvandla monoterpenkolväten från granen finns hos många arter av barkborrar, men denna omvandling är bara den huvudsakliga syntesvägen för några få ämnen eller föreningar som används i barkborrarnas feromon (ibid.). Schlyter & Birgersson (1999) menar fortsatt att endast cis- och trans- verbenol, främst i *Ips*- och *Dendroctonus*- arter, framställs direkt från värdträdets monoterpenkolväten. Francke et al. (1995) visar att repellerande feromoner kan produceras av barkborren för att påvisa icke lämpligt värdträd. Möjligtvis kan barkborren fortsätta omvandla cis- och trans- verbenol till verbenon som är en vanlig komponent i anti-aggregationsferomoner hos granbarkborrar (Hunt et al. 1989; Zhang & Schlyter 2004) men detta är inte fastställt.

Både intraspecifika aggregationsferomoner och trädets monoterpener är attraktiva för granbarkborren. Erbilgin et al. (2007) observerade att mängden monoterpener från värdräd tillsammans med intraspecifika aggregationsferomoner ökar attraktionen till ett träd. Granbarkborrarna attraherades mer till ett träd när mängden monoterpener var i hög koncentration i relation till mängden aggregationsferomoner. Två gånger så många granbarkborrar attraherades när förhållandet mellan monoterpenen alfa-pinene och aggregationsferomon var 526:1 och 2595:1, än när granbarkborrarna endast utsattes för feromonerna. Intraspecifika aggregationsferomoner kan ha starkare inverkan på andra barkborreindivider än trädets kemiska substanser (Wermelinger 2004).

Granbarkborrens population är densitetsberoende och om antalet habitat minskar, minskar populationen och om antalet habitat ökar, ökar populationen (Marini et al. 2017). Intraspecifik konkurrens reglerar populationen och när det finns färre habitat blir konkurrensen hårdare vilket leder till sämre reproduktion och en mindre population året efter (Marini et al. 2013). Vid högre densitet produceras färre avkommor och hanarna utsöndrar mindre aggregationsferomon än vid lägre densitet (Anderbrant et al. 1985). När den intraspecifika konkurrensen är hög blir avkommorna mindre och dessa individer producerar färre ägg (ibid.).

Honornas ägglägningsstrategi påverkar även storleken på populationen. Efter de har lagt sina ägg söker de sig sedan tillbaka till floemet för att få i sig näring (Wermelinger & Seifert 1999). När de har intagit mer energi kan de lägga fler ägg utan att behöva parasit igen, vilket producerar systerkullar (Martinek 1956 se Davidková & Dolezal 2017; Anderbrant & Löfqvist 1988). Beroende på näringens kvalitet i floemet stannar honan i samma träd som första kullen lades, eller så flyger hon till en ny värd (Wermelinger & Seifert 1999). Om angreppsgraden är hög i den värd där honan la sin första kull, söker hon sig i högre grad till en ny värd (Davidková & Dolezal 2017). Öhrn (2012) kunde observera att stora proportioner av den honliga populationen i Sverige hann med åtminstone en systerkull och att fler granbarkborrar tar sig vidare för att hitta mer mat och en ny ägglägningsplats under våren än under sommaren.

Blånadssvampar är en symbiont till barkborrar och denna symbios kan leda till en större attack på träd än om barkborrarna skulle agera själva (Keeling & Bohlmann 2006). Flera olika blånadssvampar utsöndrar en del av granbarkborrens aggregationsferomon, 2-metyl-3-buten-2-ol, för att locka till sig granbarkborrar (Zhao et al. 2015). På så vis kan granbarkborrarna hitta nya värdar med hjälp av blånadssvampen. Tanin et al. (2021) kunde se att granbarkborren väljer bark som är koloniserad av svamp framför bark som inte är koloniserad, om möjligheten finns. Kådan som produceras hos barrväxter fungerar även som ett försvar mot dessa svampar och inte bara som ett försvar mot barkborrar (Keeling & Bohlmann 2006).

Det finns flera blånadssvampar som har kopplats till granbarkborren, bland annat *Ceratocystis polonica*, flera från släktet *Ophiostoma* och släktet *Grosmannia* med flera, där *C. polonica* anses vara den mest aggressiva blånadssvampen i Fennoscandia (Linnakoski et al. 2012). *C. polonica* sprids genom att sporer förs över med hjälp av barkborren och hamnar i trädet när de borrar sig in i barken (Furniss et al. 1990). *C. polonica* kan undgå granens försvarssystem. Genom att bryta ned stilbene, en sekundär metabolit hos gran som motverkar svampinfektioner, undgår den ämnets toxicitet vilket ökar virulensen av angreppet (Hammerbacher et al. 2013) då splintveden slutar att fungera (Krokene & Solheim 1998).

3.1.2. Granens försvarsmekanismer vid ett angrepp

Granens försvarsmekanismer består av konstitutivt och inducerat försvar som gör att granen kan motstå angrepp av barkborrar (Franceschi et al. 2005). Konstitutivt och inducerat försvar är två basala strategier hos en växt vid försvar. Försvar som finns i trädet hela tiden utan yttre utmaning från skadedjur benämns som konstitutivt försvar, medan det inducerade försvaret sätts igång när trädet uppfattar en skadegörare (ibid.). Det konstitutiva försvaret kan bestå av kåda som finns under barken, vilket är fallet hos granen, medan det inducerade försvaret utgörs av en serie nedan beskrivna mekanismer som aktiveras vid angrepp av skadegörare (ibid.). Kådan ökar och frigörs när trädet blir attackerat (Paine et al. 1997), därför är kådan också en del av det inducerade försvaret.

Kåda är granens primära resistens mot angrepp av skadegörare och frigörs när granbarkborrar genomtränger barken (Paine et al. 1997). Kådan gör att granbarkborrarna stoppas, dränks eller hindras från att ta sig in i barken (Keeling & Bohlmann 2006). Den innehåller även ämnen som är giftiga för granbarkborren och kan döda individer men också påverka avkommans utveckling och överlevnad (ibid.). Zhao et al. (2011b) observerade att en lyckad kolonisation av trädet berodde på terpenkoncentrationen i kådan. Om innehållet av terpen var över 100 mg per floemets torrsvikt i milligram blev attackerna moderata medan om koncentrationen steg till 200 mg förblev träden oattackerade. Baier et al. (2002) kunde observera att när granar växer snabbt försämras flödet av kåda i stammarna och monoterpeninnehållet minskar. Kåda innehåller bland annat monoterpen (Moldoveanu 2021), där monoterpen sänker kådans viskositet, vilket gör den mer mobil i floemet (Granström 2009). Träd med snabb tillväxt visar på ett sämre flöde av kåda vid ett angrepp av skadegörare, jämfört med träd som vuxit långsammare (Baier et al. 2002).

Om produktionen av kåda inte är tillräcklig för att försvara trädet sätts ett sekundärt försvar igång (Rohde et al. 1996). Trädets metabolism ändras då runt den angripna punkten så att näringstillgången för granbarkborrarna försämras, och detta påverkar insektens fortplantningförmåga vilket yttrar sig genom att trädet producerar mer kemiska ämnen som procyanidin (ibid.). Procyanidin är en polyfenol som påverkar hur användbar

växten är som föda (Eichhorn & Evert 2013), eftersom fenoler hämmar växtproteinernas användbarhet för herbivoren vid konsumtion (Rohde et al. 1996).

Om angreppet fortsätter att öka trots det sekundära försvaret, förändrar trädet metabolismen systemiskt, där proteiner produceras för att användas som försvar och ersätter en stor del av kolhydratsproduktionen (ibid.). Detta försämrar näringsammansättningen ytterligare vilket påverkar granbarkborrarna negativt (ibid.). Om granbarkborrarna lyckas kolonisera en större del av trädet, skapar trädet sårvävnad vid angreppspunkter (Rohde et al. 1996). Vävnaden byggs upp när granbarkborrarna lagt sina ägg i floemet för att förhindra de juvenila barkborrarna från att överleva (ibid.). Produktionen av vävnaden är dock mycket energikrävande.

När försvaret sker i flera steg sparas mer energi än om försvaret skulle ske i ett enda steg (Rohde et al. 1996). Att producera kåda kräver mycket energi och kvalitén på försvaret beror därför på hur mycket energi det finns att tillgå i vävnaderna (Christiansen et al. 1987). Det högsta innehållet av socker och stärkelse, vilket är icke-strukturella kolhydrater, finns i granens barr och i splintveden under vårmånaderna, och innehållet minskar under växtsäsongen (Hoch et al. 2003).

Granens försvar kan triggas igång av en blånadssvamp eller någon annan patogen och då tar det mellan två till fyra veckor för granen att bygga upp en resistens mot attackerna mot granbarkborren (Christiansen & Krokene 1999; Krokene et al. 2001). Mindre allvarliga skador på trädet kan stimulera en systemisk försvarsreaktion som gör att trädet är förberett på herbivorer (Keeling & Bohlmann 2006). Granar kan även svara på kemiska signaler från närliggande attackerade granar, vilket kan leda till att de aktiverar sitt inducerade försvar (ibid.). Desto mer granbarkborrspopulationen ökar, desto sämre effekt har kådan som ett generellt skydd (Berryman et al. 1989).



Figur 2: Granbarkborrarnas gångar. Foto: Harald Kloth [Creative Commons Attribution - Share alike 4.0 International](#)

Det krävs en större mängd individer för att granbarkborrarna ska klara av att angripa och döda ett levande träd (Raffa & Berryman 1983). Trädet kan sägas ha en tröskel för motstånd (ibid.). När populationen av barkborrar övergår denna tröskel har trädet inte längre förmågan att motstå angreppet (ibid.). Vidare antar studien att detta tröskelvärde varierar beroende på skillnader i beståndets och trädets miljö, kronologisk ålder och genetiska skillnader. Säsongsmässiga skillnader hos trädet påstås, i artikeln, förmodligen påverka trädets resistens.

3.1.3. Vanligt förekommande naturliga fiender

Barkborrar används som födoresurs av flera olika naturliga fiender vilka både är insekter och fåglar (Wegensteiner et al. 2015) och skulle kunna ha en påverkan på populationsstorleken av granbarkborren. Kärverno (2010) menar att det är osannolikt att naturliga fiender är den viktigaste faktorn till att få slut på utbrott av granbarkborren. Försättningsvis skrivs att naturliga fiender har en större påverkan när angreppen av granbarkborren är endemiskt än när större epidemiska utbrott sker. Detta tros bero på en treårig laggtid (ibid.). För att naturliga fienders population ska ha samma påverkan i ett större utbrott som i ett endemiskt stadie, krävs en viss tid för att populationen av naturliga fiender ska kunna öka i storlek (ibid.).

Styltflugor (familjen Dolichopodidae) och stjärtflugor (familjen Lonchaeidae) är vanliga predatorer som kan förknippas med granbarkborren (Wermelinger et al. 2012). Styltflugornas larver lever i granbarkborrarnas gångar och livnär sig på deras ägg, larver, puppor och blivande vuxna barkborrar (Hulcr et al. 2005). Styltflugan har ofta en effekt på barkborrepopulationen, menar Hulcr et al. (2005). Ur familjen stjärtflugor lever bara arter i släktet *Lonchaea* under barken och likväl som styltflugorna är de glupska individer som i larvstadiet äter ägg, larver och vuxna barkborrar (Vega & Hoftstetter 2015; Herard & Mercadier 1996). Arter ur släktet *Lonchaea* räknas som specialister men om de är mer knutna till ett specifikt värdträd eller just ett specifikt byte är oklart (Vega & Hoftstetter 2015). Förmodligen är predation obligatoriskt för larverna och vid brist av lämpligt byte uppstår kannibalism (Herard & Mercadier 1996).

Skalbaggar och parasitoider är vanliga fiender till granbarkborren, och de hittar granbarkborrarna genom att antingen söka sig till aggregationsferomoner som borrararna utsöndrar vid en attack eller semiokemikalier som trädet utsöndrar när det blir attackerat (Wegensteiner et al. 2015). Flera av predatorerna på granbarkborren är generalister medan parasitoiderna är specialister och angriper en art (Wegensteiner et al. 2015). Exempel på en skalbagge som äter bland annat granbarkborrar är myrbaggen, *Thanasimus formicarius* (Artdatabanken u.å.a). Den lever främst i ved av gran och tall (ibid.) och är livskraftig i Sverige (Ljungberg et al. 2020). Myrbaggen är predator på

granbarkborren i både larvstadiet och vuxet stadi. Den adulta myrbaggen äter främst adulta granbarkborrar och myrbaggens larver föder sig på granbarkborrens larver under barken (Kärvemo 2010; Weslien & Regnander 1992).

Myrbaggen föredrar träd med tjockare bark än vad granen har och lägger därför ibland sina ägg i tallar, där den kan föda sig på andra tallevande insekter (Warzee et al. 2006). I Warzee et al. (2006) sågs en korrelation mellan antalet granbarkborrar och mängden tall i ett granbestånd. När andelen tall ökade i bestånden ökade myrbaggspopulationen och antalet granbarkborrar minskade. Studien föreslår att myrbaggen hade en reglerande effekt på granbarkborren två år efter det observerade massutbrottet i de skogar med en högre andel tall. I bestånden med större andel gran var utbrotten allvarligare. Warzee et al. (2006) anser att möjligheten finns att resultatet inte beror på myrbaggen utan av färre trädresurser och att andelen gran är lägre i de mindre drabbade bestånden.

Myrbaggen livnär sig på flera olika barkborrearter (Kenis et al. 2004) och för att hitta granbarkborrar, söker den sig till aggregationsferomoner som borrarerna utsöndrar vid en attack (Bakke & Kvamme 1981). Det finns olika orsaker till varför myrbaggen är en effektiv predator på granbarkborren. En orsak är att fekunditeten är hög (Weslien & Regnander 1992), vilket är den maximala fysiologiska reproduktiva potentialen för en individ, vanligtvis en hona, under dess livstid (Bradshaw & McMahon 2008). Detta leder till stora kullar i populationen, och att de på så sätt kan konsumera många granbarkborrar eftersom individantalet är högt (Weslien & Regnander 1992).

Insektsparasitoider, främst ordningarna Hymenoptera och Diptera (Wajnberg & Colazza 2013), lever i eller på sin värd i larvstadiet för att sedan ta dess liv, vilket förklarar parasitoidens roll som naturlig fiende (Frank et al. 1993). I adulta stadiet är de frilevande insekter och kan vara predatorer (ibid.). Antalet parasitoider ökar i takt med att antalet granbarkborrar ökar (Wermelinger et al. 2013). Parasitoider från Hymenoptera och mer specifikt familjen Pteromalidae, puppglanssteklar, är naturliga fiender till granbarkborren (Vega & Hoftstetter 2015). Flertalet av arterna i familjen puppglanssteklar lever ektoparasitiskt på larver eller puppor av barkborrar (ibid.). Äggen läggs på värdens yta och när de kläcks äter larverna upp värdens inre. Parasitoider från familjen puppglanssteklar har även visat sig ge sig på vuxna barkborrar som ska borra sig igenom barken (ibid.). Parasitoiderna *Roptrocerus* sp., *Rhopalicus tutela* och *Coeloides bostrichorum* från ordningen steklar (Hymenoptera) är predatorer på granbarkborren (Feicht 2004). Även parasitoiden och puppglansstekeln *Dinotiscus eupterus* är en vanlig predator på granbarkborren (Kenis et al. 2004 se Wermelinger et al. 2013). Med detta sagt är det flera olika steklar som kan agera som naturliga fiender på granbarkborren.

Flugor från familjen Dolichopodidae och parasitoider från familjen Pteromalidae kan hittas i överflöd när ett barkborreangrepp är som mest intensivt (Wermelinger 2002). De två familjerna hittas inte i samma område på trädet, utan Dolichopodidae håller sig på de nedre delarna av trädet medan Pteromalidae samlades högre upp på stammen (ibid.).

Hackspettar är kända för att inkludera både larver och vuxna barkborrar som finns i eller på barken i sin diet (Otvos 1965). Den tretåiga hackspetten, *Picoides tridactylus*, är en av de viktigaste arterna som konsumerar barkborrar, där man i avföringen kunnat se att 89% består av rester från granbarkborren (Pechacek 2004 se Wegensteiner et al. 2015). Den tretåiga hackspetten är bofast i Sverige och 2008 fanns en population på cirka 11000 individer (Artdatabanken u.å.b). Idag är den klassificerad som "nära hotad" på den svenska rödlistan, eftersom mängden död ved minskar i skogslandskapet och är en nödvändig resurs för hackspetten som ofta är beroende av halvdöd till död ved (ibid.).

Antalet naturliga fiender påverkas av hur skogen sköts, där antalet av dem är fler i granskogar som ej brukas i jämförelse med produktionsskogar (Weslien & Schroeder 1999). Fler parasitoider hittas i skogar med vindfällt material än i skogar som rensats från vindfällda träd (Wermelinger et al. 2013).

3.1.4. Skogsbruket och dess inverkan på utbrott

Hur skogen sköts och planeras har en påverkan på angreppsgraden. Om granarealerna är sammanhängande kan dödligheten, orsakad av granbarkborren, öka (Schroeder & Lindelöw 2002). Seidl et al. (2016) kunde, under den 23 år långa studien, se att granbarkspopulationens spridning i landskapet var kopplad till granpopulationen. Om olika granhabitat hade en nära anslutning till varandra förstärkte detta granbarkborrspopulationens anslutning, vilket i sin tur ökade risken för angrepp. Två andra studier visar även på detta samband, att med ökande proportion gran i beståndet ökar risken för angrepp (Netherer & Nopp-Mayr 2005; Overbeck & Schmidt 2012).

Ett blandat artbestånd kan vara svårt att skapa i ett bestånd som sköts efter metoden CCF. Granen bildar ett tätt krontak och gör att arter med stort ljusbehov inte kan konkurrera, vilket leder till att andra arter kommer utgöra en minoritet när skogen blir äldre (Nilsson et al. 2002). För att skapa ett äldre blandat artbestånd med gran och björk krävs att krontaket är mer glest för att björken ska kunna överleva och därmed krävs en omfattande gallring av granen eftersom den är en stark konkurrent till björken (ibid.).

Sannolikheten för att granbarkborrens populationsstorlek ska överstiga tröskelvärdet för att övervinna granens försvar är mindre sannolikt i en skog med blandat artbestånd eftersom proportionen av gran, där granbarkborren kan föröka sig, är lägre (Björkman et al. 2015). Även sannolikheten att granbarkborrarna skulle byta till ett närliggande passande värdträd är mindre eftersom avståndet mellan granarna blir större i ett blandat artbestånd (ibid.). Byte av gran från en till en annan kan exempelvis ske vid förökning av systerkullar (Wermelinger & Seifert 1999). De försvagade och vindfällda granar som finns skulle också kunna bli mindre angripna eftersom möjligheten finns att semiokemikalier från icke värdträd, exempelvis björk, kan störa granbarkborrens feromonkommunikation (Zhang & Schlyter 2004).

Olika skogsbruksstrategier kan påverka antalet stormskador i ett bestånd. Genom att tunna ur skogen generöst ökar risken för att de träd som är kvar efteråt fälls vid hårda vindar (Wallentin & Nilsson 2013). När färre träd plockas bort minskar skadorna (ibid.). Selektionsavverkning och gallring leder till att de träd som står kvar inte får samma skydd av andra träd som tidigare (Björkman et al. 2015). Denna strategi appliceras i CCF (ibid.). I trakthyggesbruk gallras bestånden innan slutavverkning (Albrektsson et al. 2012). Vid slutavverkning skapas stora öppna ytor när alla träd kapas samtidigt, vilket leder till att de träd nära kanterna till kalhygget riskeras att fällas vid starka vindar (Björkman et al. 2015). Schroeder och Lindelöw (2002) kunde konstatera att fler träd dödades under angrepp som stod nära beståndets kanter, än de träd som stod längre in i skogen. I samma studie kunde det observeras att det fanns 30 gånger fler dödade granar per hektar i ett produktionsbestånd innan en storm, än i de bestånd som inte förvaltats för produktion (ibid.). Dock blir de ekonomiska konsekvenserna större av stor storm i ett CCF system eftersom kostnaden av att skapa ett olikåldrat bestånd från grunden kräver fler resurser än att plantera ett jämnåldrigt bestånd (Björkman et al 2015).

3.1.5. Biotiska och abiotiska faktorer som påverkar utbrotten

Granen är känslig för ändrade biotiska och abiotiska faktorer, och kan därför bli stressad av förändringar i miljön (Schmidt-Vogt 1987 se Modrzyński 2007). Denna stress resulterar i att granens försvarsmekanismer blir sämre (Modrynski 2007). Sådana stressfaktorer är nära kopplade till både skogsbruksregimer som beskrivs ovan, och climateffekter som beskrivs nedan.

Vatteninnehållet i jorden har konsekvenser för granens motståndskraft vid ett angrepp. För lite tillgång på vatten påverkar granens försvarssystem negativt och gör den mer känslig för angrepp (Netherer et al. 2015), medan en fuktigare placering kan öka dess motståndskraft (Kamińska et al. 2021). Granen är känslig för torka då den har en begränsad förmåga att reducera avdunstningen när tillgången på vatten är lågt (Schmidt-Vogt 1977 i Modrynski 2007).

När granen står torrt för länge, stannar tillväxten upp och det tar längre tid för träden att återhämta sig när torrperioderna är över, än för träd som inte blivit utsatta för samma vattenstress (Nikolova et al. 2011). När granen står på fuktigare platser är tillväxten jämnare än på platser som råkar ut för torrperioder (ibid.). Vid torka ändras bland annat metabolismen i växten, abskissinsyra ackumuleras och klyvöppningarna stängs successivt, vilket leder till att fotosyntesen minskar (Jamnická et al. 2019). Vid återfuktning av jorden återupptas den fotosyntetiserande aktiviteten, men det tar ett tag för granen att återhämta sig (Jamnická et al. 2019). När vattenupptaget minskar, minskar även upptaget av näring från rötterna (Evert & Eichorn 2013).

Vattenstress skulle kunna sänka granens attraktivitet som lämplig värd. Netherer et al. (2015) kunde se att granbarkborren valde bort träd som utsattes för hög vattenstress eftersom dessa inte längre ansågs attraktiva. Studien visar att vattenstress ökar mottagligheten av granbarkborren men vid en viss stressnivå väljs värden bort.

När fotosyntesen minskar, minskar produktionen av kolhydrater (Evert & Eichorn 2013). Låga nivåer av icke-strukturella kolhydrater är en konsekvens av vattenstress och leder till att granens försvarsmekanismer försämras (Jönsson & Lagergren 2018). Dessa kolhydrater är främst olika sockerarter och stärkelser som används till bland annat transport av ämnen i växten, metabolismen, produktionen av olika försvarsämnen och reglering av osmos i växtens celler (Hartmann & Trumbore 2016). Hur snabbt granen svarar på en attack beror på virulensen av attacken och trädets fysiologiska status innan attackens början (Zhao et al. 2011a). Om granen har en sämre fysiologisk status innan attacken, är försvarsresponsen sämre (ibid.).

Ektomykorrhiza kan även påverkas av extrem torka. Under torka hjälper ektomykorrhiza till med vissa mekanismer som reglerar vattenintaget i rötterna hos växter (Kieliszewska-Rokicka 2007 se Tjoelker et al. 2007). Ektomykorrhiza gynnas under moderata torrperioder, men om torrperioderna blir för extrema börjar hyfsystemet torka ut och dö (Kieliszewska-Rokicka 2007 se Tjoelker et al. 2007). Under torra förhållanden minskar kolonisationen av *Cenococcum geoph*, en av de dominerande svamparna i skogen som bildar mykorrhiza med gran (Nilsen et al. 1998). Det är även observerat att ökande barkborreangrepp minskar mängden ektomykorrhiza-bildande svampar i jorden, eftersom svamparnas värdväxter successivt dödas (Veselá et al. 2019).

I jordar där gran växer naturligt är vatteninnehållet högre än i jordar där tallen växer naturligt (Sutinen & Middleton 2020). Granen växer inte på platser när vatteninnehållet i jorden är för lågt (ibid.). När gran växer i sandiga jordar kan nettoprimärproduktionen minska med cirka 20% i jämförelse med granar som växer i moräner (Jönsson & Lagergren 2018). En anledning till att granen utsätts för mer torra förhållanden är att skogsägare har börjat ersätta tall (*Pinus sylvestris*) med gran. Älg (*Alces alces*) äter mindre gran än tall eftersom granen inte är lika attraktiv, vilket har lett till att tall ersätts med gran (Bergquist et al. 2005). Detta har lett till att gran planterats på ståndorter som tallen är bättre anpassad för och granen löper risk för torkstress vilket försvagar dess vitalitet (ibid.). Till följd av detta kan dessa granar bli mer mottagliga för granbarkborren (Marini et al. 2017) eftersom granen inte har lika bra förmåga att stå emot torkstress som tallen (Bergquist et al. 2005). Detta i sin tur beror på att granen inte använder det vatten som finns tillgängligt under torkperioder på ett lika effektivt sätt som tall (Modrynski 2007).

Solstrålning har en påverkan på hur allvarliga angreppen blir. Var ett angrepp av granbarkborren startar beror delvis på hur stark solstrålningen är (Mezei et al. 2019). Skogar med starkare solstrålning angrips mer än skogar som utsätts för mindre (ibid.).

Med mer intensiv solstrålning på trädet ökar granbarkborrens chans att döda sin värd (Mezei et al. 2014). Bark som utsätts för högre solstrålning ökar trädets transpiration och kan orsaka vattenstress (Mezei et al. 2014; Jakuš et al. 2011). Marešová et al. (2020) undersökte hur krontemperaturen, savflödet och koncentrationen av terpenier i luften och i floemet förändrades när granar utsattes för direkt solljus. När temperaturen steg ökade savflödet i stammen vilket också koncentrationen av terpenier i luften runt barken gjorde. De terpenier som stod ut var alfa-pinene och beta-pinene.

Om trädens stam skyddas mot direkt solljus motstår de attacker bättre än de träd som tidigare stått i skugga, men som utsatts för mer solljus när närliggande träd tagits bort eller fällts (Jakuš et al. 2011). Om granens bark utsätts för högre temperaturer kan även utsläppen av ämnen som attraherar granbarkborren öka (Baier & Baden 1997 se Jakuš et al. 2011). Samtidigt så föredrar granbarkborren platser som är varma och solbelysta att svärma i (Hedgren 2003).

Stormfällt material är en av huvudfaktorerna som utlöser massattacker av granbarkborren (Marini et al. 2013). Det finns ett starkt samband mellan nyligen stormfällt material och antalet barkborreangrepp under en säsong (Stadelmann et al. 2013). Barkborrarna angriper först de vindfällda träden för att nästa säsong börja angripa levande träd (Schroeder & Lindelöw 2002). Storleken på barkborrpopulationen når sin höjd två till tre år efter en storm där de fallna träden ej röjts undan (Wermelinger et al. 2013; Stadelmann et al. 2014). Populationstillväxten avtar sedan successivt för varje år (Schroeder & Lindelöw 2002). Holúsa (2017) kunde se att vindfällda träd var attraktiva under två säsonger efter att de fällts. Flest vindfällda träd angreps under första säsongen, 71 %, medan 35% av de fällda träden angreps under andra säsongen.

Angreppen av granbarkborren på levande träd efter en säsong med tillgång till nyligen stormfällt material kan orsaka nästan hälften så stora skador som själva stormen (Stadelmann et al. 2014). Ju fler vindfällda granar som koloniserar av granbarkborren efter en storm, desto större dödlighet hos de levande granarna året efter (Kärvemo et al. 2014). Granar som står närmare en lucka med vindfällda träd löper en större risk för att dö av ett angrepp (ibid.) Under följande år efter en storm angriper granbarkborrarna träd som står längre och längre ifrån stormluckorna (ibid.).

3.2. Vilka metoder kan användas för att förebygga utbrott av granbarkborren?

3.2.1. Direkta åtgärder

Det finns olika åtgärder för att försöka undvika att granbarkborrspopulationen ökar under en säsong. *Salvage logging* är bortplockning av träd som fällts av olika störningar, exempelvis av en storm. Detta anses som en viktig åtgärd för att minska angreppen av

granbarkborren (Stadelmann et al. 2013). Genom att plocka bort vindfällda träd och träd som blivit skadade efter en storm, förebygger och minskar detta risken för angrepp av granbarkborren (Schroeder & Lindelöw 2002). Sanitärställning eller *sanitary cutting* är bortplockning av redan infekterat material, vilket också är en viktig åtgärd för att minska angreppen (Stadelmann et al. 2013). Genom att använda sig av sanitärställning och avverkning av en buffertremsa runt om det drabbade området kan tillväxten av angrepp stoppas (Fettig & Hilszczański 2015).

Det virke som plockas bort efter storm har en betydelse för utbrott. Dobor et al. (2020) kunde se att angreppen av granbarkborrar minskade om mer än 95% plockades bort av de angripna och döda träden. Om mindre än 95% av det angripna virket plockades bort, vilket var mer realistiskt, påverkades inte granbarkborrspopulationen signifikant. Schroeder & Lindelöw (2002) observerade att angreppen i skogar som inte rensats efter storm var dubbelt så många än i de skogar där stormfällt virke plockats bort. Mezei et al. (2017) såg skillnaden på skog där träd togs bort efter vindfällning och skog som lämnades orörd, där dödligheten i den orörda skogen orsakad av granbarkborren var högre under flera säsonger och varierade mycket mer. Den skog som aktivt rensades från vindfällda träd hade inte lika stor variation i dödligheten och trädens mortalitet var lägre under majoriteten av säsongerna som observerades.

Det vindfällda materialet kan skapa problem för skogsägarna. De har svårt med att hinna ta hand om alla angripna träd under en säsong, och stora mängder lämnas kvar i skogarna (Wulff & Roberge 2020). I Svealand och Götaland år 2020, fanns cirka 5,9 miljoner m³ gran kvar i skogarna som blivit angripet av granbarkborren (ibid.).

En annan vanlig direkt åtgärd är trädfällor (Fettig & Hilszczański 2015). Skogsägare använder sig av både stående eller fällda trädfällor, och även denna metod är arbets- och tidskrävande (Holuša et al. 2017). Effektiviteten hos fällorna tros bero på trädets dimension, solinstrålning på platsen, eventuellt adderat bete på träden och fällningsdatum. Holuša et al. (2017) demonstrerade att prestationen av fällorna även kan bero på utbrottens storlek i och med att granbarkborrarnas beteende är densitetsberoende. Resultatet skiljde sig från de två undersökta platserna i studien. Fällorna på den plats som under delar av studiens undersökningsperiod hade en mindre population av granbarkborrar, gav bättre effekt. Studien förklarar att detta kan bero på att populationer vid högre densitet söker efter träd nära det befintliga angreppet, medan de vid lägre densitet är mer selektiva i valet av värdträd. Detta beteende kan möjligtvis förklara varför barkborrar vid lägre populationsdensitet söker efter attraktiva

trädfällor, det vill säga nyligen fällda träd vid soliga platser, medan större populationer inte gör det (Holuša et al. 2017).

Tidpunkten är viktig när trädfällor anläggs. Träden rekommenderas fällas precis före granbarkborren framträder under våren, om väderförhållandena är varma och snöfria, då trädfällorna annars riskerar att inte fungera (Holuša et al. 2017). Om förhållandena är kallare med mycket snö kan träden fällas långt i förtid innan granbarkborren framträder (ibid.). Även vindfällda och skadade träd kan användas som fällor (Fettig & Hilszczański 2015). Fällorna föreslås tas om hand om inom en månad efter granbarkborrarna angripit trädet för att inte riskera att nästkommande generation lämnar habitatet (SLU. u.å.). Det är även av vikt att ta hand om fällan efter äggläggningen för att även fånga de adulta individerna så att de inte hinner lämna trädet och flyga till närliggande träd för att lägga en systerkull (Fettig & Hilszczański 2015). Virket kan även vidareförädlas om inte fällan tas för sent (SLU. u.å.).

3.2.2. Direkt förebyggande åtgärder

Direkt förebyggande åtgärder definieras i denna litteraturstudie som åtgärder vars effekter förebygger angrepp i direkt anslutning till pågående eller förväntade attacker. Ett ämne som kan användas för att aktivera växters försvarssystem är metyljasmonat. Metyljasmonat är en signalerande molekyl som produceras av växter efter en skada vilket sätter igång plantans försvar (Luca & Salim 2013). Det kan exempelvis användas för att minska skador på granplantor gjorda av snytbaggen (Chen et al. 2021).

Genom att applicera detta hormon på granens bark kan angreppen av granbarkborren minskas. Vid applicering av metyljasmonat ökar produktionen av polyfenoler i parenkymcellerna (Franceschi et al. 2002; Krokene et al. 2008). Denna effekt kan ses 5 centimeter från appliceringspunkten på barken (Franceschi et al. 2002). I bark som blivit behandlad med metyljasmonat ökar produktionen av kåda och gångarna och äggen av barkborrar i barken blir färre (Erbilgin et al. 2006, Zhao et al. 2011a). Som tagits upp i tidigare avsnitt är kåda i stora mängder giftigt för granbarkborren, och är granens främsta försvarssystem.

Granbarkborren producerar även mindre mängder aggregationsferomoner när de bosätter sig på en gran som behandlats med metyljasmonat, samt ändrar förhållandet mellan ämnena 2-metyl-3-buten-2-ol och (S)-cis-verbenol som aggregationsferomonerna delvis består av (Zhao et al. 2011a). Detta leder till att färre granbarkborrar lockas till platsen, och angreppen då inte blir lika stora (ibid.). Efter applicering av metyljasmonat, är en av effekterna att färre sekundära individer aggregeras på trädet vilket gör att massattacker kan undvikas (Schiebe et al. 2012).

Granarna kan dock påverkas negativt av appliceringen om dosen är för hög. Martin et al. (2002) testade olika halter av hormonet för att se eventuell effekt. En dos på 10 mM ledde till ett lyckat resultat, medan applicering med 1 mM gav en svagare försvarsrespons hos träden och 100 mM ledde till reducerad tillväxt och förlust av barr. Att behandla granplantor med metyljasmonat kan leda till ökat försvar under en längre tid. När det appliceras på mindre granplantor hade ämnet effekt under två säsonger mot angrepp från snytbaggen (*Hyllobius abietis*) (Chen et al. 2021).

Genom att applicera metyljasmonat kan angreppen av svamppatogenen *Ceratocystic polonica* minska (Krokene et al. 2008, Zeneli et al. 2006). Som tidigare nämnts är denna svamp en symbiont till granbarkborren och skadar granens vävnader. Som konsekvens av appliceringen av metyljasmonat ökade produktionen av monoterpener, främst beta-pinen och limonen, vilket hindrade svampen från tillväxt i barken (Novak et al. 2013) Monoterpenoiderna beta-pinen och limonen ökar i koncentration efter appliceringen av metyljasmonat (Martin et al. 2002).

Svampen *C. polonica* medverkar till framgången hos granbarkborrens attacker, men kan även inducera granens försvar och öka produktionen av toxiska ämnen när det appliceras på stammen. Genom att vaccinera träd med *C. polonica* kunde dödligheten minska från 67% till 36 % vid massattacker av granbarkborren (Christiansen & Krokene 1999). När granbark inokuleras med låga koncentrationer av *C. polonica* ökar produktionen av terpener (Zhao et al. 2010, Novak et al. 2013). Mängden terpener i kådan kan även påverka vilka granar som attackeras (Zhao et al. 2011b). Zhao et al. (2011b) såg att om gränsvärdet av terpener överskred 200 mg g⁻¹ i floemets torrsvikt attackerades inte granen i jämförelse med om mängden terpener låg på ett lägre värde, cirka 100 mg g⁻¹, då träden blev attackerade.

Genom att använda högteknologisk data i kombination med utarbetade statistiska metoder kan bland annat trädslag, levande eller döda träd och klimatfaktorer kopplas samman med utbrotten av granbarkborre (Kamińska et al. 2021). För att effektivt mildra utbrott av granbarkborren krävs denna teknik som kan hjälpa till att förutsäga om områden är i en riskzon för utbrott (ibid.). Beståndets struktur, klimatdata och skillnader i topografi bör finnas med i beräkningen (ibid.).

3.3. Hur ser de långsiktiga förutsättningarna ut för granproduktionen i Sverige?

3.3.1. Klimatförändringarnas påverkan

För att kunna förstå den framtida utvecklingen av granbarkborrens attacker är det viktigt att inkludera hur granskogen och barkborrarna påverkas av klimatförändringar

under längre perioder. Seidl et al. (2011) observerade utvecklingen av de europeiska skogarna mellan åren 1958 och 2001 och kunde konstatera att skogens utveckling påverkades av störningar i olika utsträckningar. De kunde se att klimatförändringarna hade störst påverkan på bränderna i skogen, medan hur skogen var strukturerad och förändrades över tid hade störst påverkan på barkborreangrepp och stormskador.

Samtidigt påverkade dessa två faktorer varandra och förstärkte de effekter de hade på skogens utveckling. Honkaniemi et al. (2020) simulerade flera olika klimatscenarion för att se hur granen påverkades. I alla klimatscenarion ökade mängden störningar i skogen. Om granarna spriddes ut i blandade artbestånd blev skogarna mer resilianta mot klimatförändringar än om monokulturer planterades. Både gran och tall förutspås växa snabbare under ett successivt varmare klimat (Mensah et al. 2021).

I en rapport från Skogsstyrelsen (Samuelsson et al. 2012) tas flera olika problematiska aspekter upp som en konsekvens av klimatförändringarna. Stormskadorna kan öka på grund av att vintrarna blir varmare vilket leder till att det blir mindre tjäle under året vilket riskerar större skador skapade av snö och vind när rötterna inte är lika fästa i marken. Eftersom vintrarna blir mildare överlever även fler herbivorer, vilket skapar ett större betestryck på andra trädslag vilket gör att skogsbrukare redan idag väljer att odla gran istället.

Klimatförändringar kan påverka granar olika beroende på om de växer på en plats naturligt eller om de planterats i en miljö där de annars inte hade vuxit. Naturligt växande granskog är mindre känslig för torka i jämförelse med en monokultur som planterats i ett lågland (Šagát et al. 2021). Individer från monokulturer visar på sämre tillväxt, där årsringarna är mindre, än de individer som växte på en ståndort utan mänsklig påverkan (ibid.). Tidigare i resultatet kopplas sämre tillväxt till ökade angrepp. Med ett varmare klimat kan granar som planterats på ståndorter där tall vanligtvis växer utsättas för svårare torka (Bergquist et al. 2005) och bli mer mottagliga för granbarkborren (Marini et al. 2017).

När temperaturen höjs, och växtsäsongen förlängs, blir risken större för att granbarkborrspopulationens reproduktionsmönster förändras. I Rothenburg år 2003 registrerades tre generationer granbarkborrar under en säsong, som en konsekvens av att temperaturerna var höga (Wermelinger et al. 2010). Med ökande temperaturer i södra Sverige kommer granbarkborrarna att börja svärma två gånger per år istället för en (Jönsson et al. 2009). Även på högre altituder finns det en risk för att populationerna går från univoltina till multivoltina (Mezei et al. 2017). Varmare temperaturer och en längre säsong leder till att granbarkborrarna svärmar och hinner utvecklas fullständigt till adulta individer tidigare än vanligt, vilket möjliggör ännu en svärmning under året (Jönsson et al. 2009). Extremtorkan i Sverige under sommaren 2018 ledde till att granbarkborrarna svärmade två gånger på vissa håll i landet, vilket ledde till större angrepp samma säsong och ännu större år 2019 (Södra Skogsägarna 2021).

Höga temperaturer påverkar inte enbart svärmningen utan också hur många ägg som läggs. Den optimala temperaturen för granbarkborrar att reproducera sig och överleva i ligger på 30 grader (Wermelinger & Seifert 1999). Mezei et al. (2017) observerade under en 26 år lång period hur klimatförändringarna i Tatrabergen påverkade vitaliteten av granskogen. Under de år som temperaturerna steg, producerades fler systemkullar vilket korrelerades till högre dödlighet hos granpopulationen. I samma studie kunde även temperatursumman för varje år följas, och trenden som kunde ses var att temperatursumman ökade successivt under den studerade perioden.

Temperaturerna påverkar granbarkborrens utveckling. Granbarkborrar som inte är färdigutvecklade, ägg, larver och puppor, riskerar att dö under vintern då de är känsligare för kallare temperaturer än vad de adulta individerna är (Jönsson et al. 2007). Om en andra generation produceras i nordligare klimat, finns en risk för att de individer som inte är färdigutvecklade och övervintrar under barken på stående träd fryser ihjäl (Christiansen och Bakke 1988). Med ökande temperaturer under hösten i Södra Sverige ökar chansen för en andra generation att fullfölja sin utveckling innan vintern, vilket gör att fler individer kan överleva vintermånaderna (Jönsson et al. 2007).

3.3.2. Strukturella förändringar i skogen

Kompositionen av trädarter i ett skogsbestånd kan påverka antalet granar dödade av barkborren vilket har påvisats genom empiriska studier (Netherer & Nopp-Mayr 2005; Overbeck & Schmidt 2012; Stadelmann et al. 2014; Stadelmann et al. 2013). Bestånd med en högre andel gran var mer utsatta för angrepp än bestånd med olika trädarter.

Oftast är monokulturer generellt mer utsatta för insektsangrepp än ekosystem med flera olika arter (Krebs 1985 se Zhang & Schlyter 2004). Anledningarna till färre utbrott i ett skogssystem med fler arter kan bero på att värdväxterna är mer utspridda och att habitatet gynnar diversiteten av naturliga fiender (Watt 1992). Detta är inte säkert då det finns andra studier som visar på att naturliga fiender inte har en påverkan på reglering av granbarkborrspopulationen (Marini et al. 2013). Kamińska et al. (2021) studerade angreppen av granbarkborren i en skog i Polen under fyra års tid kopplat till artsammansättningen. Skogen bestod både av mosaiklandskap med blandad artkomposition och monokulturellt brukad skog. I mosaiklandskapet var granens dödlighet lägre, vilket troligen berodde på den lägre tillgängligheten av habitat till granbarkborren.

Ett blandat artbestånd skapar även större avstånd mellan granarna (Zhang & Schlyter 2004). En gran som står nära en individ angripen av granbarkborren har en signifikant större risk att bli angripen, än granar som står längre ifrån varandra (Jakus et al. 2011). Stadelmann et al. (2014) kunde se att 83% av granarna i skogen som undersöktes, blev angripna under säsongen när de stod inom 500 meter från ett träd som blivit angripet året tidigare. I motsats till ovanstående kom Sterba et al. (2002) fram till att gran växte

bättre i rena bestånd än i blandbestånd med bokträd. Boken konkurrerade med granen som fick mycket ytliga rotsystem i blandbeståndet och därmed utsattes för mer vattenstress. Detta motsätter sig hypotesen om att olika träd kan använda sig av olika lager i marken för att utnyttja vattenresurser vad gäller mixade skogar av bok och gran (Sterba et al. 2002).

Det är inte säkert om ett blandat artbestånd eller bestånd med en art är att föredra för att minska material föllt av stormar (Björkman et al. 2015). Lövfällande träd som exempelvis björk skapar luckor under delar av året, då träden inte bär sin lövskrud (Nørgård Nielsen & Larsen 2001 se Björkman et al. 2015). I dessa luckor kan turbulenta vindar skapas vilket medför risk att granar fälls av vinden (ibid.). Samtidigt finns möjligheten att träden är mer anpassade till omständigheterna då de har växt upp i en miljö med större vindpåfrestningar vilket har skapat resiliens hos dessa granar (Schütz et al. 2006). Genom att blanda in 10% mer lövträd eller andra mer vindstabila barrträd kan granens sårbarhet signifikant minska under stormar (ibid.).

I en skog med ett blandat artbestånd finns mer semiokemikalier i omgivningen, vilket skulle kunna vara en av faktorerna som leder till färre utbrott (Zhang & Schlyter 2004). Många barkborrar attraheras av semiokemikalier som utsöndras av deras värdträd (Schroeder 1992). I en skog med olika trädarter stöter därför *I. typographus* på fler semiokemikalier, vilket kan leda till en negativ respons på dessa ämnen och att granbarkborren söker sig till ett annat område (ibid.). Alternativt så är det bristen på semiokemikalier från gran som påverkar granbarkborren och leder till att habitatet inte anses lämpligt (ibid.). Björken har visat sig kunna vara användbar för att påverka hur bra aggregationsferomonerna hos granbarkborren fungerar. Byers et al. (1998) kunde se att granbarkborrarna hade svårare att lokalisera varifrån pionjärbaggen utsöndrar sina aggregationsferomoner när björk fanns inblandat i beståndet.

Få studier finns på hur stor räckvidd en icke värdväxts semiokemikalier kan sträcka sig och dess eventuella hämmande effekt på granbarkborren (Zhang & Schlyter 2004). En av studierna undersökte räckvidden av dessa ämnen (Zhang & Schlyter 2003). De använde sig av två fällor var av en enbart innehöll aggregationsferomon, medan den andra innehöll aggregationsferomon, semiokemikalier från en icke värdväxt samt verbenon. Resultatet visade att antalet granbarkborrar som flög in i fällan med semiokemikalier från en icke värdväxt och verbenon var 55-99% lägre än fällan med bara aggregationsferomon, beroende på hur nära fällans mittpunkt borrarerna hamnade. Avsaknaden av ett starkt lockande aggregationsferomon och endast anti-aggregationsferomon samt verbenon tros förlänga räckvidden (ibid.).

4. Diskussion

4.1. Faktorer som orsakar angrepp

4.1.1. Vindfällda granar som en utlösande faktor till utbrott

Mängden av vindfällda träd orsakat av storm ökar angreppen av granbarkborren på levande träd året efter, vilket kunde konstateras i flera studier (Marini et al. 2013; Stadelmann et al. 2013; Schroeder & Lindelöw 2002; Kärverno et al. 2014a). Det ökande antalet granbarkborrar hänger samman med nyligen vindfällt material, då detta möjliggör snabb reproduktion.

Litteraturen beskriver hur mängden terpenener i barken ökar när trädet skadas eller angrips (Krokene et al. 2007; Zeneli et al. 2006). Eftersom granbarkborrar troligen hittar lämpliga värdträd genom att använda sitt luktsinne och söka efter bland annat monoterpenener (Netherer et al. 2021), skulle detta kunna förklara varför många granbarkborrar attraheras till dessa vindfällda, eller på annat sätt skadade och stressade, träd.

Att granbarkborrarna attraheras av terpenener säger samtidigt emot hela syftet med varför granen producerar dessa ämnen. Varför kan då terpenerna orsaka att granbarkborren attraheras mer av en värd? Kådan, som innehåller terpenener, är gjord för att mota bort angripande patogener, och har en toxisk effekt på granbarkborrarna (Keeling & Bohlmann 2006) samtidigt som terpenerna attraherar granbarkborren till en värd. Detta skapar en osäkerhet kring terpenernas roll i hur allvarliga attackerna blir. Under gränsvärdet av mängden monoterpenener som Zhao et al. (2011b) observerade fortsatte attackerna, vilket visar att terpenerna inte är repellerande under en viss koncentration. Terpenerna skulle då kunna vara attraktiva till en viss gräns. Detta kan kopplas till de evolutionära aspekter som tagits upp i resultatet, där barkborrarna använder vissa terpenener för att producera feromoner (Schlyter & Birgersson 1999) vilket skulle kunna förklara attraktionen till terpenerna. En ökad produktion av terpenener skulle även kunna signalera till insekterna att träden är skadade, eftersom produktionen av terpenener ökar vid skada eller angrepp (Zhao et al. 2010; Novak et al. 2013).

Litteraturen beskriver att angreppen ökar när träd fälls av stormar, men att attackerna vanligtvis kulminerar efter två till tre år efter angreppets början och därefter minskar i storlek om inte nya träd fälls (Wermelinger et al. 2013; Stadelmann et al. 2014). Detta mönster pekar på att massattackerna sätts igång av stormar för att tillgången på habitat ökar, och inte kan fortsätta öka under mer än två till tre år utan nytt försvagat material att föroka sig i. Samtidigt angriper granbarkborrarna levande träd under epidemiska förhållanden (Christiansen & Bakke 1988). En anledning till detta skulle kunna vara för att arten är känslig för intraspecifik konkurrens (Anderbrant et al. 1985; Marini 2013; Marini et al. 2017) och detta påverkar insektens reproducerande förmåga negativt (Anderbrant et al. 1985; Christiansen & Bakke 1988). Att de då angriper levande träd skulle kunna bero på att populationsdensiteten blir för hög i de nyfällda trädstockarna, vilket gör att insekterna letar upp nya träd för att inte konkurrera och då angriper stående levande granar istället.

Fortsättningsvis ska den levande granens försvarsmekanismer hindra skadegörare från att ta sig in eller överleva under barken (Keeling & Bohlmann 2006). En frisk gran kan stoppa skadegörarna, och på så sätt påverka reproduktionskapaciteten negativt. I stort antal kan granbarkborren döda levande träd (Bentz et al. 2019) men det betyder inte att det inte görs utan skador på populationen. Om inte nytt vindfällt material tillkommer, behöver populationen fortsätta angripa levande granar med ett fungerande försvar. Då minskar förmodligen populationen, vilket instämmer med mönstret som kan utgöras i litteraturen. Vindfällt material verkar därför vara en av de faktorer som gör att angreppen går från att vara endemiska till epidemiska.

4.1.2. Vattenstress och temperatur som utlösande faktorer

När klimatet blir varmare runt trädet, gynnas granbarkborrarnas reproduktionskapacitet och svärmningsmängd under en säsong (Wermelinger & Seifert 1999; Jönsson et al. 2009; Wermelinger et al. 2010) vilket gör att populationen kan öka vid varma förhållanden. Som tidigare konstaterats behövs en stor mängd tillgängligt habitat för att en stor population ska kunna upprätthållas under längre perioder. Om det finns tillräckligt med habitat för att underhålla populationen skulle svärmningarna i ett varmare klimat kunna leda till att granskogarna blir mer utsatta för angrepp. Är däremot tillgängligheten av habitat liten blir den intraspecifika konkurrensen hög, vilket därför skulle kunna betyda att mängden svärmningar inte har en stor påverkan på hur många granar som skadas eller dör. Därför blir möjligheten för populationsökning både beroende av temperatur men som i sin tur påverkas av tillgången på habitat.

Solstrålning är en faktor som påverkar temperaturerna runt trädet, vilket leder till en ökad transpiration hos trädet (Mezei et al. 2014). Ett träd som redan är utsatt för vattenstress blir mer stressat, då det förlorar mer vatten. Enligt litteraturen leder vattenstress till att granens försvarsmekanismer försämras och att kådproduktionen minskar (Netherer et al. 2015; Jönsson & Lagergren 2018). Detta förklarar varför träden

enklare blir angripa, eftersom försvaret är lättare att övervinna. Eftersom granens förmåga att anpassa sitt vattenupptag är dålig (Schmidt-Vogt 1977 se Modrynski 2007) blir utmaningen ännu större att anpassa sig när temperaturen och transpirationen ökar. Kåddproduktionens minskning kan förklaras med att den fotosyntetiserande förmågan hos trädet blir lägre vid torka (Jamnická et al. 2019). Detta försämrar produktiviteten hos trädet vilket leder till att det finns mindre energi att använda för att mobilisera till försvaret (Jönsson & Lagergren 2018). Det blir därför tydligt att faktorer som solstrålning och ökande temperaturer har en förstärkande effekt på en av de mest grundläggande orsakerna till attackerna, att trädet inte klarar av vattenstress. Eftersom solstrålningen ökar temperaturen runt trädet, gynnas även granbarkborren, eftersom den gärna svärmar på varma och solbelysta platser (Hedgren 2003). Detta skulle även förklara varför angreppen startar på platser där solstrålningen är högre (Mezei et al 2019).

Att granen utsätts för vattenstress behöver inte bero på väderlek. Granen planteras också på torrare ståndorter, trots dess behov av att stå i fuktigare miljöer (Kamińska et al. 2021). Detta har förklarats i resultatet med att skogsägaren ersätter tall med gran för att undvika skador från herbivorer (Bergquist et al 2005), vilket har flera olika konsekvenser. Genom att plantera granen på en ståndort som den inte trivs i, får den dåliga förutsättningar för att klara av förändringar i miljön och angrepp. Detta gäller inte enbart för granen, utan även för mykorrhiza, som kan hjälpa med vattenupptagning under torra förhållanden (Kieliszewska-Rokicka 2007 se Tjoelker et al. 2007). Eftersom svampens hyfsystem torkar ut när förhållandena blir för torra (ibid.), innebär detta att samarbetet mellan växt och svamp försvinner, och att granen blir mer sårbar.

Majoriteten av litteraturen som lästs verkar enas kring att när granen blir stressad, ökar risken för angrepp (Netherer et al. 2021; SLU u.å.; Wermelinger 2004). Samtidigt hittades en studie som observerade att efter en viss stressnivå valdes granarna bort av granbarkborren (Netherer et al. 2015). Detta förklaras med att trädens attraktivitet minskar med ökad stress (ibid.), vilket skulle kunna bero på olika faktorer. Ett alternativ skulle kunna vara att vattenstress orsakar en minskning av näringsflödet i stammen, vilket sänker attraktionen till trädet. I resultatet nämns att granbarkborren angriper flest träd under våren, vilket kan bero på att träden då innehåller mer näring (Netherer et al. 2015). Granbarkborrarnas val att undvika individerna som är väldigt stressade skulle kunna vara ett val utifrån att de innehåller mindre näring, och då blir mindre attraktiva.

4.1.3. Naturliga fiender

Som beskrivits i denna litteraturstudie beror utbrotten av granbarkborren till störst del på effekter från lägre nivåer än granbarkborren i den trofiska kedjan, så kallat *bottom up* kontroll (Kärvemo 2010). För granbarkborren är en effekt av detta tillgången på lämpliga värdträd. Effekter från högre trofiska nivåer än granbarkborren, som naturliga fiender, tros ha reglerande effekter på populationen, så kallad *top down* kontroll. Naturliga

fiender skapar ett predationstryck på granbarkborren, men verkar inte ha en påverkan på att reglera populationen under massutbrott (ibid.).

I studien utförd av Warzee et al. (2006) undersöktes exempelvis mängden naturliga fiender som en potentiell faktor till utbrotten. Där ansågs naturliga fiender vara en viktig orsak till minskade utbrott men antalet naturliga fiender berodde i sin tur på tillgängligheten av tall i beståndet. Resultatet från denna studie visar att både *bottom up* och *top down* kontroll hänger ihop och att orsaken till utbrott av granbarkborren inte enbart beror på den ena eller andra faktorn. Dock verkar den primära orsaken som reglerar granbarkborrens populationsdensitet utifrån majoriteten av studierna vara tillgängligheten på försvagade eller döda granar, vilket är en *bottom up* kontroll och inte en effekt orsakad av naturliga fiender (Wermelinger 2004; SLU u.å.; Kärverno 2010).

I resultatet har fällning och bortförsel av infekterade och vindfällda träd presenterats som en viktig åtgärd för att minska angreppen av granbarkborren, vilket kommer att diskuteras längre ned. Flera studier visar hur detta kan minska antalet döda träd orsakat av granbarkborren (Schroeder 2002; Stadelmann et al. 2013; Dobor et al. 2020). Dessvärre försvinner då lämpliga habitat för naturliga fiender. Både hackspettar och parasitoider påverkas negativt av att död ved tas bort (Wermelinger et al. 2013, Artdatabanken u.å.b). Därför behövs strategin vägas mot konsekvenserna den har på biodiversiteten och naturliga fiender.

Det är fördelaktigt att en del ved lämnas kvar för vedlevande insekter. Dobor et al. (2020) kunde se att en hög mängd av de vindfällda träden, 95 % eller mer, behövde tas bort för att ha en signifikant påverkan på utbrottens storlek i skogen. Frågan är om dessa 5 % som kan lämnas kvar är tillräckligt med habitat för att underhålla de naturliga fiender som är beroende av dem. Huruvida habitat ska lämnas kvar i skogen för att främja naturliga fiender eller tas bort för att inte riskera uppförökning av granbarkborren är en frågeställning som kan undersökas vidare. Som tidigare nämnts är den tretåiga hackspetten nära hotad på rödlistan (Artdatabanken u.å.b). För att arten ska kunna återhämta sig rekommenderas att lämna ved kvar i skogen, samt låta åldrande träd få stå kvar för att det ska finnas tillräckligt mycket habitat för att gynna en ökning i populationen (Berglund 2015). Detta kan bli svårt om dessa träd utgör en fara för uppförökning av granbarkborren.

Fler studier om naturliga fienders eventuella effekt på granbarkborren behöver läsas för att få en bättre förståelse av dess inverkan. Från studien av Warzee et al. (2006) kan en laggtid utläsas, där myrbaggen efter två år hade en predationseffekt på granbarkborrspopulationen. Även Kärverno et al. (2010) kunde observera en treårig laggtid innan de naturliga fienderna hade en påverkan. Om laggtid är ett faktum vid utbrott och att en påverkan på granbarkpopulationen inte kan ses förrän ett par år kan mycket skog redan vara förstört innan naturliga fiender har en effekt.

Även fast naturliga fiender förmodligen inte kan reglera massutbrott av granbarkborren på kort tid, kan de ha en reglerande effekt när granbarkborrens populationsdensitet är lägre (Kärvemo 2010). Därför kan det vara av vikt att gynna naturliga fiender för att förebygga angrepp, men att lämna vindfällt material efter en storm som habitat för naturliga fiender kan vara riskabelt.

4.2. Åtgärder

Faktorer som gynnar granbarkborrens överlevnad och förökning kan till viss grad påverkas av människan genom olika åtgärder. Det är först när granbarkborren överstiger en tröskel i antalet individer som den blir en skadegörare på levande träd och påverkar värdet som människan kan utnyttja från skogen (Raffa et al. 2008). Det är därför av stor vikt att kunna kontrollera storleken på granbarkborrens populationer och deras möjlighet till reproduktion.

4.2.1. Direkta åtgärder

I Stadelmann et al. (2013) beskrivs bortförsel av stormfällt och angripet material som en viktig åtgärd för att minimera angrepp. Stormen Lothar, som orsakade de stormskador som observerades i studien, tog fart i Tyskland december år 1999, vilket var året innan studiens början (ibid.). Stormskadorna som inkluderades i Schroeder & Lindelöw (2002) skedde i november året innan studien genomfördes. Det betyder att det vindfällda materialet i dessa studier var nyligen fällt. Granbarkborren livnär sig på vindfällda eller levande granar (Christiansen & Bakke 1988) och vindfällda granar verkar vara attraktiva under en tvåårsperiod (Holuša et al. 2017) vilket betyder att de inte är intresserade av material som legat i skogen under en längre period. Stormfällt material som legat för länge där vävnaden har dött är alltså inte av betydelse att plocka bort från skogen, om inte av ekonomiska skäl.

I Schoeder & Lindelöw (2002) specificerar de inte om de använder sig av *salvage logging*, men utifrån att vindfällt material och inte infekterat material plockas bort, kan detta antas. Samtidigt verkar litteraturen blanda ihop *salvage logging* eller *salvage cutting* med *sanitary cutting*. Enligt Merriam Webster (u.å.) är *salvage cutting* något som görs för att rädda det ekonomiska värdet av virket, medan *sanitary cutting* är bortförsel av fällt och skadat material för att hindra spridning av sjukdomar eller insekter. Det kan därför bli svårt att skilja dessa två åt i litteraturen. I de studier där de har undersökt vad för påverkan stormfällt material har på utbrottsmängden (Schroeder & Lindelöw 2002; Stadelmann et al. 2013; Mezei et al. 2017; Dobor et al. 2020) har författarna antingen använt sig av *salvage cutting*, *sanitary cutting* eller mer generella begrepp som förvaldade och ej förvaldade bestånd. Eftersom studierna utreder spridningseffekten, är

det mer logiskt att de pratar om *sanitary cutting*, vilket kan översättas till sanitärfällning som i fortsättningen används i denna uppsats. Detta visar på hur begreppen blandas ihop och är svåra att separera från varandra. Oavsett, är fällning av sanitära skäl och för att hindra spridning av granbarkborren viktigt, och är en åtgärd som behövs för att minimera skadorna som görs.

Att plocka bort angripna och nyligen vindfällda träd leder till att insekterna som finns i trädet försvinner från platsen. Detta löser delvis problemet, då en stor mängd av granbarkborrarna övervintrar i marken (SLU. u.å.), vilket betyder att borttransporten av infekterat material endast plockar bort delar av populationen när det görs under höst, vinter och tidig vår. Samtidigt anser forskningen att bortplockning av stormfällt virke har en positiv påverkan på minimering av angrepp (Schroeder 2002; Stadelmann et al. 2013, Dobor et al. 2020), vilket gör åtgärden relevant.

Eftersom granbarkborrarna lämnar sina övervintringsplatser när temperaturen tillåter på våren (SLU. u.å.) är tidpunkten för att plocka bort attackerat och nyligen vindfällt material viktig. Med klimatförändringarnas inverkan på temperaturökningen möjliggörs att granbarkborrarna kan börja lämna sina övervintringsplatser tidigare, eftersom tiden för svärmning är temperaturberoende (Wermerlinger 2004). Därför behöver den som plockar bort träd under våren vara medveten om när granbarkborrarna börjar vakna ur sin dvala, och vara ute i god tid eftersom det kan finnas en risk att de som övervintrar i träden kommer ut tidigare än föregående år.

Sommaren kan istället vara en mer effektiv tidpunkt att transportera bort angripet virke för att kunna fånga upp majoriteten av populationen. Eftersom granbarkborren lägger sina ägg under våren eller tidig sommar, beroende på temperatur (SLU. u.å.), är detta ett fönster där angripna träd kan lokaliseras och transporteras bort. Då kan majoriteten av populationen fångas in i jämförelse med om träden plockas under vår-, höst- och vintermånaderna. Detta kan liknas till strategin som används vid anläggning av trädfällor, som diskuteras nedan.

Förutom att använda sig av sanitärfällning som direkt åtgärd, kan trädfällor locka till sig granbarkborrar under sommarhalvåret. Strategin är tidskrävande och tidpunkten är även där viktig (Holuša et al. 2017) eftersom skogsbrukaren behöver veta när granbarkborrarna flyger från sina övervintringsställen och när honorna lagt sina ägg. Genom att hålla koll på när vårtemperaturen börjar närma sig 18° C blir det lättare att räkna ut när trädfällorna ska läggas och när träden ska transporteras bort, eftersom granbarkborren framträder då (SLU u.å.). Granbarkborrens livscykel och levnadsmönster är temperaturberoende (Christiansen & Bakke 1988; Wermelinger & Seifert 1998; Wermelinger 2004) och tidpunkterna för när svärmningar och äggläggning sker varierar därför beroende på var i Sverige skogsbrukaren befinner sig. I norra delarna av Sverige kan insekten komma fram senare än i de södra delarna, på grund av kallare temperaturer, vilket är något som måste hållas i åtanke. Om skogsbrukaren lyckas med

att fånga rätt tidpunkt, och se till att få bort alla trädfällor innan honorna flyger vidare, kan förmodligen en stor del av populationen fångas in.

Båda dessa åtgärder kräver att skogsbrukaren aktivt tar hand om virket och därför kan strategiernas användbarhet ifrågasättas. Wulff & Roberge (2020) påpekade att skogsägarna inte hinner ta hand om allt angripet virke och att flera miljoner kubikmeter år 2020 lämnats kvar i vissa delar av Sverige. Varför virket inte hinns med att borttransporteras nämns inte men skulle kunna vara en konsekvens av det är mycket material som måste transporteras bort eller att framkomligheten är dålig. Eftersom mycket av det angripna virket behöver tas bort för att saneringsfällning ska vara effektivt (Dobor et al. 2020), kan skogsbrukarens åtgärder inte räcka till om inte tillräckligt mycket material tas bort. Samtidigt leder sanering till att naturliga fiender transporteras bort då vissa övervintrar i samma ved som granbarkborren (Wermelinger et al. 2010), vilket gör att denna metod kan påverka predationstrycket på granbarkborren negativt. Virket som lämnas kvar har en ekonomisk betydelse men kan minska i värde om det är skadat av granbarkborren (Jandl 2020). Det har därför fortfarande ett värde och genom att plocka bort det kan skogsbrukaren fortfarande få ut pengar för det.

När stående träd plockas bort, skapas luckor i skogen vilket ökar risken för stormskador (Wallentin & Nilsson 2013), och medför en ökad mängd solinstrålning (Jakuš et al. 2011). Dessa två faktorer har tidigare konstaterats öka risken för fler angrepp. Vid ökad risk för storm kan det vara bättre att lämna vissa stående döda träd för att inte skapa fler luckor i skogen. Beslutet att plocka bort träd som dött kan därför vara platsspecifikt eftersom vissa områden är mer utsatta för storm. Om området är mer utsatt för stormar, kan möjligtvis virket stå kvar som skydd för andra träd.

Direkta metoder är effektiva för att minska antalet angrepp, men kan vara svårt och inte lönsamt för skogsägaren då det tar mycket tid. Därför behövs dessa direkta åtgärder kombineras med strukturella förändringar i skogen för att angreppen ska minska på lång sikt, och att bortförsel av infekterat material inte behöver vidtas lika ofta som åtgärd. Oavsett är *salvage felling* och sanitärfällning (*sanitary felling*) viktigt för att hindra spridning av insekten och minska angrepp. Samtidigt kan stormskador förbyggas genom att använda sig av olika skogsbruksmetoder. Dessa långsiktiga alternativ diskuteras i ett senare avsnitt.

4.2.2. Direkt förebyggande åtgärder

I resultatet presenteras olika åtgärder som förebygger angrepp av granbarkborren, vars effekt utvecklas över tid. Behandling med metyljasmonat har visat sig påverka granens

försvarsmekanismer och minska antalet gånger och ägg under barken (Erbilgin et al. 2006; Zhao et al. 2011a).

De studier som har utförts har inte beprövat detta i stor skala, vilket gör det svårt att veta hur effektiv åtgärden är i praktiken. Men eftersom resultaten visar att ämnet leder till att färre granbarkborrar lockas till platsen (Zhao et al. 2011a; Schiebe et al. 2012), kan det vara en åtgärd som är värd att testa. Chen et al. (2021) kunde se att hormonet metyljasmonat hade en långsiktig effekt över två säsonger mot snytbaggen, vilket indikerar att ämnet skulle kunna användas som en åtgärd över en längre period. Mer forskning behövs för att kunna avgöra dess effektivitet och lönsamhet.

Det som verkar vara viktigt vid användningen av detta hormon är koncentrationen. En studie kunde påvisa att olika koncentrationer hade olika effekter på försvarsresponsen hos gran, där en för hög dos ledde till toxiska symptom hos gran (Martin et al. 2002). Detta styrker behovet av att utforska hur appliceringen skulle kunna gå till för att få önskvärd effekt. Försättningsvis är effekten av metyljasmonat lokal och sprider sig inte systemiskt i trädet (Franceschi et al. 2002) vilket innebär att appliceringen av detta hormon behöver göras över hela stammen för att få en effekt som hindrar granbarkborrarna från att angripa.

Resultatet presenterar även användningen av svampen, *Ceratocystis polonica*, som en möjlig åtgärd för att förebygga angrepp. Denna i sin tur aktiverar också trädets försvarsmekanismer (Zhao et al. 2010; Novak et al. 2013) och har då en liknande effekt på granen som metyljasmonat. På samma vis som metyljasmonat är effekten av *C. polonica* lokal (Zhao et al. 2010), vilket gör att applicering av svampen måste göras på hela stammen för att få önskad effekt. Detta i sin tur skapar problem eftersom svampen är en patogen på gran och hjälper till att döda individerna under ett angrepp av granbarkborren. Därför skulle för höga doser av svampen leda till den motsatta önskvärda effekten.

De studier som gjorts på ämnet har använt sig av låga doser och har inte applicerat svampen på hela stammen. Mer forskning behövs för att kunna se var tröskelvärdet går för när appliceringen inte längre gynnar granen. Samtidigt kunde en studie observera att appliceringen av denna svamp minskade dödligheten hos gran från 67% till 36% vid massattacker av granbarkborren (Christiansen & Krokene 1999), vilket visar på en potential för att fungera som en biologisk kontroll.

Det blir även svårt att avgöra svampens effekt på stressade träd. I studien av Novak et al. (2013) var trädens fysiologiska status bra, medan Zhao et al. (2010) inte nämner vad för hälsa träden hade innan inokulering. Detta skapar en osäkerhet kring hur nedsatta träd skulle reagera på denna behandling. Om behandlingen enbart fungerar på hälsosamma träd, behövs träden selekteras i fält för att kunna behandlas, samtidigt som

stressade träd riskeras att bli inokulerade om granbarkborrar sprider svampen från ett inokulerat träd.

Båda dessa åtgärder behöver appliceras på stammarna, vilket kan vara svårt för en skogsägare som har stora arealer att omhänderta. Konsekvensen blir att mycket tid spenderas för att applicera dessa ämnen/organismer på varje träd. Frågan är då om dessa metoder för att inducera trädets försvar fungerar i praktiken för skogsägaren. En omständlig process kan leda till att dessa metoder inte blir attraktiva för stora skogsföretag som vill maximera och optimera produktionen.

4.3. Långsiktiga lösningar i ett förändrande klimat

4.3.1. Strukturella åtgärder

Som nämnts tidigare under diskussionen, kan långsiktiga strategier vara ett mer hållbart alternativt för skogsägaren, eftersom flera av de åtgärder som nämnts tidigare kräver mycket tid. En sådan långsiktig lösning kan vara strukturella förändringar i skogen. Från resultatet att döma är inte lösningen enkel på hur skogen ska utformas för färre utbrott av granbarkborren. Bristande forskning finns baserat på empiriska studier som undersöker skillnader i skador orsakat av granbarkborren mellan ett CCF system och ett trakthyggesbruk (Björkman et al. 2015).

Att försöka hitta långsiktiga lösningar på angreppen leder till att skogsbrukaren mer sällan behöver använda sig av direkta åtgärder. I litteraturen kan blandat artbestånd vara en lösning som verkar långsiktigt. Det blandade artbeståndet skapar bland annat en högre diversitet, högre predationstryck och större avstånd mellan granarna (Watt 1992; Kamińska et al. 2021), men litteraturen är inte helt enad kring om ett blandat artbestånd är lösningen. Anledningen till detta skulle kunna vara att det inte är ekonomiskt hållbart för skogsbrukaren att blanda olika arter, eftersom hela beståndet troligtvis inte skördas vid ett och samma tillfälle.

Att använda ett blandat artbestånd kan samtidigt hjälpa till med att förvirra granbarkborrarna vilket hindrar dem från att hitta ett nytt värdträd, vilket kan minska angreppen (Byers et al. 1998; Zhang & Schlyter 2004). Om det är bristen på semiokemikalier från gran eller en ökad mängd semiokemikalier från icke värdväxter som har denna effekt, är osäkert. Samtidigt som denna strategi skulle kunna förebygga angrepp, kan den ha negativa effekter. När lövträd står nakna på vintern ökar risken för att granar fälls (Nørgård Nielsen & Larsen 2001, se Björkman et al. 2015). Detta kan innebära att trots de positiva effekter ett blandat artbestånd har, väger det inte upp emot de potentiella skador som följer av en storm. Samtidigt skriver Schütz et al. (2006)

att träden i en blandad artmiljö är vana vid större vindpåfrestningar, vilket då betyder att bestånden inte behöver drabbas värre av stormar. Mer forskning behövs för att förtydliga de positiva aspekterna av att blanda trädarter i denna kontext.

Om träden är friska och inte utsatta för stress, behöver inte angrepp av granbarkborren bli ett faktum. Då försvarsresponsen delvis beror på trädets tidigare fysiologiska status och den miljö trädets lever i (Raffa & Berryman 1983; Zhao et al. 2011a) innebär det att friska träd har förutsättningarna för att klara av ett angrepp. Att trädets överlevnadsgrad beror på tröskelvärdet för hur många granbarkborrar som invaderar (Raffa & Berryman 1983) medför att om populationen hålls under tröskelvärdet kan den hållas i schack. Därför behövs det mer forskning kring vad detta tröskelvärde ligger på för nivå, då det därefter kan gå att räkna ut vilken strategi som passar bäst för olika skog beroende ståndort och exempelvis risk för vattenstress.

Denna uppsats har utgått från trakthyggesbruk och CCF som olika skogsbruksmetoder och vad de har för olika effekter på utbrotten av granbarkborren. Vilken skogsbruksstrategi som främst motverkar stormskador är oklart. Både CCF och trakthyggesbruk skapar luckor och öppna ytor i skogen vilket kan leda till mer stormskador (Björkman et al. 2015). I CCF och trakthyggesbruk skapas luckor i och med gallring av träd och i trakthyggesbruk utsätts även träd placerade nära kanterna vid ett kalhygge för mer vind (ibid.). Problemet är att de träd som står nära luckor eller kanter i skogen löper större risk för att bli angripna (Schroeder & Lindelöw 2002).

Varför risken är större vid luckor eller kanter beror, enligt resultatet, på olika faktorer. Förutom en ökad risk för vindfällda träd vid luckor ökar även solinstrålningen på dessa platser, vilket enligt litteraturen är en av anledningarna till var ett angrepp startar och hur allvarliga de blir (Mezei et al. 2019; Mezei et al. 2014; Jakuš et al. 2011). Solstrålningens påverkan på angreppen diskuterades i tidigare avsnitt. Stormskador kan, oavsett skogsbruksmetod, vara svårt att undvika vilket gör att direkta åtgärder alltid kommer att behövas i viss utsträckning.

Ett annat problem som uppstår när skog odlas, är att stora mängder gran samlas på ett ställe. Trakthyggesbruket leder till att stora arealer blir täckta av gran, medan ett CCF system kan bestå av både enstaka eller fler arter (Björkman et al. 2015). Flera källor har kopplat ihop sambandet mellan mängden gran samlat på en stor yta och ökande angrepp av granbarkborren (Schroeder & Lindelöw 2002; Seidl et al. 2016) vilket innebär att gran över stora ytor skapar problem med denna insekt. Därför kan ett mer varierande landskap vara en lösning.

Flera källor kunde se att ett mosaiklandskap med blandad artkomposition och ett större avstånd mellan granarna ledde till att granens dödlighet orsakat av granbarkborren minskade (Kamińska et al. 2021; Netherer & Nopp-Mayr 2005; Overbeck & Schmidt 2012). Ett mer varierande landskap gör att koncentrationen av gran minskar, vilket då

skulle leda till att angreppen minskar. Med detta sagt, är detta en metod som kan vara svår när flera arter blandas i ett och samma bestånd, eftersom träden eventuellt måste skördas vid olika tidpunkter. På samma vis som med saneringsåtgärderna, behöver skogsbrukaren gå in och selektionsavverka, vilket kan ta mer tid. Ett alternativ skulle kunna vara att använda sig av mindre arealer av monokulturer, som sedan blandas med andra bestånd med andra arter inom samma område. Detta skulle leda till en högre diversitet i området, samtidigt som skogsbrukaren inte behöver blanda arter inom bestånden.

4.3.2. Klimatets inverkan på långsiktiga strategier

Klimatförändringarna påverkar storleken på granbarkborrspopulationerna genom att höstarna och vintrarna blir mildare. Litteraturen beskriver hur individer som inte är färdigutvecklade riskerar att dö under barken vid kalla temperaturer (Christiansen & Bakke 1988; Jönsson et al. 2007). Larver och puppor som utsätts för -13 grader respektive -17 grader klarar sig inte (Christiansen & Bakke 1988) vilket gör att vintrar som inte kommer ned till dessa temperaturer inte dödar av denna del av populationen. När våren kommer kan därför fler individer överlevt och mildare vintrar bidrar då till att populationen ökar.

Mildare höstar gör istället att fler individer som annars inte hunnit utvecklas till adulta individer, hinner bli adulta innan vintern. Vuxna individer är mindre känsliga för kyla (Christiansen & Bakke 1988; Jönsson et al. 2007), vilket gör att de lättare överlever kallare vintrar. Detta påverkas av antalet svärmningar på en säsong. Eftersom antalet svärmningar i de södra delarna av Sverige ökat till två vissa år, vilket förväntas bli mer vanligt (Jönsson et al. 2009; Södra Skogsägarna 2021), är det den andra generationens utveckling som gynnas om höstarna och vintrarna blir mildare. Konsekvenserna kan då bli stora på levande granar, om inte denna del av populationen fångas in med hjälp av trädfällor under säsongen.

I diskussionen har vattenstress och vindfällda träd tagits upp som faktorer vilka leder till utbrott av granbarkborren och dessa fenomen kommer bli allt vanligare med ett varmare klimat (Blennow & Olofsson 2008; Samuelsson et al. 2012; IPCC 2021). Som tidigare nämnts medför varmare temperaturer gynnsamma förhållanden för granbarkborren och ett missgynnsamt klimat för granen att växa i. Frågan som behöver ställas är om det är möjligt att fortsätta plantera gran i de delar av Sverige där klimatet blir så varmt och torrt att granen inte kan stå emot angreppen. Litteraturen visar att granen inte trivs på torra ståndorter (Nikolova et al. 2011; Sutinen & Middleton 2020) men ändå placeras den på platser som är torra, exempelvis på tallmarker (Bergquist et al. 2005). Detta är något som verkar fortsätta eftersom betetrycket på andra träd, fortsatt kommer vara högt (Samuelsson et al. 2012), vilket medför sämre förutsättningar

för granen när klimatet blir varmare. Eftersom granskogar som växer i ett passande klimat verkar klara klimatförändringarna bättre än granskogar som placeras på platser där granen inte naturligt växer (Šagát et al. 2021), indikerar detta att de skogar som planteras på en ej passande ståndort, kommer få det svårare att klara sig i framtiden.

Kombinationen med en ökande granbarkborrspopulation som konsekvens av ett mildare höst- och vinterklimat, samt att granar planteras på torrare ståndorter vilket skapar vattenstress för granen, gör att utsikten för att levande granar ska kunna klara av dessa angrepp är låga. Eftersom granbarkborren attackerar levande och friska träd när populationerna är tillräckligt höga (Raffa & Berryman 1983), kan även friska bestånd drabbas om tillräckligt stora delar av populationen överlever under vintermånaderna. Detta visar att metoder som plockar bort individer under säsongen, samt strukturella åtgärder vars effekt ses på längre sikt, behöver kombineras.

5. Slutsats

De faktorer som stått ut som grundläggande orsaker till utbrotten av granbarkborren är vattenstress och nyligen stormfällt material. Dessa händelser förser granbarkborrepopulationen med födoresurser vilket möjliggör bättre förhållanden för reproduktion vilket leder till att populationen ökar i storlek och massutbrott sker.

Faktorerna leder till att granens försvarsmekanismer försämras och den ökande temperaturen gynnar granbarkborrens utveckling. Friska granar angrips endast när granbarkborrens populationsdensitet är tillräckligt hög, vilket sker när tillräckligt med lättillgängligt material finns att tillgå. Viss forskning visar att naturliga fiender inte har en påverkan på regleringen av granbarkborren under massutbrott, men mer forskning behövs göras för att kunna dra några slutsatser.

Direkta åtgärder kan användas vid stora massutbrott med ett gott resultat. Samtidigt är de ofta tidskrävande och svåra att implementera i den omfattning som behövs. Därför bör dessa åtgärder kombineras med långsiktiga förändringar i bestånden som kan verka förebyggande mot angreppen. Det är svårt att säga vilka långsiktiga åtgärder som är mest effektiva, men det verkar tydligt att en stor andel gran i ett bestånd riskerar mer allvarliga attacker. Mer forskning behövs för att säkerställa vilka metoder som fungerar på olika platser, och tar hänsyn till de olika faktorer som kan påverka dessa utbrott. Att använda sig av direkta åtgärder som trädfällor för att plocka bort populationen från beståndet, samt strukturella åtgärder som förebygger angrepp, medför att problemen med granbarkborren i den svenska granskogen kan minimeras.

Forskningen tyder på att klimatförändringarna kommer förstärka både granbarkborrens utveckling men också de stressfaktorer granen utsätts för. Detta skulle kunna motarbetas genom att plantera granen på andra ståndorter som inte är lika torra, vilket ger granen bättre förutsättningar för att överleva angrepp.

Referenser

- Albrektson, A., Elfving, B., Lundqvist, L. & Valinger, E. (2012). *Skogsskötselserien 1, Skogsskötselns grunder och samband. 2.*, omarb. uppl. Jönköping: Skogsstyrelsen <https://www.skogsstyrelsen.se/globalassets/mer-om-skog/skogsskotselserien/skogsskotsel-serien-1-skogsskotselns-grunder-och-samband.pdf>
- Anderbrant, O., Schlyter, F. & Birgersson, G. (1985). Intraspecific Competition Affecting Parents and Offspring in the Bark Beetle *Ips typographus*. *Oikos*, 45(1), 89-98. <https://doi.org/10.2307/3565226>
- Andersson, M.N., Larsson, M.C. & Schlyter, F. (2009). Specificity and redundancy in the olfactory system of the bark beetle *Ips typographus*: Single-cell responses to ecologically relevant odors. *Journal of Insect Physiology*, 55(6), 556-567. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2009.01.018>
- Andersson, Å., Berg, C., Eriksson, O.G., ... & Tjernberg, M. (2020). *Rödlista 2020 – expertkommittén för fåglar*. Uppsala: SLU. [Arbetsfil bok sid20-243 FINAL.indd \(artdatabanken.se\)](#)
- Artdatabanken (u.å.a). Myrbagge, *Thanasimus formicarius*. https://artfakta.se/naturvard/taxon/thanasimus-formicarius-105341?fbclid=IwAR3Czdd2sxJQxpwm7NqOF_61clw-5wf36FM7pN97fUqHINzjTI2_BvaU12E [2022-01-14]
- Artdatabanken (u.å.b). Tretåig hackspett, *Picoides tridactylus*. <https://artfakta.se/artbestamning/taxon/picoides%20tridactylus-100109> [2022-01-14]
- Ayres, M.P. & Lombardero, M.a.J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of The Total Environment*, 262(3), 263-286. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00528-3](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00528-3)
- Baier, P., Führer, E., Kirisits, T. & Rosner, S. (2002). Defence reactions of Norway spruce against bark beetles and the associated fungus *Ceratocystis polonica* in secondary pure and mixed species stands. *Forest Ecology and Management*, 159(1), 73-86. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00711-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00711-3)
- Bakke, A. & Kvamme, T. (1981). Kairomone response in *Thanasimus* predators to pheromone components of *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology*, 7(2).

- Berglund, H. (2015). *Hänsyn till arter i samband med skogsbruk*. Artfakta. SLU Artdatabanken. <https://metadata.artfakta.se/publiceringar/2> [2021-11-17]
- Bergquist, J., Ekö, P.-M., Elving, B., Johansson, U. & Thuresson, T. (2005). *Jämförelse av produktionspotential mellan tall, gran och björk på samma ståndort*. Jönköping: Skogsstyrelsen. <https://cdn.abicart.com/shop/9098/art7/4646107-d49e4f-1753-1.pdf> [2021-11-17]
- Berryman, A.A. (1988). *Dynamics of forest insect populations : patterns, causes, implications*. New York: Plenum Press.
- Berryman, A.A., Raffa, K.F., Millstein, J.A. & Nils Chr, S. (1989). Interaction Dynamics of Bark Beetle Aggregation and Conifer Defense Rates. *Oikos*, 56(2), 256-263. <https://doi.org/10.2307/3565345>
- Björkman, C., Bylund, H., Nilsson, U., Nordlander, G. & Schroeder, M. (2015). Effects of new forest management on insect damage risk in a changing climate. I. Wallingford, UK: CABI. 248-266. <https://doi.org/10.1079/9781780643786.0248>
- Blennow, K. & Olofsson, E. (2008). The probability of wind damage in forestry under a changed wind climate. *Climatic Change*, 87(3), 347-360. <https://doi.org/10.1007/s10584-007-9290-z>
- Boratyńska, K. (2007). Geographic Distribution. I: Tjoelker, M.G., Boratyński, A. & Bugała, W. (red.) *Biology and Ecology of Norway Spruce*. Dordrecht: Springer Netherlands. 23-36. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4841-8_4
- Bradshaw, C.J.. & McMahon, C.. (2008). Fecundity. *Encyclopedia of Ecology*, Five-Volume Set. Elsevier B.V, 1535–1543. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00645-5>
- Byers, J.A., Zhang, Q.-H. & Birgersson, G. (2000). Strategies of a bark beetle, *Pityogenes bidentatus*, in an olfactory landscape. *Naturwissenschaften*, 87(11), 503-507. <https://doi.org/10.1007/s001140050768>
- Byers, J.A., Zhang, Q.-H., Schlyter, F. & Birgersson, G. (1998). Volatiles from Nonhost Birch Trees Inhibit Pheromone Response in Spruce Bark Beetles. *The Science of Nature*, 85(11), 557-561. <https://doi.org/10.1007/s001140050551>
- Ceglar, A., Zampieri, M., Toreti, A. & Dentener, F. (2019). Observed Northward Migration of Agro-Climate Zones in Europe Will Further Accelerate Under Climate Change. *Earth's Future*, 7(9), 1088-1101. <https://doi.org/10.1029/2019EF001178>
- Chen, Y., Bylund, H., Björkman, C., Fedderwitz, F. & Puentes, A. (2021). Seasonal timing and recurrence of methyl jasmonate treatment influence pine weevil damage to Norway spruce seedlings. *New Forests*, 52(3), 431-448. <https://doi.org/10.1007/s11056-020-09803-4>
- Christiansen, E. & Bakke, A. (1988). The Spruce Bark Beetle of Eurasia. I: Berryman, A.A. (red.) *Dynamics of Forest Insect Populations: Patterns, Causes, Implications*. Boston, MA: Springer US. 479-503. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0789-9_23

- Christiansen E., Bakke A. (1997) Does Drought Relay Enhance Ips typographus Epidemics?—A Scandinavian Perspective. *Integrating Cultural Tactics into the Management of the Bark Beetle and Reforestation Pests*, pp. 163-171.
- Christiansen, E., Waring, R.H. & Berryman, A.A. (1987). Resistance of conifers to bark beetle attack: Searching for general relationships. *Forest Ecology and Management*, 22(1), 89-106. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(87\)90098-3](https://doi.org/10.1016/0378-1127(87)90098-3)
- Christiansen, E. & Krokene, P. (1999). Can Norway spruce trees be vaccinated against attack by Ips typographus? *Agricultural and forest entomology*, 1 (3), 185–187. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.1999.00024.x>
- Davidková, M. & Doležal, P. (2017). Sister broods in the spruce bark beetle, Ips typographus (L.). *Forest Ecology and Management*, 405, 13-21. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.040>
- Dobor, L., Hlásny, T., Rammer, W., Zimová, S., Barka, I. & Seidl, R. (2020). Is salvage logging effectively dampening bark beetle outbreaks and preserving forest carbon stocks? *Journal of Applied Ecology*, 57(1), 67-76. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13518>
- Ekbom B. & Lindblad M. (2004). Faktablåd om växtskydd - temperatursummor för att förutsäga insekters utvecklingshastighet. Uppsala: SLU. https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/faktablad/faktablad-vaxtskydd/faktablad_om_vaxtskydd_118j.pdf
- Eichhorn, S.E. & Evert, R.F. (2013). *Raven biology of plants* . Eighth edition. New York: W.H. Freeman and Company Publishers.
- Erbilgin, N., Krokene, P., Christiansen, E., Zeneli, G. & Gershenzon, J. (2006). Exogenous Application of Methyl Jasmonate Elicits Defenses in Norway Spruce (Picea abies) and Reduces Host Colonization by the Bark Beetle Ips typographus. *Oecologia*, 148(3), 426-436. <http://www.jstor.org/stable/20445929> [2021-11-30]
- Erbilgin, N., Krokene, P., Kvamme, T. & Christiansen, E. (2007). A host monoterpene influences Ips typographus (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) responses to its aggregation pheromone. *Agricultural and forest entomology*, 9(2), 135-140. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00329.x>
- Eriksson, M., Pouttu, A. & Roininen, H. (2005). The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by Ips typographus (L.). *Forest ecology and management*, 216 (1), 105–116. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.044>
- Eriksson, H. Hazell, P. & Wågberg, C. (2015). *Skogen i ett varmare klimat*. Jönköping: Skogsstyrelsen <https://www.skogsstyrelsen.se/globalassets/miljo-och-klimat/skog-och-klimat/skogen-i-ett-varmare-klimat.pdf> [202-01-14]
- Feicht, E. (2004). Parasitoids of Ips typographus (Col., Scolytidae), their frequency and composition in uncontrolled and controlled infested spruce forest in Bavaria.

Journal of pest science, 77(3), 165-172. <https://doi.org/10.1007/s10340-004-0047-4>

- Fettig, C.J. & Hilszczański, J. (2015). Chapter 14 - Management Strategies for Bark Beetles in Conifer Forests. I: Vega, F.E. & Hofstetter, R.W. (red.) *Bark Beetles*. San Diego: Academic Press. 555-584. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00014-9>
- Franceschi, V.R., Krekling, T. & Christiansen, E. (2002). Application of Methyl Jasmonate on *Picea abies* (Pinaceae) Stems Induces Defense-Related Responses in Phloem and Xylem. *American Journal of Botany*, 89(4), 578-586. <http://www.jstor.org/stable/4131402> [2021/11/30/]
- Franceschi, V.R., Krokene, P., Christiansen, E. & Krekling, T. (2005). Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist*, 167(2), 353-376. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x>
- Francke, W., Bartels, J., Meyer, H., Schröder, F., Kohnle, U., Baader, E. & Pierre Vité, J. (1995). Semiochemicals from bark beetles: New results, remarks, and reflections. *Journal of Chemical Ecology*, 21(7), 1043-1063. <https://doi.org/10.1007/BF02033807>
- Frank, J.H., Hoffman, M.P. & Frodsham, A.C. (1993). Natural Enemies of Vegetable Insect Pests. *The Florida Entomologist*, 76(3), 531-532. <https://doi.org/10.2307/3495656>
- Fraver, S., D'Amato, A.W., Bradford, J.B., Jonsson, B.G., xf, nsson, M. & Esseen, P.-A. (2014). Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning. *Journal of Vegetation Science*, 25(2), 374-385. <http://www.jstor.org/stable/24035776> [2021/11/04/]
- Furniss, M., Solheim, H. & Christiansen, E. (1990). Transmission of Blue-Stain Fungi by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Norway Spruce. *Annals of the Entomological Society of America*, 83, 712-716. <https://doi.org/10.1093/aesa/83.4.712>
- Granström, K. (2009). *Kolväten från träbränsleindustrin- sågverk, trätorkar och pelletspressar*. Karlstad: Karlstads universitet
- Grunwald, M. (1986). Ecological segregation of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) of spruce1,2. *Journal of Applied Entomology*, 101(1-5), 176-187. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1986.tb00846.x>
- Hammerbacher, A., Schmidt, A., Wadke, N., Wright, L.P., Schneider, B., Bohlmann, J., Brand, W.A., Fenning, T.M., Gershenzon, J. & Paetz, C. (2013). A Common Fungal Associate of the Spruce Bark Beetle Metabolizes the Stilbene Defenses of Norway Spruce. *Plant Physiology*, 162(3), 1324-1336. <https://doi.org/10.1104/pp.113.218610>
- Hartmann, H. & Trumbore, S. (2016). Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees – from what we can measure to what we want to

- know. *The New Phytologist*, 211(2), 386-403.
<https://www.jstor.org/stable/newphytologist.211.2.386> [2021/12/21/]
- Herard, F. & Mercadier, G. (1996). Natural enemies of *Tomicus Piniperda* and *Ips acuminatus* (Col, Scolytidae) on *Pinus sylvestris* near Orléans, France: Temporal occurrence and relative abundance, and notes on eight predatory species. *Entomophaga*, 41(2), 183-210. <https://doi.org/10.1007/BF02764245>
- Hlásny, T., König, L., Krokene, P., Lindner, M., Montagné-Huck, C., Müller, J., Qin, H., Raffa, K.F., Schelhaas, M.J., Svoboda, M., Viiri, H. & Seidl, R. (2021). Bark Beetle Outbreaks in Europe : State of Knowledge and Ways Forward for Management. *Current Forestry Reports*, 7(3), 138-165. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00142-x>
- Hoch, G., Richter, A. & KÖRner, C. (2003). Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26(7), 1067-1081.
<https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2003.01032.x>
- Holuša, J., Hlásny, T., Modlinger, R., Lukášová, K. & Kula, E. (2017). Felled trap trees as the traditional method for bark beetle control: Can the trapping performance be increased? *Forest Ecology and Management*, 404, 165-173.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.019>
- Honkaniemi, J., Rammer, W. & Seidl, R. (2020). Norway spruce at the trailing edge: the effect of landscape configuration and composition on climate resilience. *Landscape Ecology*, 35(3), 591-606. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00964-y>
- Hulcr, J., Ubik, K. & Vrkoc, J. (2006). The role of semiochemicals in tritrophic interactions between the spruce bark beetle *Ips typographus*, its predators and infested spruce. *Journal of Applied Entomology*, 130(5), 275-283.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01069.x>
- Hunt, D.W.A., Borden, J.H., Lindgren, B.S. & Gries, G. (1989). The role of autoxidation of α -pinene in the production of pheromones of *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian journal of forest research*, 19(10), 1275-1282.
- Hunter, M.D. & Price, P.W. (1992). Playing Chutes and Ladders: Heterogeneity and the Relative Roles of Bottom-Up and Top-Down Forces in Natural Communities. *Ecology (Durham)*, 73(3), 724-732. <https://doi.org/10.2307/1940152>
- IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.
- 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 (Berlin, West)*, 25(6), 965-973. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0571-9>
- Jamnická, G., Fleischer, P., Konôpková, A., Pšidová, E., Kučerová, J., Kurjak, D., Živčák, M. & Ditmarová, Ľ. (2019). Norway Spruce (*Picea abies* L.) Provenances Use Different Physiological Strategies to Cope with Water Deficit. *Forests*, 10(8). <https://doi.org/10.3390/f10080651>
- Jandl, R. (2020). Climate-induced challenges of Norway spruce in Northern Austria. *Trees, Forests and People*, 1, 100008. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.tfp.2020.100008>
- Joelsson, K., Hjältén, J. & Work, T. (2018). Uneven-aged silviculture can enhance within stand heterogeneity and beetle diversity. *Journal of Environmental Management*, 205, 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.09.054>
- Jönsson, A.M., Harding, S., Barring, L. & Ravn, H.P. (2007). Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden. *Agricultural and forest meteorology*, 146 (1), 70–81. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.05.006>
- JÖNSSON, A.M., APPELBERG, G., HARDING, S. & BÄRRING, L. (2009). Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology*, 15(2), 486-499. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01742.x>
- Jönsson, A.M. & Lagergren, F. (2018). Effects of climate and soil conditions on the productivity and defence capacity of *Picea abies* in Sweden—An ecosystem model assessment. *Ecological Modelling*, 384, 154-167. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.06.023>
- Kamińska, A., Lisiewicz, M., Kraszewski, B. & Stereńczak, K. (2021). Mass outbreaks and factors related to the spatial dynamics of spruce bark beetle (*Ips typographus*) dieback considering diverse management regimes in the Białowieża forest. *Forest Ecology and Management*, 498, 119530. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119530>
- Keeling, C.I., Bohlmann, J., xf & rg (2006). Genes, Enzymes and Chemicals of Terpenoid Diversity in the Constitutive and Induced Defence of Conifers against Insects and Pathogens. *The New Phytologist*, 170(4), 657-675. <http://www.jstor.org/stable/3694405> [2021/12/16/]
- Klowden, M.J. (2013). *Physiological systems in insects*. 3rd ed. uppl. London: Elsevier.
- Krokene, P. (2015). Conifer Defense and Resistance to Bark Beetles. *Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. 177–207. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00005-8>
- Krokene, P., Nagy, N.E. & Solheim, H. (2008). Methyl jasmonate and oxalic acid treatment of Norway spruce: anatomically based defense responses and

- increased resistance against fungal infection. *Tree Physiology*, 28(1), 29-35.
<https://doi.org/10.1093/treephys/28.1.29>
- Krokene, P. & Solheim, H. (1998). Pathogenicity of Four Blue-Stain Fungi Associated with Aggressive and Nonaggressive Bark Beetles. *Phytopathology*[®], 88(1), 39-44.
<https://doi.org/10.1094/phyto.1998.88.1.39>
- Krokene, P., Solheim, H. & Christiansen, E. (2001). Induction of disease resistance in Norway spruce (*Picea abies*) by necrotizing fungi. *Plant pathology*, 50 (2), 230–233. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2001.00559.x>
- Kårén O. (1997). *Mykorrhizasvampar – Hur påverkar kvävenedfall och skogsbruk?*. Umeå: SLU. <https://www.slu.se/globalassets/ew/ew-centrala/forskn/popvet-dok/faktaskog/faktaskog97/4s97-06.pdf>
- Kärvemo, S. (2010). *Population dynamics of tree-killing bark beetles a comparison of the European spruce bark beetle and the North American mountain pine beetle*. Uppsala: SLU https://pub.epsilon.slu.se/4494/1/karvemo_s_100125.pdf
- Kärvemo, S., Rogell, B. & Schroeder, M. (2014). Dynamics of spruce bark beetle infestation spots: Importance of local population size and landscape characteristics after a storm disturbance. *Forest Ecology and Management*, 334, 232-240. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.011>
- Law, J.H. & Regnier, F.E. (1971). Pheromones. *Annual Review of Biochemistry*, 40(1), 533-548. <https://doi.org/10.1146/annurev.bi.40.070171.002533>
- Lidskog, R., Sundqvist, G., Kall, A.-S., Sandin, P. & Larsson, S. (2013). Intensive forestry in Sweden: stakeholders' evaluation of benefits and risk. *Journal of Integrative Environmental Sciences*, 10(3-4), 145-160.
<https://doi.org/10.1080/1943815X.2013.841261>
- Linnakoski, R., De Beer, Z.W., Niemelä, P. & Wingfield, M.J. (2012). Associations of Conifer-Infesting Bark Beetles and Fungi in Fennoscandia. *Insects*, 3(1), 200-227.
<https://www.mdpi.com/2075-4450/3/1/200>
- Ljungberg, H., Andrén, B., Ehnström, B., ... & Wikars, L.-O. (2020). *Rödlista 2020 – expertkommittén för skalbaggar*. Uppsala: SLU. [Arbetsfil bok sid20-243 FINAL.indd \(artdatabanken.se\)](https://artdatabanken.se/Arbetsfil_bok_sid20-243_FINAL.indd)
- Luca, V. & Salim, V. (2013). Towards Complete Elucidation of Monoterpene Indole Alkaloid Biosynthesis Pathway: *Catharanthus roseus* as a Pioneer System. *New Light on Alkaloid Biosynthesis and Future Prospects*
- Marešová, J., Majdák, A., Jakuš, R., Hradecký, J., Kalinová, B. & Blaženec, M. (2020). The short-term effect of sudden gap creation on tree temperature and volatile composition profiles in a Norway spruce stand. *Trees*, 34(6), 1397-1409.
<https://doi.org/10.1007/s00468-020-02010-w>
- Marini, L., Lindelöw, Å., Jönsson, A.M., Wulff, S. & Schroeder, L.M. (2013). Population dynamics of the spruce bark beetle: a long-term study. *Oikos*, 122(12), 1768-1776. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00431.x>

- Marini, L., Økland, B., Jönsson, A.M., Bentz, B., Carroll, A., Forster, B., Grégoire, J.C., Hurling, R., Nageleisen, L.M., Netherer, S., Ravn, H.P., Weed, A. & Schroeder, M. (2017). Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. *Ecography (Copenhagen)*, 40(12), 1426-1435. <https://doi.org/10.1111/ecog.02769>
- Martin, D., Tholl, D., Gershenzon, J. & Bohlmann, J.r. (2002). Methyl Jasmonate Induces Traumatic Resin Ducts, Terpenoid Resin Biosynthesis, and Terpenoid Accumulation in Developing Xylem of Norway Spruce Stems. *Plant Physiology*, 129(3), 1003-1018. <https://doi.org/10.1104/pp.011001>
- Mensah, A., Holmström, E., Petersson, H., Nyström, K., Mason, E.G. & Nilsson, U. (2021). The millennium shift: Investigating the relationship between environment and growth trends of Norway spruce and Scots pine in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 481, 118727. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118727>
- Meriam-Webster. (2021). *Definition of sanitation cutting*. <https://www.merriam-webster.com/dictionary/sanitation%20cutting> [2021-06-21]
- Merriam-Webster. (2021). *Definition of salvage cutting*. <https://www.merriam-webster.com/dictionary/salvage%20cutting> [2022-01-13]
- Mezei, P., Grodzki, W., Blaženec, M., Škvarenina, J., Brandýsová, V. & Jakuš, R. (2014). Host and site factors affecting tree mortality caused by the spruce bark beetle (*Ips typographus*) in mountainous conditions. *Forest Ecology and Management*, 331, 196-207. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.031>
- Mezei, P., Jakuš, R., Pennerstorfer, J., Havašová, M., Škvarenina, J., Ferenčík, J., Slivinský, J., Bičárová, S., Bilčík, D., Blaženec, M. & Netherer, S. (2017). Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus*—An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains. *Agricultural and Forest Meteorology*, 242, 85-95. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.04.004>
- Mezei, P., Potterf, M., Škvarenina, J., Rasmussen, J.G. & Jakuš, R. (2019). Potential Solar Radiation as a Driver for Bark Beetle Infestation on a Landscape Scale. *Forests*, 10(7), 604. <https://www.mdpi.com/1999-4907/10/7/604>
- Modrzyński, J. (2007). Outline of Ecology. I: Tjoelker, M.G., Boratyński, A. & Bugała, W. (red.) *Biology and Ecology of Norway Spruce*. Dordrecht: Springer Netherlands. 195-253. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4841-8_11
- Moldoveanu, S. (2021). *Analytical Pyrolysis of Natural Organic Polymers*. Amsterdam: Elsevier science <https://doi.org/10.1016/C2018-0-04279-6>
- Mönkkönen, M. (1999). Managing Nordic boreal forest landscapes for biodiversity: ecological and economic perspectives. *Biodiversity & Conservation*, 8(1), 85-99. <https://doi.org/10.1023/A:1008813225086>

- Netherer, S., Kandasamy, D., Jirosová, A., Kalinová, B., Schebeck, M. & Schlyter, F. (2021). Interactions among Norway spruce, the bark beetle *Ips typographus* and its fungal symbionts in times of drought. *Journal of pest science*, 94(3), 591-614. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01341-y>
- Netherer, S., Matthews, B., Katzensteiner, K., Blackwell, E., Henschke, P., Hietz, P., Pennerstorfer, J., Rosner, S., Kikuta, S., Schume, H. & Schopf, A. (2015). Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytologist*, 205(3), 1128-1141. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.13166>
- Netherer, S. & Nopp-Mayr, U. (2005). Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management—rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *Forest Ecology and Management*, 207(1), 99-107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.020>
- Nikolova, P.S., Zang, C. & Pretzsch, H. (2011). Combining tree-ring analyses on stems and coarse roots to study the growth dynamics of forest trees: a case study on Norway spruce (*Picea abies* [L.] H. Karst). *Trees*, 25(5), 859-872. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0561-y>
- Nilsen, P., Børja, I., Knutsen, H. & Brean, R. (1998). Nitrogen and drought effects on ectomycorrhizae of Norway spruce [*Picea abies* L.(Karst.)]. *Plant and Soil*, 198, 179-184. <http://www.jstor.org/stable/24122655> [2021/11/11/]
- Nilsson, U., Gemmel, P., Johansson, U., Karlsson, M. & Welander, T. (2002). Natural regeneration of Norway spruce, Scots pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 161(1), 133-145. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00497-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00497-2)
- Nilsson P., Roberge C., Fridman J., Wulff, S. (2019). Skogsdata 2019. Umeå: SLU. https://www.slu.se/globalassets/ew/org/centrb/rt/dokument/skogsdata/skogsdata_2019_webb.pdf
- Nilsson P., Roberge C., Fridman J. (2021). Skogsdata 2021. Umeå: SLU. https://www.slu.se/globalassets/ew/org/centrb/rt/dokument/skogsdata/skogsdata_2021_webb.pdf
- Novak, M., Krajnc, A.U., Lah, L., Zupanec, N., Kraševc, N., Križman, M., Bohlmann, J. & Komel, R. (2013). Low-density *Ceratocystis polonica* inoculation of Norway spruce (*Picea abies*) triggers accumulation of monoterpenes with antifungal properties. *European Journal of Forest Research*, 133(4), 573-583. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0772-4>
- Otvos, I.S. (1965). Studies on Avian Predators of *Dendroctonus brevicomis* LeConte (Coleoptera: Scolytidae) With Special Reference to Picidae. *The Canadian Entomologist*, 97(11), 1184-1199. <https://doi.org/10.4039/Ent971184-11>

- Overbeck, M. & Schmidt, M. (2012). Modelling infestation risk of Norway spruce by *Ips typographus* (L.) in the Lower Saxon Harz Mountains (Germany). *Forest Ecology and Management*, 266, 115-125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.011>
- Paine, T.D., Raffa, K.F. & Harrington, T.C. (1997). Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual review of entomology*, 42(1), 179-206. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.179>
- Peltonen, M. (1999). Windthrows and Dead-standing Trees as Bark Beetle Breeding Material at Forest-clearcut Edge. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14(6), 505-511. <https://doi.org/10.1080/02827589908540815>
- Persson, P. (1975). *Stormskador på skog : uppkomstbetingelser och inverkan av skogliga åtgärder = Windthrow in forests : it's causes and the effect of forestry measures*. Stockholm: Diss. Stockholm : Skogshögskolan 1975.
- Pfeiffer, L., Ruther, J., Hofferberth, J. & Stökl, J. (2018). Interference of chemical defence and sexual communication can shape the evolution of chemical signals. *Scientific Reports*, 8(1), 321. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18376-w>
- Pommerening, A. & Murphy, S.T. (2004). A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 77(1), 27-44. <https://doi.org/10.1093/forestry/77.1.27>
- Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G. & Romme, W.H. (2008). Cross-scale Drivers of Natural Disturbances Prone to Anthropogenic Amplification: The Dynamics of Bark Beetle Eruptions. *BioScience*, 58(6), 501-517, 17. <https://doi.org/10.1641/B580607>
- Raffa, K.F. & Berryman, A.A. (1983). The Role of Host Plant Resistance in the Colonization Behavior and Ecology of Bark Beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecological monographs*, 53 (1), 27-49. <https://doi.org/10.2307/1942586>
- Resh, V.H. & Cardé, R.T. (2009). *Encyclopedia of insects*. 2nd ed. London, England: Elsevier/Academic Press.
- Rohde, M., Waldmann, R. & Lunderstädt, J. (1996). Induced defence reaction in the phloem of spruce (*Picea abies*) and larch (*Larix decidua*) after attack by *Ips typographus* and *Ips cembrae*. *Forest Ecology and Management*, 86(1), 51-59. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03802-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03802-9)
- Šagát, V., Ružek, I., Šilhán, K. & Beracko, P. (2021). The Impact of Local Climate Change on Radial *Picea abies* Growth: A Case Study in Natural Mountain Spruce Stand and Low-Lying Spruce Monoculture. *Forests*, 12(8), 1118. <https://www.mdpi.com/1999-4907/12/8/1118>
- Samuelsson H., Eriksson H., Isacsson G. (2012). *Ökade risker för skador på skog*. Jönköping: Skogsstyrelsen. <https://shopcdn.textalk.se/shop/9098/art45/13966845-c1d148-1848.pdf>

- Schiebe, C., Hammerbacher, A., Birgersson, G., Witzell, J., Brodelius, P.E., Gershenson, J., Hansson, B.S., Krokene, P. & Schlyter, F. (2012). Inducibility of chemical defenses in Norway spruce bark is correlated with unsuccessful mass attacks by the spruce bark beetle. *Oecologia*, 170(1), 183-198.
<http://www.jstor.org/stable/23259761> [2021/12/01/]
- Schlyter, F & Birgersson, G. (1999) Forest Beetles. I: Hardie J, Minks, AK. *Pheromones of non-lepidopteran insects associated with agricultural plants*. England: CAB International. 113–148
- Schroeder, L.M. (1992). Olfactory recognition of nonhosts aspen and birch by conifer bark beetles *Tomicus piniperda* and *Hylurgops palliatus*. *Journal of Chemical Ecology*, 18(9), 1583-1593. <https://doi.org/10.1007/BF00993231>
- Schroeder, M & Fritscher, D (2020) *Granbarkborrens förökningsframgång i dödade träd under sommaren 2020 i sydöstra Småland, Värmland och Uppland/Västmanland*. https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/rapporter/granbarkborre_2021.pdf [2021-12-21]
- Schroeder, L.M. & Lindelöw, Å. (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(1), 47-56. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00122.x>
- Schütz, J.-P., Götz, M., Schmid, W. & Mandallaz, D. (2006). Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. *European Journal of Forest Research*, 125(3), 291-302.
<https://doi.org/10.1007/s10342-006-0111-0>
- Seidl, R., Müller, J., Hothorn, T., Bässler, C., Heurich, M. & Kautz, M. (2016). Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle. *Journal of Applied Ecology*, 53(2), 530-540.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12540>
- Seidl, R., Schelhaas, M.-J. & Lexer, M.J. (2011). Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17(9), 2842-2852.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x>
- SLU (u.å). *Granbarkborren - biologi, skador och forskning*. https://granbarkborre.slu.se/biologi_kolonisering.php [2021-12-19]
- SLU (2019) *Skogsdata 2019*. https://www.slu.se/globalassets/ew/org/centrb/rt/dokument/skogsdata/skogsdata_2019_webb.pdf [2022-01-02]
- Spiecker, H., 2000. Growth of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under changing environmental conditions in Europe. In: Klimo, E., Hager, H., Kulhavy, J. (Eds.), *Spruce Monocultures in Central Europe: Problems and Prospects*, EFI Proceedings vol. 33, pp. 11–26.

- Stadelmann, G., Bugmann, H., Meier, F., Wermelinger, B. & Bigler, C. (2013). Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. *Forest Ecology and Management*, 305, 273-281.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.003>
- Stadelmann, G., Bugmann, H., Wermelinger, B. & Bigler, C. (2014). Spatial interactions between storm damage and subsequent infestations by the European spruce bark beetle. *Forest Ecology and Management*, 318, 167-174.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.022>
- Sterba, H., Blab, A. & Katzensteiner, K. (2002). Adapting an individual tree growth model for Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) in pure and mixed species stands. *Forest Ecology and Management*, 159(1), 101-110.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00713-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00713-7)
- Sutinen, R. & Middleton, M. (2020). Soil water drives distribution of northern boreal conifers *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Journal of Hydrology*, 588, 125048.
<https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2020.125048>
- Sveaskog (2008). *Långsiktigt värdeskapande. Års- och hållbarhetsredovisning 2008*. <https://www.sveaskog.se/globalassets/trycksaker/finansiella-rapporter/ars--och-hallbarhetsredovisning-2008.pdf> [2021-12-22]
- Södra skogsägarna. 2021. Sådär har barkborreskadorna utvecklats. Växjö: Södra skogsägarna <https://www.sodra.com/sv/se/skog-medlem/skogsbruk/skota-skog/skogsskydd/granbarkborre/sa-har-har-granbarkborreskadornautvecklats/> [2021-12-15]
- Tanin, S.M., Kandasamy, D. & Krokene, P. (2021). Fungal Interactions and Host Tree Preferences in the Spruce Bark Beetle *Ips typographus*. *Frontiers in Microbiology*, 12(1375). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.695167>
- Tjoelker, M.G., Boratynski, A. & Bugala, W. (2007). *Biology and Ecology of Norway Spruce*. 1st ed. 2007. uppl. (Forestry Sciences, 78). Dordrecht: Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4841-8>
- Vega, F.E., Hofstetter, R.W. & Atkinson, T.H. (2015). *Bark beetles : biology and ecology of native and invasive species*. London, [England: Academic Press.
- Verheggen, F.J., Haubruge, E. & Mescher, M.C. (2010). Chapter Nine - Alarm Pheromones—Chemical Signaling in Response to Danger. I: Litwack, G. (red.) *Vitamins & Hormones*. (83). Academic Press. 215-239.
[https://doi.org/10.1016/S0083-6729\(10\)83009-2](https://doi.org/10.1016/S0083-6729(10)83009-2)
- Veselá, P., Vašutová, M., Edwards-Jonášová, M. & Cudlín, P. (2019). Soil Fungal Community in Norway Spruce Forests under Bark Beetle Attack. *Forests*, 10(2).
<https://doi.org/10.3390/f10020109>
- Wajnberg, E. & Colazza, S. (2013). *Chemical ecology of insect parasitoids*. Chichester, West Sussex, U.K: John Wiley & Sons Inc.

- Wallentin, C. & Nilsson, U. (2013). Storm and snow damage in a Norway spruce thinning experiment in southern Sweden. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 87(2), 229-238. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpt046>
- Warzee, N., Gilbert, M. & Gregoire, J.-C. (2006). Predator/prey ratios : a measure of bark-beetle population status influenced by stand composition in different French stands after the 1999 storms. *Annals of forest science.*, 63(3), 301-308. <https://doi.org/10.1051/forest:2006009>
- Watt, A.D. (1992) Insect pest population dynamics: effects of tree species diversity. *The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees* (ed. by M. G. R. Cannell, D. C. Malcolm and P. A. Robertson), pp. 267– 285. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wegensteiner, R., Wermelinger, B. & Herrmann, M. (2015). Chapter 7 - Natural Enemies of Bark Beetles: Predators, Parasitoids, Pathogens, and Nematodes. I. Elsevier Inc. 247-304. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00007-1>
- 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 (1986)*, 126(10), 521-527. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00707.x>
- Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202(1), 67-82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018>
- Wermelinger, B., Epper, C., Kenis, M., Ghosh, S. & Holdenrieder, O. (2012). Emergence patterns of univoltine and bivoltine *Ips typographus* (L.) *Entomology*, 136(3), 212-224. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2011.01629.x>
- Wermelinger, B., Obrist, M.K., Baur, H., Jakoby, O. & Duelli, P. (2013). Synchronous rise and fall of bark beetle and parasitoid populations in windthrow areas. *Agricultural and forest entomology*, 15(3), 301-309. <https://doi.org/10.1111/afe.12018>
- Wermelinger, B. & Seifert, M. (1998). Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 122(1-5), 185-191. <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. *Ecological Entomology*, 24(1), 103-110. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00175.x>
- Weslien, J. & Martin Schroeder, L. (1999). Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 115(2), 267-275. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00405-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00405-8)

- Weslien, J. & Regnander, J. (1992). The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col. scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae). *Entomophaga*, 37(2), 333-342. <https://doi.org/10.1007/BF02372435>
- Wulff, S. och Roberge, C. 2020. *Inventering av granbarkborreangrepp i Götaland och Svealand 2020*. Umeå: SLU. https://pub.epsilon.slu.se/21827/1/wulff_s_et_al_210201.pdf
- Ylioja, T. & Lapveteläinen, T. (2000) Species mixture of birch and conifers decreases damage by a dipteran miner of birch stems. Abstract Book I. XXI–International Congress of Entomology, p. 499. 20–26 August. International Congress of Entomology, Brazil.
- Zeneli, G., Krokene, P., Christiansen, E., Krekling, T. & Gershenzon, J. (2006). Methyl jasmonate treatment of mature Norway spruce (*Picea abies*) trees increases the accumulation of terpenoid resin components and protects against infection by *Ceratocystis polonica*, a bark beetle-associated fungus. *Tree Physiology*, 26(8), 977-988. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.8.977>
- Zhang, Q.-H. & Schlyter, F. (2004). Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and forest entomology*, 6(1), 1-20. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2004.00202.x>
- Zhao, T., Axelsson, K., Krokene, P. & Borg-Karlson, A.-K. (2015). Fungal Symbionts of the Spruce Bark Beetle Synthesize the Beetle Aggregation Pheromone 2-Methyl-3-buten-2-ol. *Journal of Chemical Ecology*, 41(9), 848-852. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0617-3>
- Zhao, T., Borg-Karlson, A.-K., Erbilgin, N. & Krokene, P. (2011a). Host resistance elicited by methyl jasmonate reduces emission of aggregation pheromones by the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Oecologia*, 167(3), 691-699. <http://www.jstor.org/stable/41499981> [2021/11/30/]
- Zhao, T., Krokene, P., Björklund, N., Långström, B., Solheim, H., Christiansen, E. & Borg-Karlson, A.-K. (2010). The influence of *Ceratocystis polonica* inoculation and methyl jasmonate application on terpene chemistry of Norway spruce, *Picea abies*. *Phytochemistry*, 71(11), 1332-1341. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.05.017>
- Zhao, T., Krokene, P., Hu, J., Christiansen, E., Björklund, N., Långström, B., Solheim, H. & Borg-Karlson, A.-K. (2011b). Induced Terpene Accumulation in Norway Spruce Inhibits Bark Beetle Colonization in a Dose-Dependent Manner. *PloS one*, 6(10), e26649. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026649>
- Öhrn, P. (2012). *Seasonal flight patterns of the Spruce bark beetle (Ips typographus) in Sweden phenology, voltinism and development*. Uppsala: Dept. of Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences.

Økland, B. & Berryman, A. (2004). Resource dynamic plays a key role in regional fluctuations of the spruce bark beetles *Ips typographus*. *Agricultural and forest entomology*, 6(2), 141-146. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2004.00214.x>