

Gebaut für den Widerstand: Wie Fichten sich gegen Borkenkäfer verteidigen

MARCELO RAMIRES, MARCELA VAN LOO, CARLOS TRUJILLO-MOYA

BFW – Bundesforschungszentrum für Wald, Institut für Waldschutz, Seckendorff-Gudent-Weg 8, 1131 Wien, Österreich

✉ Marcelo Ramires: marcelo.mamires@bfw.gv.at

Forstschutz Aktuell 71 (2025): 9 – 16

KURZFASSUNG

Mit der Zunahme von Borkenkäferausbrüchen in ganz Europa, insbesondere mit Auswirkungen auf die Fichte (*Picea abies* (L.) H. Karst.), wächst der Bedarf an einem besseren Verständnis der natürlichen Abwehrstrategien dieser Baumart. Angesichts der ökologischen und wirtschaftlichen Bedeutung der Fichte ist die Erforschung ihrer Abwehrmechanismen gegenüber dem Buchdrucker (*Ips typographus* (L.)) zu einem zentralen Thema in der forstwissenschaftlichen Forschung und im Management geworden. Im Verlauf der Evolution, in der beide Arten seit dem letzten glazialen Maximum in Europa koexistieren, haben sich gegensätzliche Strategien entwickelt: Die Käfer versuchen, die Baumabwehr zu überwinden, während die Fichte Mechanismen zur Abwehr der Besiedlung ausgebildet hat. Infolgedessen hat die Fichte eine Vielzahl konstitutiver und induzierbarer Abwehrmechanismen entwickelt, darunter physikalische Barrieren, chemische Abwehrstoffe und eine komplexe molekulare Reaktion, die mehrere Signal- und Stoffwechselwege koordiniert.

In diesem Übersichtsartikel beleuchten wir, wie die Fichte ihre Abwehrmechanismen sowohl lokal als auch systemisch aktiviert und stellen aktuelle Erkenntnisse über ihre physikalischen und molekularen Resistenzstrategien vor. Ein vertieftes Verständnis dieser natürlichen Mechanismen liefert wichtige Erkenntnisse darüber, wie Wälder angesichts des zunehmenden Borkenkäferdrucks und sich verändernder Umweltbedingungen besser geschützt werden können.

SCHLÜSSELWORTE

Gemeine Fichte, *Ips typographus*, konstitutive Abwehr, induzierbare Abwehr, Rinde, Harz, Terpenoide, Phenole

ABSTRACT

Built to resist: How Norway spruce trees defend against bark beetles

As bark beetle outbreaks intensify across Europe, particularly affecting Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.), there is a growing need to understand the tree's natural resistance strategies. Given the ecological and economic importance of this species, understanding its defense mechanisms against *Ips typographus* (L.) has become a central focus in forest research and management. Over evolutionary time-scales, both species, coexisting in Europe since the last glacial maximum, have developed competing strategies: the beetles to overcome tree defenses, and the spruce to resist invasion. Norway spruce has hence developed a range of constitutive and inducible defenses, including physical barriers, chemical deterrents, and a complex molecular response coordinating several signaling and metabolic pathways.

In this review, we explore how Norway spruce mobilizes its defenses at both local and systemic levels, highlighting recent advances in understanding its physical and molecular resistance strategies. By understanding these natural mechanisms, we can gain critical insight into how forests may be better protected in the face of increasing bark beetle pressure and changing environmental conditions.

KEYWORDS

Norway spruce, *Ips typographus*, constitutive defense, inducible defense, bark, resin, terpenoids, phenolics

Um einem Borkenkäferbefall standzuhalten, verfügt die Gemeine Fichte (*Picea abies*) über ein ausgeklügeltes Abwehrsystem, das auf zwei Ebenen agiert: konstitutiv (ständig vorhanden) und induziert (durch einen Angriff aktiviert). Diese Abwehrmechanismen umfassen sowohl anatomische Strukturen als auch komplexe molekulare Reaktionen, die zusammenwirken, um einen Befall zu verhindern oder dessen Ausbreitung einzuschränken (Franceschi et al. 2005, Krokene 2015). Die konstitutiven Abwehrmechanismen bilden die erste Schutzbarriere und beinhalten Merkmale wie eine dicke Rinde und harzgefüllte Kanäle, die das Eindringen der Käfer erschweren oder deren Bohrversuche weniger erfolgreich machen (Niinemets 2010, Rosner und Hannrup 2004). Diese Merkmale sind genetisch bestimmt, werden jedoch auch durch Alter, Standortbedingungen und Stressfaktoren beeinflusst.

Beginnt ein Angriff, aktiviert der Baum seine induzierbaren Abwehrreaktionen. Diese Reaktionen werden durch mechanische Schäden beim Bohren, durch Käferpheromone oder assoziierte Pathogene ausgelöst und umfassen hormonelle Signalgebung, Genaktivierung sowie die Produktion toxischer oder antimikrobieller Verbindungen (Franceschi et al. 2005, Zulak und Bohlmann 2010). Die induzierten Reaktionen beginnen lokal an der Befallsstelle und können sich zu systemischen Reaktionen entwickeln, bei denen Abwehrwege auch in anderen Bereichen des Baumes aktiviert werden. Dieses zweistufige System ermöglicht es der Fichte, sowohl unmittelbar auf Bedrohungen zu reagieren als auch bisher nicht betroffene Gewebe auf weitere Angriffe vorzubereiten (Fossdal et al. 2007, Heil und Bostock 2002).

Physikalische Barrieren: Rinde und Harz als erste Verteidigungslinie

Eines der wichtigsten physikalischen Merkmale ist die Dicke der Rinde. Eine dicke Rindenschicht erschwert es den Käfern, das nährstoffreiche Phloem im Inneren des Stammes zu erreichen, verlangsamt ihr Eindringen und erhöht ihre Anfälligkeit gegenüber Fressfeinden (Niinemets 2010).

Ein weiteres zentrales Abwehrmerkmal ist das Netzwerk aus Harzkanälen – spezialisierte Leitbahnen, die Harz speichern und transportieren. Dieses klebrige, toxische Gemisch aus Terpenoiden und phenolischen Verbindungen kann beim Bohrversuch ausgeschwemmt werden (Abbildung 1) und die Käfer entweder heraustreiben oder immobilisieren (Krokene et al. 2003).

Andere anatomische Strukturen, wie Lentizellen (kleine Poren auf der Rindenoberfläche), haben eine weniger klar definierte Rolle. Obwohl sie primär dem Gasaustausch dienen, vermuten einige Forschende, dass sie auch zur Abwehr beitragen könnten, etwa durch die Absonderung schützender Verbindungen, wie Polyphenole. Ihr Einfluss auf die Resistenz gegenüber Borkenkäfern ist jedoch bislang unzureichend verstanden und erfordert weitere Untersuchungen (Rosner und Kartusch 2003, Rosner und Morris 2022).

Diese physikalischen Strukturen sind jedoch nicht statisch. Ihre Ausprägung und Wirksamkeit werden sowohl vom gene-

tischen Hintergrund als auch von Umweltbedingungen, wie Trockenstress oder Nährstoffverfügbarkeit, beeinflusst (Netherer et al. 2024, Novaković et al. 2018).

Molekulare und chemische Abwehr: Wie Fichten sich von innen heraus verteidigen

Über physische Barrieren hinaus kann die Fichte bei einem Angriff eine wirkungsvolle molekulare Abwehr aktivieren. Diese Reaktion ist hochgradig koordiniert und beruht auf der Fähigkeit des Baumes, Gefahr zu erkennen und eine Vielzahl interner Mechanismen in Gang zu setzen – von hormoneller Signalgebung bis hin zur Produktion von Proteinen und sekundären Metaboliten mit abwehrender Wirkung (Franceschi et al. 2005, Krokene 2015). Dringt ein Käfer durch die Rinde, löst dies eine Welle an Signalmolekülen aus. Zu den wichtigsten zählen die Phytohormone Jasmonsäure, Salicylsäure und Ethylen. Diese koordinieren Abwehrreaktionen sowohl lokal an der Befallsstelle als auch systemisch im gesamten Baum (Erbilgin et al. 2006, Hudgins und Franceschi 2004, Sultana et al. 2024). So aktiviert etwa Jasmonsäure Gene, die für die Bildung



ABBILDUNG 1: Eine kräftige Fichte reagiert mit starkem Harzfluss auf Einbohrversuche durch den Buchdrucker. Bei erfolgreicher Abwehr werden die Käfer eingeschlossen und abgetötet oder ausgeschwemmt.

FIGURE 1: A vigorous spruce responds to attack by *Ips typographus* with intensive resin flow. When defense is successful, beetles are trapped and killed or flushed out. Photo: Gernot Hoch, BFW.

toxischer oder abschreckender Verbindungen verantwortlich sind, während Salicylsäure und Ethylen systemische Signalwege steuern und strukturelle Abwehrmechanismen verstärken (Vlot et al. 2009, Martin et al. 2002, Zeneli et al. 2006).

Diese hormonellen Signale wirken zusammen, um eine breit angelegte Reaktion zu koordinieren, indem sie Gene des sekundären Stoffwechsels regulieren. Dies führt zur Bildung spezialisierter chemischer Verbindungen (Fossdal et al. 2007, Keeling et al. 2008, Zulak und Bohlmann 2010). Zu den wichtigsten zählen Terpenoide und phenolische Verbindungen, die in der Überlebensstrategie der Fichte eine komplementäre Rolle spielen (Franceschi et al. 2005, Keeling und Bohlmann 2006). Terpenoide werden als Reaktion auf einen Angriff synthetisiert und sind ein Hauptbestandteil des Harzes. Unter ihnen wirken Monoterpene, wie α -Pinen und β -Pinen, als flüchtige chemische Abwehrstoffe. Sie schrecken Käfer ab, hemmen deren Entwicklung und können sogar das Pilzwachstum beeinflussen (Martin et al. 2002, Zhao et al. 2011). Nicht-flüchtige Diterpene und Sesquiterpene hingegen tragen zur klebrigen Textur des Harzes und zu seiner antimikrobiellen Wirkung bei, indem sie das Eindringen der Käfer physisch blockieren und deren symbiotische Mikroorganismen stören (Hammerbacher et al. 2013, Trapp und Croteau 2001). Die Bildung von Terpenoiden wird stark durch Jasmonsäure-Signalwege kontrolliert, welche die Expression von Terpensynthase-Genen (TPS) an der Befallsstelle aktivieren. Bäume mit stärkerer Jasmonsäure-Antwort zeigen in der Regel höhere Terpenoid-Konzentrationen und eine verbesserte Resistenz (Erbilgin et al. 2006, Zulak und Bohlmann 2010).

Phenolische Verbindungen bieten eine weitere Verteidigungslinie. Bei Käferbefall erhöht der Baum die Synthese von Lignin, Stilbenen, Flavonoiden und Tanninen – jeweils mit spezifischer Funktion zur Eindämmung des Schadens. Lignin verstärkt die Zellwände und verhindert das weitere Eindringen, während Stilbene und Lignane die Zellmembranen von Pilzen destabilisieren und enzymatische Prozesse stören (Danielsson et al. 2011, Ma 2024). Flavonoide und Tannine hingegen wirken als Fraßhemmstoffe, indem sie die Verdauung und Nährstoffaufnahme der Insekten beeinträchtigen (Barbehenn und Constabel 2011, Simmonds 2003). Diese Verbindungen reichern sich häufig lokal an Befallsstellen an, können aber auch systemische Signalfunktionen übernehmen und so zu einem baumweiten Alarmzustand beitragen (Heil und Karban 2010, Mumm und Hilker 2006).

Lokale und systemische Reaktionen

Bei einem Borkenkäferbefall reagiert die Fichte nicht nur an der Wundstelle, sie aktiviert eine baumweite Abwehrstrategie. Diese Reaktionen verlaufen in zwei Hauptphasen: lokal und systemisch, wobei beide eine unterschiedliche, aber komplementäre Rolle beim Schutz des Baumes spielen (Fossdal et al. 2007, Franceschi et al. 2005).

Die lokale Reaktion erfolgt unmittelbar. Während die Käfer in die Rinde eindringen (Abbildung 2), erkennt der Baum sowohl die mechanischen Schäden als auch chemische Signale

der Eindringlinge. Dies führt zur Anreicherung von Phytohormonen im betroffenen Gewebe (Erbilgin et al. 2006). Diese Signalmoleküle initiieren die Produktion toxischer Terpenoide, die Verstärkung der Zellwände und die Expression pathogenese-assoziiierter Proteine (PR-Proteine), welche dabei helfen, Käfer und Krankheitserreger an der Eintrittsstelle einzudämmen (Martin et al. 2002).

Gleichzeitig mit der lokalen Abwehr beginnt der Baum mit der Vorbereitung auf weitere Angriffe durch die Einleitung einer systemischen Reaktion. Hormonelle Signale werden über das Gefäßsystem des Baumes weitergeleitet und lösen in bislang unbefallenen Geweben die Aktivierung von Abwehrgenen aus: Ein Prozess, der als systemisch erworbene Resistenz (SAR, systemic acquired resistance) bekannt ist (Durrant und Dong 2004, Hammerschmidt 2009). Dies schützt andere Teile des Baumes und erhöht die Überlebenschancen bei Massenbefall.

Beide Abwehrformen haben ihre Stärken: Lokale Abwehrreaktionen sind schnell und ressourcenschonend, können jedoch bei massiven Angriffen überfordert sein. Systemische Reaktionen bieten einen umfassenderen Schutz, sind jedoch mit höheren metabolischen Kosten verbunden und können



ABBILDUNG 2: Ein Buchdrucker-Paar hat sich erfolgreich eingebohrert und beginnt mit der Anlage des Brutsystems.

FIGURE 2: An *Ips typographus* couple has successfully entered the bark and initiates the breeding gallery. Photo: Gernot Hoch, BFW.

Ressourcen von Wachstum und Fortpflanzung abziehen (Heil und Baldwin 2002). Umweltfaktoren wie Trockenheit können dieses Gleichgewicht zusätzlich beeinflussen, indem sie die Fähigkeit des Baumes zur Energiebereitstellung für Abwehrmechanismen verringern und seine Anfälligkeit erhöhen (Netherer et al. 2015). Dadurch wird die Effizienz dieser Reaktionen nicht nur vom genetischen Hintergrund des Baumes bestimmt, sondern auch maßgeblich durch aktuelle klimatische Veränderungen geprägt.

Energiekompromisse und ökologische Implikationen

Eine starke Abwehr kostet Energie. Für die Fichte bedeutet der Schutz vor Borkenkäferbefall eine erhebliche Umverteilung von Energie und Nährstoffen – Ressourcen, die ansonsten für Wachstum, Fortpflanzung und allgemeine Lebensfunktionen des Baumes zur Verfügung stünden (Herms und Mattson 1992, Howe et al. 2020). Bei einem Angriff verlagert die Fichte ihre Ressourcen von wachstumsbezogenen Prozessen hin zum sekundären Stoffwechsel (Hoch et al. 2003, Rivas-Ubach et al. 2012). Diese „Umprogrammierung“ schränkt Zellteilung, Wurzelstreckung und die Akkumulation von Biomasse ein – ein Umstand, der insbesondere bei Trockenheit oder Nährstoffmangel besonders kostspielig sein kann (McDowell et al. 2008, Netherer et al. 2015).

Die Fähigkeit eines Baumes, mit diesen konkurrierenden Anforderungen umzugehen, hängt in hohem Maße von seinem Alter, vom genetischen Hintergrund und von den jeweiligen Umweltbedingungen ab. Jüngere Bäume, die sich noch im Wettbewerb um Licht und Raum befinden, priorisieren häufig das Längenwachstum gegenüber der Abwehr und verfügen oft nicht über ausreichende Reserven, um eine langanhaltende Abwehrreaktion aufrechtzuerhalten. Ältere oder besser etablierte Bäume hingegen sind in der Regel eher in der Lage, Ressourcen zugunsten von Schutzmaßnahmen umzuschichten (Glynn et al. 2007, Huang et al. 2019).

Selbst Bäume mit gut ausgeprägten Abwehrmechanismen können jedoch bei Massenbefall durch Borkenkäfer überwältigt werden. Wenn eine große Anzahl an Käfern gleichzeitig einen Baum besiedelt, kann die Belastung des Abwehrsystems die verfügbaren Kapazitäten übersteigen, insbesondere dann, wenn der Baum bereits durch Stress geschwächt ist oder seine Ressourcen erschöpft sind. Solche Situationen enden häufig mit dem Absterben des Baumes. Einige Bäume, insbesondere jene mit von Natur aus hoher Resistenz gegen Käferbefall, überleben jedoch (Erbilgin et al. 2006, Netherer und Hammerbacher 2021). Diese letzten Überlebenden (last standing survival trees) (Abbildung 3) sind besonders wertvoll für das Verständnis natürlicher Resistenzmechanismen und bieten wichtige Ansatzpunkte für die Auswahl widerstandsfähiger Genotypen in der forstlichen Praxis und im Naturschutz (Lindner et al. 2010, Rosner und Hannrup 2004).

Züchtung hin zu widerstandsfähigeren Wäldern

Nicht alle Fichten sind gleichermaßen anfällig für Borkenkäferbefall. Einige Individuen zeigen aufgrund ihrer genetischen

Ausstattung eine höhere Resistenz, insbesondere bei Merkmalen, die mit der Harzproduktion, der Zusammensetzung von Terpenen und der Stärke induzierbarer Abwehrreaktionen zusammenhängen (Franceschi et al. 2005, Mageroy et al. 2020). In natürlichen Populationen führt die Variabilität in Merkmalen, wie Rindendicke, Dichte der Harzkanäle und Profile der Abwehrmetaboliten, dazu, dass manche Bäume besser auf Käferattacken vorbereitet sind. Diese Merkmale können zudem über längere Zeiträume hinweg durch lokale Umweltbedingungen, wie Klima, Bodenverhältnisse und Schädlingsdruck, beeinflusst werden (Lindner et al. 2010).

Moderne genetische Werkzeuge unterstützen die Forschung dabei, Resistenzmerkmale zu identifizieren und zu verfolgen. Genomweite Assoziationsstudien (GWAS) und transkriptomische Analysen haben Gene identifiziert, die an der Jasmonsäure-Signalgebung und der Terpenbiosynthese beteiligt sind und eine zentrale Rolle in der Baumabwehr spielen (Chen et al. 2021, Nystedt et al. 2013). Aktuelle Arbeiten von Korecký et al. (2023) konnten sogar spezifische SNPs (genetische Marker) mit der Resistenz von Fichten in Verbindung bringen, die großflächige Käferausbrüche überlebt haben. Solche Erkenntnisse eröffnen neue Wege für die markerunterstützte Selektion, bei der widerstandsfähige Individuen gezielt vermehrt werden, ohne die genetische Vielfalt der Gesamtpopulation zu gefährden.

Eine große Herausforderung in der Resistenzforschung besteht darin, echte genetische Resistenz von zufälligem Überleben zu unterscheiden. Manche Bäume überdauern einen Ausbruch möglicherweise lediglich aufgrund günstiger kleinstandörtlicher Bedingungen oder geringerer Käferdichte und nicht wegen vererbter Abwehrmerkmale (Six et al. 2018). Daher sind kontrollierte phänotypische Tests und integrative Multiomics-Ansätze unerlässlich, um jene Bäume zuverlässig zu identifizieren, die adaptive Eigenschaften an die nächste Generation weitergeben können (Espinass et al. 2016, Mukrimin et al. 2018).

Zukünftige Perspektiven

Die wachsende Bedrohung durch *Ips typographus* führt uns eindrücklich vor Augen, dass die Gesundheit unserer Wälder keine Selbstverständlichkeit mehr ist. Mit dem Klimawandel nehmen Umweltstressfaktoren wie Trockenheit zu, und die Fichte steht unter wachsendem Druck, sowohl durch abiotische Belastungen als auch durch massive Insektenkalamitäten. Doch die Art ist keineswegs schutzlos. Im Laufe von Millionen Jahren hat die Fichte ein komplexes und dynamisches Abwehrsystem entwickelt, das strukturelle Merkmale, molekulare Reaktionen und biochemische Abwehrmechanismen miteinander verknüpft. Diese Mechanismen wirken sowohl lokal als auch systemisch und ermöglichen dem Baum, akute Angriffe einzudämmen und gleichzeitig langfristig unter Stressbedingungen zu überleben. Dennoch ist die Wirksamkeit dieser Abwehrstrategien von Baum zu Baum unterschiedlich. Ein vertieftes Verständnis der molekularen und physiologischen Grundlagen der Resistenz kann dazu beitragen, Züchtungs- und Bewirtschaftungs-



ABBILDUNG 3: Eine überlebende Fichte inmitten von Fichten, die nach erfolgreichem Buchdrucker-Befall abgestorben sind.

FIGURE 3: A surviving Norway spruce amongst spruce trees that died after successful attack by bark beetles.

Photo: Gernot Hoch, BFW.

tungsstrategien gezielter auf die Förderung der Anpassungsfähigkeit unserer Wälder auszurichten. Angesichts der globalen Erwärmung könnte die Stärkung der natürlichen Resistenz der Fichte eine der wirkungsvollsten und nachhaltigsten Maßnahmen sein, um europäische Wälder auch für zukünftige Generationen zu schützen.

Danksagung

Diese Literaturstudie erfolgte im Rahmen der Arbeiten zum Forschungsprojekt Nr. 101687 „IpsEMAN“. Dieses wurde im Auftrag und mit finanzieller Unterstützung des Bundesministeriums für Land- und Forstwirtschaft, Regionen und Wasserwirtschaft (Waldfonds, Maßnahme 8: Forschungsmaßnahmen zum Thema „Klimafitte Wälder“) durchgeführt.

Literaturverzeichnis

- Barbehenn, R. V., Peter Constabel, C., 2011: Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13), 1551-1565). doi: 10.1016/j.phytochem.2011.01.040
- Chen, Z. Q., Zan, Y., Milesi, P., Zhou, L., Chen, J., Li, L., Cui, B., Bin, Niu, S., Westin, J., Karlsson, B., García-Gil, M. R., Lascoux, M., Wu, H. X., 2021: Leveraging breeding programs and genomic data in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) for GWAS analysis. *Genome Biology*, 22(1). doi: 10.1186/s13059-021-02392-1
- Danielsson, M., Lundén, K., Elfstrand, M., Hu, J., Zhao, T., Arnerup, J., Ihrmark, K., Swedjemark, G., Borg-Karlson, A. K., Stenlid, J., 2011: Chemical and transcriptional responses of Norway spruce genotypes with different susceptibility to *Heterobasidion* spp. infection. *BMC Plant Biology*, 11. doi: 10.1186/1471-2229-11-154
- Durrant, W. E., Dong, X., 2004: Systemic acquired resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 42, 185-209. doi: 10.1146/annurev.phyto.42.040803.140421
- 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. doi: 10.1007/s00442-006-0394-3
- Espinás, N. A., Saze, H., Saijo, Y., 2016: Epigenetic control of defense signaling and priming in plants. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1201. doi: 10.3389/fpls.2016.01201
- Fossdal, C. G., Nagy, N. E., Johnsen, Ø., Dalen, L. S., 2007: Local and systemic stress responses in Norway spruce: Similarities in gene expression between a compatible pathogen interaction and drought stress. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 70(4-6), 161-173. doi: 10.1016/j.pmp.2007.09.002
- 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. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x
- Glynn, C., Herms, D. A., Orians, C. M., Hansen, R. C., Larsson, S., 2007: Testing the growth-differentiation balance hypothesis: Dynamic responses of willows to nutrient availability. *New Phytologist*, 176(3), 623-634. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02203.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. doi: 10.1104/pp.113.218610
- Hammerschmidt, R., 2009: Systemic Acquired Resistance. *Advances in Botanical Research*, 51(C), 173-222. doi: 10.1016/S0065-2296(09)51005-1
- Heil, M., Baldwin, I. T., 2002: Fitness costs of induced resistance: emerging experimental support for a slippery concept. *Trends in Plant Science*, 7 (2), 61-67. doi: 10.1016/S1360-1385(01)02186-0
- Heil, M., Bostock, R. M., 2002: Induced systemic resistance (ISR) against pathogens in the context of induced plant defences. *Annals of Botany*, 89 (5), 503-512. doi: 10.1093/aob/mcf076
- Heil, M., Karban, R., 2010: Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(3), 137-144. doi: 10.1016/j.tree.2009.09.010
- Herms, D. A., Mattson, W. J., 1992: The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67 (3), 283-335. doi: 10.1086/417659
- Hoch, G., Richter, A., Körner, C., 2003: Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 26(7), 1067-1081. doi: 10.1046/j.0016-8025.2003.01032.x
- Howe, M., Mason, C. J., Gratton, C., Keefover-Ring, K., Wallin, K., Yanchuk, A., Zhu, J., Raffa, K. F., 2020: Relationships between conifer constitutive and inducible defenses against bark beetles change across levels of biological and ecological scale. *Oikos*, 129(7), 1093-1107. doi: 10.1111/oik.07242
- Huang, J., Hammerbacher, A., Weinhold, A., Reichelt, M., Gleixner, G., Behrendt, T., van Dam, N. M., Sala, A., Gershenzon, J., Trumbore, S., Hartmann, H., 2019: Eyes on the future – evidence for trade-offs between growth, storage and defense in Norway spruce. *New Phytologist*, 222(1), 144-158. doi: 10.1111/nph.15522
- Hudgins, J. W., Franceschi, V. R., 2004: Methyl jasmonate-induced ethylene production is responsible for conifer phloem defense responses and reprogramming of stem cambial zone for traumatic resin duct formation. *Plant Physiology*, 135(4), 2134-2149. doi: 10.1104/pp.103.037929
- Keeling, C. I., Bohlmann, J., 2006: Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. *New Phytologist*, 170(4), 657-675. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01716.x

- Keeling, C. I., Weisshaar, S., Lin, R. P. C., Bohlmann, J., 2008: Functional plasticity of paralogous diterpene synthases involved in conifer defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 105(3), 1085-1090. doi: 10.1073/pnas.0709466105
- Korecký, J., Čepl, J., Korolyova, N., Stejskal, J., Turčáni, M., Jakuš, R., 2023: Resistance to Bark Beetle Outbreak in Norway spruce: Population Structure Analysis and Comparative Genomic Assessment of Surviving (LTS) and Randomly Selected Reference Trees. *Forests*, 14(10). doi: 10.3390/f14102074
- Krokene, P., 2015: Conifer Defense and Resistance to Bark Beetles. In: *Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species*, Elsevier Inc., 177-207. doi: 10.1016/B978-0-12-417156-5.00005-8
- Krokene, P., Solheim, H., Krekling, T., Christiansen, E., 2003: Inducible anatomical defense responses in Norway spruce stems and their possible role in induced resistance. *Tree Physiology*, 23(3), 191-197. doi: 10.1093/treephys/23.3.191
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., Marchetti, M., 2010: Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698-709. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.023
- Ma, Q. H., 2024: Lignin Biosynthesis and Its Diversified Roles in Disease Resistance. *Genes*, 15(3), 295. doi: 10.3390/genes15030295
- Mageroy, M. H., Wilkinson, S. W., Tengs, T., Cross, H., Almvik, M., Pétriacq, P., Vivian-Smith, A., Zhao, T., Fossdal, C. G., Krokene, P., 2020: Molecular underpinnings of methyl jasmonate-induced resistance in Norway spruce. *Plant Cell and Environment*, 43(8), 1827-1843. doi: 10.1111/pce.13774
- Martin, D., Tholl, D., Gershenzon, J., Bohlmann, J., 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. doi: 10.1104/pp.011001
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G., Yepez, E. A., 2008: Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4), 719-739. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x
- Mukrimin, M., Kovalchuk, A., Neves, L. G., Jaber, E. H. A., Haapanen, M., Kirst, M., Asiegbu, F. O., 2018: Genome-wide exon-capture approach identifies genetic variants of Norway spruce genes associated with susceptibility to *Heterobasidion parviporum* infection. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi: 10.3389/fpls.2018.00793
- Mumm, R., Hilker, M., 2006: Direct and indirect chemical defence of pine against folivorous insects. *Trends in Plant Science*, 11(7), 351-358. doi: 10.1016/j.tplants.2006.05.007
- Netherer, S., Hammerbacher, A., 2021: The Eurasian spruce bark beetle in a warming climate: Phenology, behavior, and biotic interactions. In: *Bark Beetle Management, Ecology, and Climate Change*, Elsevier, 89-131. doi: 10.1016/B978-0-12-822145-7.00011-8
- Netherer, S., Lehmski, L., Bachlehner, A., Rosner, S., Savi, T., Schmidt, A., Huang, J., Paiva, M. R., Mateus, E., Hartmann, H., Gershenzon, J., 2024: Drought increases Norway spruce susceptibility to the Eurasian spruce bark beetle and its associated fungi. *New Phytologist*, 242(3), 1000-1017. doi: 10.1111/nph.19635
- 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. doi: 10.1111/nph.13166
- Niinemets, Ü., 2010: Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1623-1639. doi: 10.1016/j.foreco.2010.07.054
- Novaković, L., Guo, T., Bacic, A., Sampathkumar, A., Johnson, K. L., 2018: Hitting the wall—sensing and signaling pathways involved in plant cell wall remodeling in response to abiotic stress. *Plants*, 7(4). doi: 10.3390/plants7040089
- Nystedt, B., Street, N. R., Wetterbom, A., Zuccolo, A., Lin, Y. C., Scofield, D. G., Vezzi, F., Delhomme, N., Giacomello, S., Alexeyenko, A., Vicedomini, R., Sahlin, K., Sherwood, E., Elfstrand, M., Gramzow, L., Holmberg, K., Hällman, J., Keech, O., Klasson, L., ... Jansson, S., 2013: The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. *Nature*, 497, 579-584. doi: 10.1038/nature12211
- Rivas-Ubach, A., Sardans, J., Pérez-Trujillo, M., Estiarte, M., & Penüelas, J., 2012: Strong relationship between elemental stoichiometry and metabolome in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 109(11), 4181-4186. doi: 10.1073/pnas.1116092109

- Rosner, S., Hannrup, B., 2004: Resin canal traits relevant for constitutive resistance of Norway spruce against bark beetles: Environmental and genetic variability. *Forest Ecology and Management*, 200(1-3), 77-87. doi: 10.1016/j.foreco.2004.06.025
- Rosner, S., Kartusch, B., 2003: Structural changes in primary lenticels of Norway spruce over the seasons. *IAWA Journal*, 24(2), 105-116. doi: 10.1163/22941932-90000324
- Rosner, S., Morris, H., 2022: Breathing life into trees: the physiological and biomechanical functions of lenticels. *IAWA Journal*, 34(4), 234-262. doi: 10.1163/22941932-bja10090
- Simmonds, M. S. J., 2003: Flavonoid-insect interactions: Recent advances in our knowledge. *Phytochemistry*, 64(1), 21-30. doi: 10.1016/S0031-9422(03)00293-0
- Six, D. L., Vergobbi, C., Cutter, M., 2018: Are survivors different? Genetic-based selection of trees by mountain pine beetle during a climate change-driven outbreak in a high-elevation pine forest. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi: 10.3389/fpls.2018.00993
- Sultana, R., Imam, Z., Ranjan, R., Banu, V. S., Nahakpam, S., Bharti, R., Bharadwaj, C., Singh, A., Pasala, R., Singh, D., Siddiqui, M., 2024. Signaling and Defence Mechanism of Jasmonic and Salicylic Acid Response in Pulse Crops: Role of WRKY Transcription Factors in Stress Response. *Journal of Plant Growth Regulation*, 44(1), 5-21. doi: 10.1007/s00344-023-11203-9
- Trapp, S., Croteau, R., 2001: Defensive resin biosynthesis in conifers. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52, 689-724. doi: 10.1146/annurev.arplant.52.1.689
- Vlot, A. C., Dempsey, D. A., Klessig, D. F., 2009: Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*, 47, 177-206. doi: 10.1146/annurev.phyto.050908.135202
- 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. doi: 10.1093/treephys/26.8.977
- Zhao, T., Krokene, P., Hu, J., Christiansen, E., Björklund, N., Långström, B., Solheim, H., Borg-Karlson, A. K., 2011: Induced terpene accumulation in Norway spruce inhibits bark beetle colonization in a dose-dependent manner. *PLoS One*, 6(10). doi: 10.1371/journal.pone.0026649
- Zulak, K. G., Bohlmann, J., 2010: Terpenoid biosynthesis and specialized vascular cells of conifer defense. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52(1), 86-97. doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.00910.x