Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie

Plodnost lýkožrouta smrkového (*Coleoptera*: *Curculionidae*)

Diplomová práce

Autor: Pavlína Daňhelková

Vedoucí práce: prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.

2017

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Pavlína Daňhelková

Lesní inženýrství

Název práce

Plodnost lýkožrouta smrkového (Coleoptera: Curculionidae)

Název anglicky

The fertility of spruce bark beetle (Coleoptera: Curculionidae)

Cíle práce

Srovnat plodnost zdravých samic Ips typographus se samicemi s nákazami patogeny

Metodika

- v terénu odebrat samice Ips typographus z matečných chodeb po vykladení nejméně ze tří lokalit
- spočítat nakladená vajíčka a změřit délku matečné chodby
- odebrané brouky zmrazit při -4°C
- vyjmout tělní obsah a prohlédnout pod mikroskopem
- stanovit infekční nákazy
- srovnat plodnost u samic s nákazami s plodností zdravých samic
- provést regresní analýzy průměrného počtu vykladených vajíček s množstvím kůrovcového dříví v oblasti

---

Klíčová slova

lýkožrout smrkový, plodnost, patogeny

Doporučené zdroje informací

Anderbrant O., 1988: Survival of parent and brood adult bark beetles, Ips typographus, in relation to size, lipid content and re-emergence or emergence day. Physiological Entomology, 13 (2): 121 129.

Faccoli M. & Bernardinelli I., 2011: Breeding performance of the second generation in some bivoltine populations of Ips typographus (Coleoptera Curculionidae) in the south-eastern Alps. Journal of Pest Science, 84:15 23.

Lukašova K., Holuša J., 2012: Patogeny lýkožroutů rodu Ips (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): Review. Zprávy lesnického výzkumu, 57: 160-164.

Skuhravý V., 2002: Lýkožrout smrkový Ips typographus (L.) a jeho kalamity (Der Buchdrucker Ips typographus L. und seine Kalamitäten. Spruce bark beetle Ips typographus and its outbreaks). 1.vyd. Praha, Agrospoj, 196 pp.

Wegensteiner R. 2004. Pathogens in bark beetles. In: Lieutier F. et al., Day K. R., Battisti A., Grégoire J.-C., Evans H. F. (eds.): Bark and wood boring insects in living trees in Europe: , a Asynthesis. Dordrecht, Kluwer: 291-313.

Wermelinger B., 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle Ips typographus a review of recent research. Forest Ecology and Management, 202: 67-82.

Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FLD

Vedoucí práce

prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ochrany lesa a entomologie

Elektronicky schváleno dne 5. 2. 2016

prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 29. 1. 2017

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Děkan

V Praze dne 20. 04. 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Plodnost lýkožrouta smrkového (*Coleoptera: Curculionidae*)“ vypracovala samostatně pod vedením prof. Jaroslava Holuši a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, že zveřejněním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne 19. 4. 2017

Podpis autora

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu diplomové práce prof. Ing. Jaroslavu Holušovi. Ph.D., za cenné rady a pomoc při zpracování mé práce a Filipovi Kasalovi, Davidu Pánkovi, Ing. Veronice Otavové a Ing. Martinu Resnerovi za pomoc při sběru dat v terénu. Petře Petráňové, Janě Dudkové, Lence Tacejové a Lence Stříbrské za velkou podporu a pomoc.

Abstrakt

Diplomová práce je zaměřená na plodnost lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), konkrétně na porovnání plodnosti zdravých a napadených samic patogeny.
Veškerá data byla posbírána při terénních pracích - odběrech samic (*Ips typographus*). Sběr samic proběhl na ležících lapácích na osmi územích v České republice. První lokalita v roce 2014 byla Pec pod Sněžkou nacházející se v NP KRNAP (50.6974342N, 15.7505886E, 769 m. n. m.), sběr brouků byl proveden 20. 6. 2014. Další lokalita byla blízko Prášil (49.0918444N, 13.3707764E, 883 m n. m.), sběr brouků byl proveden 15. 8. 2014. a třetí lokalitou v roce 2014 byly Boletice (48.8300097N, 14.2046961E, 798 m n. m.), sběr brouků byl proveden 16. 8. V roce 2015 byly provedeny odběry na Šumavě u Horní Plané 8. 7. 2015 (48.8331244N, 14.1458639E, 790 m n. m.), V Krkonoších v Krkonošském národním parku 16. 8. 2015 (50.7277281N, 15.7561822E, 920 m. n m.) a poblíž Chvalšin opět na Šumavě 23. 8. 2015 (48.8343975N, 14.2104661E, 789 m n m). V roce 2016 proběhly odběry na Šumavě poblíž vesnice Zálesí 27. 8. 2016 (49.1650947N, 13.6921814E, 739 m. n. m.) a v Peci pod Sněžkou 24. 7. 2016 (50.7138239N, 15.7215711E, 796 m n. m.).

Během výzkumu jsme shromáždili data z 1339 *I. typographus*, s nálezy různých patogenů. Mezi nejčastější patogeny můžeme řadit augregarinu *Gregarina typographi*, hlístovky tělní i hlístovky vyskytující se ve střevech, *Entomopoxvirus* a v neposlední řadě *Mattesia schwenkei*.

Práce studuje vliv těchto zmíněných patogenů a parazitů na plodnost *I. typographus*. Nebylo potvrzeno, že samice napadené patogeny či parazity kladly méně vajíček, s výjimkou *Tomicobia seitneri.*

Klíčová slova: *Ips typographus*, vajíčka, patogeny

Abstract

The diploma thesis is focused on the fertility of spruce bark beetle (*Ips typographus*), namely to compare the fertility of healthy and naked female pathogens. All data was collected during *Ips typographus* fieldwork. Sampling took place on lying traps in eight territories in the Czech Republic. The first locality in 2014 was Pec pod Sněžkou located in NP KRNAP (50.6974342N, 15.7505886E, 769 meters above sea level), the beet collection was carried out on 20th June 2014. Another locality was near Prášily (49.0918444N, 13.3707764E, 883 meters above sea level). The collection of beetles was carried out on 15th August 2014. And the third site in 2014 was Boletice (48.8300097N, 14.2046961E, 798 meters above sea level), beet collection was carried out on 16th August. In 2015 sampling was carried out in Šumava near Horní Planá 8. 7. 2015 (48.8331244N, 14.1458639E, 790 meters above sea level), Krkonoše National Park in Krkonoše 16. 8. 2015 (50.7277281N, 15.7561822E, 920 meters above sea level.) And near Chvalšin again in Šumava 23 8. 2015 (48.8343975N, 14.2104661E, 789 meters above sea level). In 2016 the sampling took place in Šumava near the village Zálesí on August 27th, 2016 (49.1650947N, 13.6921814E, 739 meters above seal level) and in Pec pod Sněžkou on 24. 7. 2016 (50.7138239N, 15.7215711E, 796 meters above sea level).

During the research we collected data from 1339 *I. typographus*, with the findings of various pathogens. The most common types are *Gregarina typographi, Entomopoxvirus* and, last but not least, *Mattesia schwenkei*.

The thesis studies the effect of these pathogens and parasites on the fertility of *Ips typographus*. It was not confirmed that females infected with pathogens or parasites placed less eggs, except *Tomicobia seitneri*.

Key words*: Ips typographus*, eggs, pathogens

Obsah

1. Úvod 9

2. Cíle 11

3. Literární přehled 12

3. 1. Charakteristika *Ips typographus* 12

3. 2. Vývojové fáze *Ips typographus* 12

3. 3. Kontrola a ochranná opatření 14

3. 4. Použití lapáků 15

3. 5. Dynamika populace 16

3. 5. 1. Populační hustota 16

3. 5. 2. Populační dynamika *Ips typographus*- faktory ovlivnění 17

3. 6. Plodnost *Ips typographus* 19

3. 7. Vnitrodruhová konkurence 21

3. 8. Mortalita při vývojových stadiích 21

4. Metodika 22

5. Výsledky 27

6. Diskuze 47

7. Závěr 50

8. Seznam obrázků a grafů 51

9. Literatura 54

1. Úvod

Ips typographus (Linnaeus, 1758) patří mezi nejzávažnější škůdce ve smrkových monokulturách. Spolu s *Lymantria monacha* (Linnaeus, 1758), *Zeiraphera diniana* (Guenée, 1845), *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761), *Hylobius abietis* (Linnaeus, 1758) a ploskohřbetkami rodu *Cephalcia* se řadí mezi naše kalamitní škůdce.

Napadá především starší a odumírající stromy, čímž způsobuje úplný rozpad dřevní hmoty (Wermenlinger, 2004). Kalamitní stavy lýkožrouta smrkového jsou zapříčiněny několika faktory. Mezi nejdůležitější patří klimatické podmínky - zejména období sucha, extrémně vysoké teploty (Skuhravý, 2002) a silný vítr způsobující četné polomy v porostu (Wermenlinger, 2004). Následkem větrných kalamit a poškozením stromů vznikne pro lýkožrouty vhodné prostředí. Slabé, málo smolící a poškozené porosty jsou ideálním základem pro začátek kůrovcové kalamity. Extrémně suché a teplotně příznivé období, spolu s absencí přirozených predátorů, vytváří vhodné podmínky pro možné druhé generace rojení, takzvané sesterské rojení. Toto přemnožení způsobuje alarmující počet *I. typographus,* čímž dochází k napadení a následnému úhynu i zdravých smrků (Zahradník, Knížek, 2000).

První záznamy o *I. typographus* jsou známé již od 15. století z Německa. V následujících dvou stoletích jsou již zmínky o kůrovcových kalamitách v celé střední Evropě. Nejzávažnější příčinou kůrovcové problematiky jsou vznikající smrkové monokultury, a to již od přelomu 20. století. S postupnou přeměnou smíšených lesů na jehličnaté vznikají ideální podmínky pro přemnožení (Skuhravý 2002). V padesátých letech minulého století došlo k jedné z největších kalamit vůbec, zapříčiněnou především válečným obdobím a vysokými teplotami. V dalších letech postihla Německo a postupně celou střední (Kudela 1946, 1980) i severní (Annila, 1969) Evropu.

I když je bionomie *I. typographus* stále důkladně studována (Grégoire, Evans 2004, Wermelinger 2004), důsledky vlivů patogenů na lýkožrouty jsou stále nekompletní. Proto přibývá mnoho studií na toto téma (Wegensteiner 2004, Takov et al. 2010, Lukášová a Holuša 2011).

Aktivněji se patogeny začali vědci zabývat v devadesátých letech (Wegensteiner 2004). Pojmenováno bylo několik desítek druhů (Weiser et al. 2006). Převažují případy nemocí, kde známe jen ultrastrukturu a výši nákazy, bohužel bez návaznosti na početnost hostitele.

2. Cíle

Cílem práce je objasnit vliv patogenů na počet nakladených vajíček samicemi lýkožrouta smrkového *Ips typographus.*

3. Literární přehled

3.1 Charakteristika *Ips typographus*

Lýkožrouta smrkového řadíme do řádu brouků (*Coleoptera*) a podčeledi kůrovcovitých (*Scolitidnae*). V České republice se vyskytuje dalších šest zástupců tohoto rodu a to *Ips amitinus* (Eichhoff 1871), *Ips sexdentatus* (Borner, 1767), *Pityogenes chalcographus* (Linneeus, 1761), *Pityophthorus pityographus* (Ratzeburg, 1837) a *Ips acuminatus* (Gyllenhal, 1827). *I. typographus* patří ve střední Evropě mezi nejzávažnější škodlivé činitele ve smrkových porostech starších šedesáti let (Wegensteiner 2004). Nejprve byl jeho výskyt popsán pouze na horských smrčinách, avšak postupně se rozšířil do nižších poloh.

3.2 Vývojové fáze *Ips typographus*

Během vývoje brouka dochází k zajímavému jevu, kdy se v jednom požerku vyskytují najednou jak vajíčka, tak larvy i kukly. Vše je zapříčiněno časově postupným kladením samice. Vědci jako Coeln et al. (1996), Wermenlinger a Seifert (1998, 2004), se domnívají, že značný vliv na vývoj má teplota okolního prostředí. Po nakladení vajíček samicí, kdy za jeden den naklade průměrně dvacet až sto vajíček od sebe vzdálených 1 - 9 mm, probíhá vývoj i 18 dnů. V této fázi nedochází k přezimování.

Dospělá larva může dosahovat délky až 7 milimetrů a z vajíček se líhne po cca 17 dnech. Vývoj probíhá až 50 dní, podle pořadí kladení. Chodby, které vytváří, se nazývají larvální komůrky, kdy se larva projídá k fázi kukly. Chodby jsou kolmé k matečné chodbě a nejdelší jsou u matečné komůrky. Souvisí to s postupným kladením a teplotou ovlivňující vývoj. Prahová hodnota teploty je 11,4 °C (Zumr, 1995).

Navazující stadium kukly trvá 8 dnů. Následuje zralostní žír, který může probíhat při optimálním počasí i 3 týdny (Křístek et al., 2002). Vylíhnutí, zatím žlutí brouci, se prokousávají na povrch. Tento žír se nazývá úživný žír, během kterého dochází k pohlavní zralosti jedince. Po 2 - 3 týdnech vylétne dospělý jedinec, připravený k dalšímu rozmnožování. Výjimka při úživném žíru nastává tehdy, pokud je denzita populace větší a brouci nejsou schopni se nadále uživit. V tomto případě vynechávají úživný žír, rovnou se prokousají z kůry ven a žír provedou na méně obsazeném stromu.

Teplota je u *I. typographus* jedním z nejdůležitějších faktorů určujících vývoj. Autoři se u mezních teplot neshodují na setiny stupně, ale přibližně udávaná teplota je podobná. Například Chararas (1962) udává minimální teplotu, při které se brouk dostává do chladové strnulosti 0 - 7 °C. Teplota vhodná k opuštění hrabanky a prostorů pod kůrou po přezimování je průměrně 19 °C (Skuhravý 2002). Při teplotách vyšších než 40 °C se *I. typographus* dostává zpět do strnulé fáze a nad 50 °C hyne. Rozpětí teplot pro celkový vývoj brouka je vypočítáno mezi 334 až 265 denními stupni (Wermenlinger, Seifert 1998, 2004). Stadium brouka nejvíce uzpůsobené k přezimování je dospělec. Ten nejčastěji přezimuje pod kůrou (90%) a v hrabance (5%). Zahradník (2006) uvádí počet jedinců přezimujících v hrabance nejvýše 10%. Pod kůrou přezimující brouci přezimují nejčastěji v jižním směru (vliv teploty), dále ve směru východním, poté západním a nejméně brouků je indikováno směrem k severu (Klimeczek, 1989).

Vlivem přírodních podmínek, zejména pak opět teploty, může dojít k několika generacím brouků. Nejvýše však třem. První generace se rojí mezi dubnem a květnem v závislosti na nadmořské výšce a počasí. Druhá generace pak v závislosti na vývinu první, od června do konce srpna. Ve výjimečných případech může dojít i ke třetí generaci, ta však zpravidla nedokončí svůj vývin. Brouci přezimují ve stadiu kukly či larvy a jako takoví nemají mnoho šancí přežít do dalšího roku (Zumr, 1985). *I. typographus* využívá při napadení stromů agregační feromon, který přiláká další samce a také samičky. Jeden samec může oplodnit až pět samiček. Počet brouků snažící se zdolat obranná opatření stromů (smolení apod.) musí být dostatečný (Raffa, Berryman, 1983). Nálety probíhají v denních hodinách mezi 9. – 13. hodinou. Poté intenzita klesá (Kuhn, 1949). Na feromonové lapače je zjištěn nálet ještě před 21. hodinou (Funke, Peterhagen, 1991). Nálety závisí nejvíce na teplotě. V Bavorsku bylo zjištěno, že nejoptimálnější pro úspěšné napadení zdravého stromu jsou 4 teplé dny po sobě jdoucí a ty musí být teplotně nad úrovní limitu při rojení (Weissbacher, 1999).

Samec nejprve vyhloubí snubní komůrku a vypouští agregační feromon. Přilétlé samice se se samcem páří, zpravidla bývá v jedné komůrce jeden samec a dvě samice. Ty pak postupně hloubí ze snubní komůrky matečné chodby rovnoběžně s osou kmene stromu. V této chodbě na stěny klade samice svá vajíčka, která upěchovává drtinkami (Zumr, 1995). Následně vylíhlá larva hloubí larvální chodby kolmé na matečnou chodbu. Po dostatečném vykrmení lýkem larva vytvoří kukelnou komůrku a tam se zakuklí. Z kukly se vylíhne žlutý brouk. Při možné konkurenci o lýko mezi larvami dochází ke

kanibalismu. Samice řeší konkurenci tím, že hloubí kratší chodby a tím menší počet vajíček. Dalším řešením bývá přelétnutí na jiný méně obsazený strom (Bakke et al., 1977).

3. 3. Kontrola a ochranná opatření

V první řadě záleží na zastoupení dřevin ve zkoumaném porostu. Jiné metody budeme používat ve smíšeném lese a mnohem intenzivnější v lese smrkové monokultury. Zpravidla ale kombinujeme metody preventivních opatření, kontroly a obranných zásahů. Tento postup vede k udržení hustoty přemnožení na únosné mezi (Göthlin et at., 2000). Nejdůležitější je včasné zachycení začínajících kůrovcových stromů a jejich následná asanace. Pro tato opatření využíváme i insekticidů (Dedek, Pape, 1990; Bombosh a Dedek, 1994). Povoleny jsou pouze přípravky uvedené v „Seznamu povolených přípravků na ochranu rostlin“ (Turčáni et al., 2009), avšak i tak je použití insekticidů na mnoha územích značně omezeno.

Další složkou zahrnující ochranná opatření jsou agregační feromony v lapačích. Návnadou je směs základního komponentu agregačního feromonu lýkožrouta, S-cis-verbenolu, s některou z dalších složek feromonu (2-metyl-3-buten-2-ol nebo ipsdienol). Řada vědeckých studií nám dokazuje, že *I. typographus* je ovlivněn i dalšími látkami a to látkami vylučovanými smrky pro lýkožrouty vábivé a látkami listnatých stromů, které naopak nejsou pro brouky atraktivní. Proto je jedním z dalších opatření vysazování listnatých stromů na kraje smrkových porostů a naopak umístění lapačů a lapáků na kraje a uvnitř jehličnatých porostů (Hulcr, 2004; Reddemann, Schopf, 1996; Zhang et al., 1999).

Faccoli, Stergulc (2004) uvádí prokazatelnou existenci statisticky signifikantní závislosti mezi průměrnými odchyty na jeden lapač a ročními škodami *I. typographus*. Proti tomuto názoru se staví Weslien (1992), Lindelöv a Schroeder (2001). Dle jejich názoru nekoreluje odchyt do lapačů s počtem napadených stromů. Je ovšem prokazatelné, že při menších odchytech do lapačů, jsou daný rok menší škody na smrkových porostech.

Tato fakta jsou do značné míry ovlivněna migračním potenciálem kůrovce. Ten se během gradačního cyklu mění. Vysoká disperze je na začátku a konci latence přemnožení, po vzniku ohnisek přesuny nejsou již tak znatelné (Turčáni et al., 2009).

3. 4. Použití lapáků

Lapák je zdravý, pokácený strom, následně odvětvený, který má výčetní tloušťku alespoň 20 cm. Dříve se stromy určené pro výrobu lapáku po pokácení odvětvenými větvemi přikryly, aby se zamezilo postupnému zasychání kmene. Dnes se již od tohoto způsobu ustupuje. Tato metoda se používá pro zamezení náletu na zdravé stromy. Lapák se umisťuje přímo do porostu (Wermenlinger, 2004).

Lapáky můžeme rozdělit do několika sérií. První sérii pokládáme nejlépe do konce března. Pokud je zaznamenán pouze základní stav *I. typographus,* tedy pokud je napadeného dříví vytěženého na 5 ha smrkových porostů starších 60 let méně než 1m^3, tak se kontrola prování pouze pochůzkami. Lapáky pokládáme teprve, až nastane vyšší stav výskytu brouka. Následně umisťujeme lapáky v počtu 1 kus na 5 ha. Stupeň napadení počítáme ze stupně obsazení stromových lapáků (tab. 1.).

Tab. 1 Určení stupně odchytu na lapácích

Stupeň odchytu	Stupeň obsazení stromových lapáků
Slabý stupeň napadení	do 0,5 závrtu / 1dm^2
Střední stupeň napadení	0,5-1,0 závrt / 1dm^2
Silný stupeň napadení	více než 1,0 závrt / 1 dm^2

Další série řešíme nejpozději týden před asanací předešlé série. Potřebný počet lapáků na první sérii se vypočítává z kalamitního základu. Musí být rovný 1/8 včas zpracovaných stromů napadených *I. typographus,* v zohledněném ohnisku žíru. K tomu se přidá počet lapáků rovnající se jedno až dvojnásobku počtu kůrovcových stromů, lýkožroutem částečně nebo zcela opuštěných. Počet lapáků dalších sérií je ovlivněn mírou napadení první série. Tedy pokud je při první sérii napadení slabé, počet lapáku snížíme u druhé série o polovinu. Naopak pokud je silné, klademe stejný počet jako při první sérii. Lapák se po splnění svého účelu odkorní a vytěží.

Drumont et al. (1992) prokázali, že před komerčně dostupným používáním feromonových pastí byly lapáky 14 krát účinnější než dostupné lapače. Weslien, Lobinger, Skatulla (1996) spekulovali nad otázkou úspěšnosti kontrol pomocí feromonových pastí. Při vysoké hustotě lapačů udávají odchyt maximálně 10% populace.

Duelli et al. (1997) mají názor, že feromonové pasti odchytí až 35% populace. Naopak jako výhodu využívání lapačů můžeme označit menší potřebu zdravých stromů, které kácíme pro přípravu lapáků (Jakuš, Blaženec, 2002).

3. 5. Dynamika populace

Dynamikou populace či populační dynamikou označujeme proces, který zahrnuje změny ve struktuře populace, ať už se jedná o disperzi či poměr pohlaví, mortalitu, natalitu a tak dále. Dynamika nám udává nejen změny v populaci, ale i důvody proč se určité změny dějí. Díky bližšímu prozkoumání důvodů je možné vytvářet určité předpoklady pro příčiny změn v populaci a tím dynamiku ovlivnit a předcházet možným ztrátám na lesních porostech.

Martínek (1961), Pfeffer (1954), Thalenhorst (1958), Zumr (1995) a jiní významní vědci se v minulosti až do současnosti zabývají problematikou rostoucí populační dynamiky, avšak každý má na příčiny vzniku svůj názor, podložený roky vlastních výzkumů. Martínek (1961) se domnívá, že důvodem ovlivňující růst populací je zejména počet sesterských rojení. Ta dle jeho výzkumů nezáleží na denzitě, nýbrž na klimatických podmínkách v danou dobu. Naopak Anderbrant (1990) přikládá denzitě značný důraz.

3. 5. 1. Populační hustota

Při stavu zvýšené populace dochází ke zvýšení populační hustoty i na straně predátorů a přirozených nepřátel. Nejprve nastane numerická reakce okamžitá. Do té řadíme například přelet hmyzožravých ptáků do oblasti, kde se hmyz přemnoží. Dalším stádiem numerické reakce je tzv. reakce opožděná. Tu charakterizujeme zvyšujícím se množením jiných hmyzích druhů parazitující nebo živících se na primárně přemnoženém hmyzu. Pokud je dostatek potravy, paraziti mají vhodné podmínky pro rozšiřování své vlastní populace. Zvrat přichází, když nastane konec přemnožení fytofágů důsledkem infekčních chorob či dokončením holožíru. Následně tedy i konec přemnožení nebo růstu populace oponentů a stavy se oboustranně snižují.

I. typographus nejprve obsazuje oslabené stromy, například následkem polomů či jiného činitele ať už biotického či abiotického. Oslabený strom se nemůže bránit stejnou měrou jako strom zdravý. Tolik nesmolí a obranyschopnost čelit náletu je oslabena. Po

dostatečném namnožení brouci přelétají i na zdravé stromy, které jsou svým kalamitním počtem schopni zdolat (Wermenlinger, 2004). Lýkožrouti v prvních fázích kalamitního namnožení migrují na delší vzdálenosti. Tento jev je zapříčiněn větším množstvím stresovaných stromů (po polomech apod.), které počátečnímu množství brouků stačí (Jakuš et al., 2003). Kůrovcová kola posléze vznikají do 500 m od původních napadených stresovaných stromů a dále se rozšiřují do souvislých ploch (Weichmann, Raven 2001). Po větrných kalamitách je větší riziko přemnožení kůrovců, a proto je velmi důležité včasné odklízení takto poškozených stromů (Peltonen, 1999). Nezanedbatelným faktorem v těchto případech však zůstává populační hustota *I. typographus* v okolních porostech (Eriksson et al., 2008). Avšak i přes větší množství polomových stromů, nemusí nutně dojít ke gradaci lýkožrouta smrkového. Skuhravý (2002) ve své práci uvádí, že pokud se vyskytuje 10 polomových stromů na ha, je riziko přemnožení zanedbatelné.

3. 5. 2. Populační dynamika *Ips typographus* - faktory ovlivnění

Za hlavní faktory ovlivňující populační dynamiku u kůrovců považujeme hlavně teplotu, vítr (větrné kalamity), zastoupení dřevin v porostu (smrkové monokultury), stáří porostu, obranyschopnost smrků, imise, biotické i abiotické činitele.

Díky těmto hlavním faktorům dochází postupně k poškození lesa a vytváření vhodných podmínek pro namnožení a následné přemnožení lýkožrouta smrkového. Postupně přibývá stromů se sníženou nebo zcela chybějící schopností odolávat náletům *I. typographus* (Skuhravý, 2002).

K důležitým faktorům ovlivnění určitě patří i teplota, přirozená obrana stromu, kvalita a dostupnost potravy a srážky.

Teplotu můžeme označit za jednu z těch důležitějších činitelů ovlivňující celý vývojový cyklus lýkožrouta smrkového (Annila, 1969; Zumr, 1982; Anderbrant, 1986). Nejobsáhlejší výzkumy teplotních limitů provedli Wermenlinger a Seifert (1998), v dalších letech navázal Baier et al. (2007). Autory publikovaná fakta se shodují, že pokud se od začátku dubna dá spočítat alespoň 140 stupňodní s teplotou nad 16 ºC, začne aktivita *I. typographus*. Oproti tomu utlumení reprodukční aktivity bylo zaznamenáno, pokud denní světlo dosahuje hodnot trvání kratších jak 14 hodin. 334,1º dd trvá kompletní vývoj od doby nakladení vajíčka až po dospělé imago. K tomuto údaji musíme přičíst ještě 222,7º dd, který nám zahrnuje úživný žír.

Přirozená obrana stromu byla oproti jiným faktorům studována jak v laboratorních podmínkách, tak i v terénu. Samotný vzhled kůry a její přizpůsobení jsou limitujícími faktory pro obranu proti případnému napadení predátorů (Lieutier et al., 1997). Pokud se k lýku přes borku snaží násilně proniknout cizí těleso (predátor, člověk), strom začne okamžitě vypouštět pryskyřici obsahující terpenoidy a další pro kůrovce toxické látky. Vypouštění pryskyřice má dvě fáze, prvotní při snaze proniknout přes borku a druhotný výron, který má zastavit postup lýkožrouta dále. Smolení má účinek jak mechanické obrany, tak i toxické (Hulcr, 2003). Baier et al. (2002) zjistili, že pokud je napadený strom v porostu smíšeném, má první fázi vypouštění pryskyřice mnohem silnější než stromy ve smrkových monokulturách. Další obranná opatření stromu je produkování obranných chemikálií u vstupního otvoru. Ty mají za následek znechucení lýka pro brouka a tím znemožnění založení požerku. Přednostně jsou mimo polomů také napadány stromy orientované k jihu. Z čehož se dá předpokládat velký vliv teploty (Lobinger, Skatulla, 1996). Bylo zjištěno, že vliv na citlivost stromů k případnému napadení ovlivňuje i nadmořská výška, výživa ve formě fosforu, dusíku a hořčíku (Dutilleul et al., 2000). V neposlední řadě i přítomnost dostatečných vodních zdrojů pro porost.

Kvalita potravy patří také k rozhodujícím faktorům určující rychlost vývoje *I. typographus*. Nejideálnějšími podmínkami pro dostačující výživu lýkožroutů jsou polomy, spadlé i pokácené neodkorněné stromy. Tyto zavadající stromy mají vhodné lýko pro lýkožrouty. Pokud se bavíme o množství potravy, její absence má za následek stejně jako u nízké kvality mortalitu hmyzu, anebo zeslabení organismu postupně náchylného k patogenům. V případě, kdy je v porostu polomů či jinak vhodných stromů k obsazení nedostatek, lýkožrouti napadají i zdravé stromy. V tomto případě je podle Zumra (1985) následný vývoj a rozvinutí populace až do kalamitních stavů částečně zpomalená, vlivem větší obranyschopnosti živých a silných stromů, (výron pryskyřice, tvorba toxických látek). V případě přemnožení lýkožrouta a následné absenci dostatku potravy vzniká konkurence o lýko a kanibalismus mezi larvami. Tuto situaci řeší *I. typographus* kladením menšího počtu vajíček (Anderbrant, 1990), či založením sesterské generace na jiném méně obsazeném stromě (Martínek, 1961).

Smrkové porosty jsou v ideálních podmínkách ve vlhkém prostředí, proto suchá období mají negativní vliv na jejich kvalitní růst a schopnost bránit se predátorům. Pokud dojde k absenci vody, stromy začnou vykazovat stresové symptomy (Luštiněc, Žďárský, 2003) a obranyschopnost porostu proti predátorům klesá na minimum. Ideálním stavem pro udržení hospodářsky výnosných stavů lesa jsou chladnější a vlhčí jara. V chodbách

lýkožroutů se vyvíjí plísně a houby, které negativně ovlivňují celkový vývoj *I. typographus* (Turčáni at al., 2009).

3. 6. Plodnost *Ips typographus*

Odlišné názory ve vědeckých kruzích jsou i na počet vajíček kladených jednou samicí. Dle Pfeffra (1954) se pohybuje počet vajíček nakladených jednou samicí mezi 20 – 100 vajíčky, v závislosti zda u samice proběhlo sesterské rojení, či nikoli. Průměrný počet vajíček pak stanovuje na 60. Wermenlinger (2004) zastává názor, že samice naklade 80 vajíček do jedné snůšky. Podle Zumra (1995) počty vajíček klesají s ohledem na nadmořskou výšku. Udává rozmezí mezi 25 (1200 m n. m.) až 83 (500 m n. m.). Závislost na počtu vajíček při prvním kladení, na množství nakladených vajíček při sesterské snůšce, považuje Anderbrant (1990). Martínek (1956) určil počet vajíček při sesterském rojení na maximálně 122 kusů, při prvním rojení je dle jeho výzkumu počet vždy vyšší.

Kompetice o lýko je samicemi řešena vylétáním a zakládáním sesterských generací (Martínek, 1961). Tím však dochází k vytváření kratších matečných chodeb k vykladení méně vajíček (Thalenhorst 1958, Mills 1986, Anderbrant 1990). Souvislostí mezi délkou chodby a počtem nakladených vajíček se zabýval Anderbrant (1990). Vytvořil rovnici $y = 0{,}53x - 1{,}5$

y- je počet vajíček nakladených samicí,

x- délka matečné chodby.

Vědci je řešena i problematika počtu kladených vajíček v závislosti na hustotě náletu kmene. Thalenhorst (1958) sestavil rovnici $Y = b - a * (\sqrt{x})$

Y - produkce potomstva každé samičky,

b - zamýšlená produkce,

a - koeficient rušení (2,7 – 3,1),

x - hustota mateřských chodeb na 1000 cm^2.

Bombosch (1954) ve své práci vyjádřil pro 150 matečných chodeb na m² - 54 vajíček, pro 250 chodeb na m² - 41 vajíček a pro 350 chodeb na m² - 34 vajíček. Výsledky podle vzorce Thalenhorsta (1958) vyjadřují nižší hodnoty než Bomboshe (1954). Švihra (1973) zjistil na stromových lapácích při hustotě závrtů 150 - 200 na m² průměrně 34 vajíček, při 201 – 250 na m² průměrně 36 vajíček, 251 - 300 na m² průměrně 43 vajíček, 301 - 350 na m² průměrně 49 vajíček a při 351 - 500 závrtů na m² průměrně 55 vajíček.

Mills (1986) vyjádřil logaritmickou rovnicí vztahu závislosti množství nakladených vajíček s hustotou napadení $y = a + b*\ln(x + 1)$,

a - počet vajíček (91,6 ks),

b - délka matečných chodeb (21,26 cm),

x - počet matečných chodeb na 1 000 cm² (0,1m²).

Stejné údaje Mills (1986) aproximoval modelem, navrženým Berrymanem (1974) vztažených také ke vztahu obsazenosti kmene v závislosti na počtu vajíček $y = a* eb*x0,5$. Průměrná plodnost vyšla touto rovnicí téměř stejně, vypočtené hodnoty parametrů však měly rozptyl mnohem menší.

Se zvyšující se hustotou nalétnutí kmene se tedy počet vajíček snižuje, v potaz je nutné ale brát nerovnoměrné obsazení kmene. Vlivem slunečního záření a ohřevu kmene dochází v některých částech stromu k větší populační hustotě a konkurenci a v jiných částech je tento jev postupný.

Anderbrant (1990) prováděl pokus s poleny s různým poměrem hustoty nalétnutí. Dospěl k výsledku, že za 4 dny samice vykladou 50% všech vajíček. I Švihra (1973) se zaměřil na vliv obsazení kmene a jeho důsledku na velikost snůšky. Určuje počty průměrně nakladených vajíček dle stupňů jako Martínek (1956). Ten však vliv hustoty zohledňuje, až pokud se dostává obsazení kůry nad 4 požerky na dm², tedy na silné obsazení. Při nižším obsazení kmene už denzitu jako určující faktor Martínek (1956) vylučuje.

Dalším možným faktorem, kterým se zabýval Bombosh (1954), je možná závislost velikosti vaječné snůšky a stáří ohniska. Thalenhorstovi (1958) se tato teorie nepodařila prokazatelně potvrdit. S dalších výzkumů je však parné, že v mladším ohnisku je počet vajíček vyšší než v ohnisku starším.

Důležitým faktem však zůstává, že mnoho z těchto modelů bylo aplikováno pouze v laboratorním prostředí, nebo s napadenými poleny v terénu (Mills 1986, Anderbrant (1990). Proto musíme počítat s určitými odchylkami.

Z údajů nashromážděných v České republice, vznikla rovnice se vtahem mezi počtem požerků, délkou chodby a množstvím nakladených vajíček $y = 15,45 + 0,29* x1 – 0,02* x2$,

x1 - délka chodby

x2 - počet požerků na m²

y - počet nakladených vajíček (Matoušek et al. 2012).

Plodnost *I. typographus* je závislá na absolutním reprodukčním činiteli, tedy na průměrném počtu vajíček nakladených jednou samicí při optimálních podmínkách. Závisí také na klimatických podmínkách, zdravotním stavu samičky, množství, kvalitě a dostupnosti potravy, na kompetici a v neposlední řadě také na výskytu patogenů a přirozených nepřátel jako například *Thanasimus formicarius* (Zumr, 1985). Lýkožrout smrkový může mít až tři generace do roka, ale pouze za předpokladu ideálních podmínek.

3. 7. Vnitrodruhová konkurence

Vnitrodruhová konkurence je stav, kdy jedinci uvnitř populace soupeří o společné zdroje, se kterými určitým způsobem nakládají. U hmyzu nejčastěji hovoříme o konkurenci o prostor a potravu. Abychom mohli soupeření v populaci označit za konkurenci, musí splňovat určité podmínky. Stav populace musí být takový, aby se zdroje staly nedostatkem. Se stoupající denzitou, se však zvyšuje pravděpodobnost ohrožení populace- vlivem nedostatku prostoru a živin. Jedinci v populaci nejsou geneticky totožní. Konkurenční boje jsou příčinou zhoršující se plodnosti a nevyhovujícími podmínkami pro přežití.

I. typographus napadá nejprve stromy po větrných kalamitách, tedy polomy, dále stromy oslabené a zavadající. Až po přemnožení, kdy je atraktivních stromů na množství brouků nedostačující, se uchylují lýkožrouti k nalétnutí na zdravé stromy. Množstvím překonají obranyschopnost stromu a kolonizují ho. Při začínající gradaci jsou požerky lýkožrouta několikaramenné a dlouhé, při začínající konkurenci o lýko jsou požerky jedno až dvou ramenné a kratší. Tím je nakladeno i menší počet vajíček (Zumr, 1985). Schopf (1985) určil limitující počet na m² - 500 požerků. Pokud dojde k přemnožení na určitém stromě, lýkožrouti začnou vypouštět antiagregační feromon, aby upozornili, že strom je plně nalítnut (Zumr, 1985).

3. 8. Mortalita při vývojových stadiích

Mortalita vajíček není závislá na denzitě *I. typographus*. Thalenhorst (1958) je toho názoru, že mortalita vajíček dosahuje 10- 15%. Vědci se v procentech příliš neshodují. Švihra (1973) uvádí dolní hranici úmrtnosti 5%. Martínek (1961) si myslí, že při sesterském rojení jsou vajíčka kladena ve větším množství a na konce mateřských chodem, kde se ale nadále nevyvíjí. Faktem jsou i přirození nepřátelé, které populace také decimují, imága drapčíků, pestrokrovečníci mravenčí a jiní (Fleischner, 1975).

Pro vývoj jedné larvy je potřeba 1cm² (Karpinsky, 1935). Thalenhorst (1958) došel k hodnotě 1,4 cm², na základě poměrné plochy požerků, které vydělil počtem larválních chodeb. Dále uvádí, že pokud mají larvy nadbytek prostoru a nejsou vystaveny konkurenci, jejich prostor se zvětšuje až na 3 cm². Problémem pro určení plochy zůstává nerovnoměrné rozmístění požerků, díky nerovnoměrnému obsazení kmene. Výše mortality je závislá na zvýšeném počtu mateřských chodeb a menší vaječné snůšce- larvální chodby jsou tak blízko u sebe a v průběhu larválního vývinu dochází ke konkurenci o lýko a tedy kanibalismu mezi larvami. Nebo je počet mateřských chodeb menší a tím větší snůšky- larvy mají dostatek prostoru k vývinu i přijatelné množství potravy. Ke kontaktu dochází minimálně a mortalita je značně snížená.

Vývoj larvy v kuklu není závislý na prostorové konkurenci. Během latentní fáze je úmrtnost kukel a žlutých brouků 9%. Při extenzivní fázi dosahuje úmrtnost 17% (Thalenhorst, 1958). Pokud jsou během zimy extrémně nízké teploty, dochází k vysoké mortalitě kukel. Zumr (1985) použil 35 kmenů a zjistil, že při teplotách pod -20ºC zahyne z celkového počtu lýkožroutů 20% kukel. Zahrnuje vliv hmyzožravých ptáků a rovněž vliv plísní a hub při vyšší vlhkosti.

Nejvyšší mortalita imag nastane při prvotním pokusu o obsazení zdravého stromu, při absenci dostupných polomů, či chřadnoucích stromů. Většina lýkožroutů je zalepena pryskyřicí (Zumr, 1985). Velké procento zahyne následkem přezimování. Biotickými i abiotickými faktory (Wermenlinger, 2004). Faccoli (2002) vypočetl úmrtnost lýkožroutů, přezimujících ve kmeni na 50%, při teplotách pod -10ºC. Klimeczek (1989) uvádí úmrtnost brouků, přezimujících v hrabance na cca 8%. Pokud používáme asanační prostředky a odkoňujeme podlé a pokácené stromy, úmrtnost při přezimování dosahuje až 93% (Dubbel, 1993).

4. Metodika

Pro výzkum byly vybrány lokality s vysokým výskytem *I.typographus*. Jednalo se zejména o horské oblasti České republiky. Celkem bylo provedeno osm odběrů v letech 2014- 2016. Odebráno bylo celkem 1339 lýkožroutů.

V roce 2014 proběhly odběry v NP KRNAP u Pece pod Sněžkou 20. 6. 2014 (50.6974342N, 15.7505886E, 769 m. n. m., obr 1, obr. 2). Terén byl na místě odběru svažitý, s rozvinutou buření v podrostu smrkového porostu. Odběr byl proveden na místě

se svezenými napadenými lapáky. Další lokalita u Pece nad Sněžkou byla navštívena dne 16. 8. 2015 (50.7277281N, 15.7561822E, 920 m. n m., obr. 1, obr. 2). Místo odběru bylo těžko přístupné, zastoupení opět převážně smrku ztepilého. Zde byly odkorňovány lapáky přímo v porostu. Poslední odběr v Peci pod Sněžkou byl proveden 24. 7. 2016 (50.7138239N, 15.7215711E, 796 m. n. m., obr. 1, obr. 2). Lapáky byly svezené k lesní cestě a byly od sebe vzdáleny cca 40m. Terén byl hůře přístupný, kamenitý. Na místě odběru je smrková monokultura.

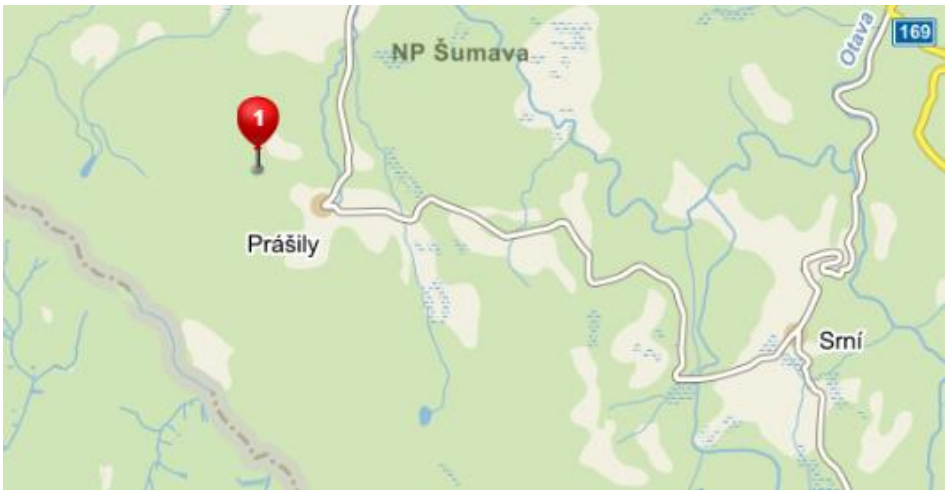
V centrální části NP Šumava byli kůrovci studováni na lokalitě blízko Prášil (49.0918444N, 13.3707764E, 883 m. n. m., obr. 1, obr. 3). Sběr lýkožroutů byl proveden 15. 8. 2014. Zde byl terén opět svažitý, hůře přístupný a kamenitý. Opět zde převažovala smrková monokultura.

Třetí lokalitou v roce 2014 byla Horní Planá (48.8300097N, 14.2046961E, 798 m. n. m., obr 1, obr. 4), zde byly brouci odebráni 16.8. Jedná se o vojenský prostor ve správě Vojenských lesů a statků ČR, s. p. Terén je mírně svažitý až rovinatý. V zastoupení porostu převažují smrky. Na této lokalitě se pokračovalo ve studiu i v dalších letech. Na lokalitě Horní Planá na Šumavě (48.8331244N, 14.1458639E, 790 m. n. m.) byli odebráni brouci 8. 7. 2015. Převažuje smrková monokultura, ale terén je oprosti předchozímu odběru více členitý, mírně svažitý. V roce 2015 byl na této lokalitě proveden odběr poblíž Chvalšin u Honí Plané (48.8343975N, 14.2104661E, 789 m. n. m., obr. 1, obr. 4). Lapáky byly odkorněny na odvozním místě 23. 8. 2015. Zde byl terén dobře přístupný, rovinatý opět s převažujícím zastoupením smrku.

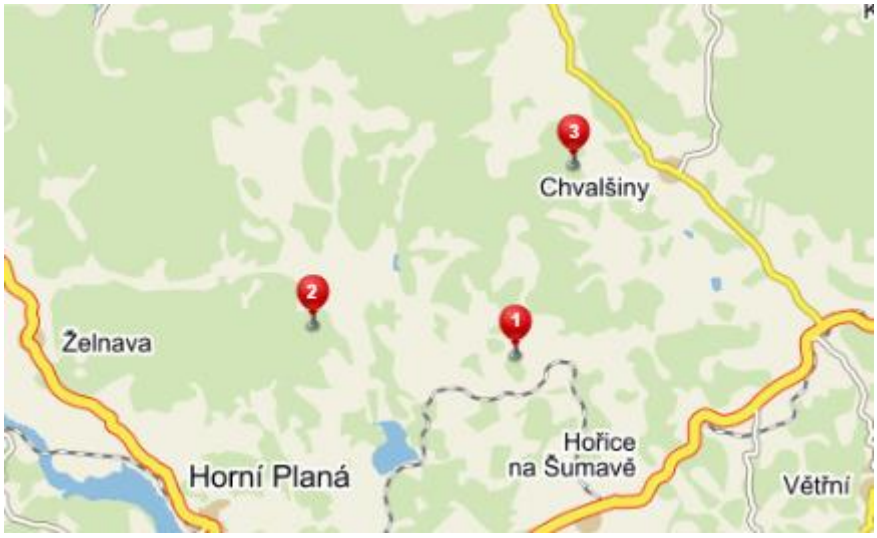
V Šumavském podhůří byli brouci sbírání rovněž u Zálesí (49.1650947N, 13.6921814E, 739 m. n. m., obr. 1, obr. 5) na majetku MVDr. Václava barona Dlauhoweského. Zde byl odběr proveden 27. 8. 2016. Lokalita je rovinatá, částečně zamokřená. Vyskytují se zde převážně smrky, s příměsí borovice. Odběr byl proveden na odvozním místě na připravených lapácích.

Obr. 1 Označení lokalit, kde byly provedeny odběry (1- Pec pod Sněžkou 2- Prášily 3- Horní Planá 4- Zálesí)

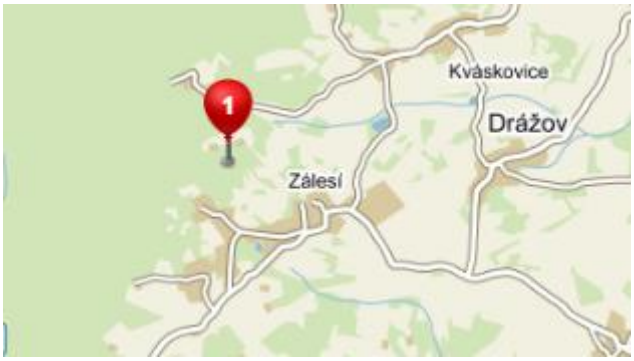
Obr. 2 Lokalita Pec Pod Sněžkou



Obr. 3 Lokalita u Prášil



Obr. 4 Lokality u Horní Plané



Obr. 5 Lokalita u Zálesí

Ke studiu byly vybrány stromy s jasně prokazatelným napadením (obr. 6). Lapáky jsme odkorňovali ostrými noži a sekerami. Odběr byl proveden vždy pouze tam, kde byly již larvy ve stadiu L3, abychom měli jistotu, že samice je již vykladena a počet vajíček bude kompletní. Odebrali jsme tedy samici z matečné chodby a uložili do uzavíratelných mikroskumavek typu Eppendorf o obsahu 2cm³. Dále byl spočítán počet vykladených vajíček a celková délka matečné chodby. *I. typographus* byli uchovány v chladícím zařízení při -10ºC.

Se vzorky se nadále pracovalo v laboratořích České zemědělské univerzity v Praze. Lýkožrouti byli odebráni z mikroskumavek a rozmraženi v Petriho miskách. Posléze byli jednotlivě vypitváni pod binolupou. Preparát vznikl tak, že z lýkožroutů byla s použitím pinzet vyjmuta střeva na podložním sklíčku. Ta byla překryta krycím sklíčkem a dále zkoumaná pod mikroskopem Arsenal LPE 5013i-T (Arsenal s.r.o., Prague, Czech Republic) při zvětšení 40–400 a byly zaznamenány patogeny a paraziti (det. J. Holuša). Zjištěné výsledky, zdravé samice i samice s patogeny a parazity, byly sepsány do předtištěné archu. Tyto údaje jsem dále přepsala do excelovského souboru.

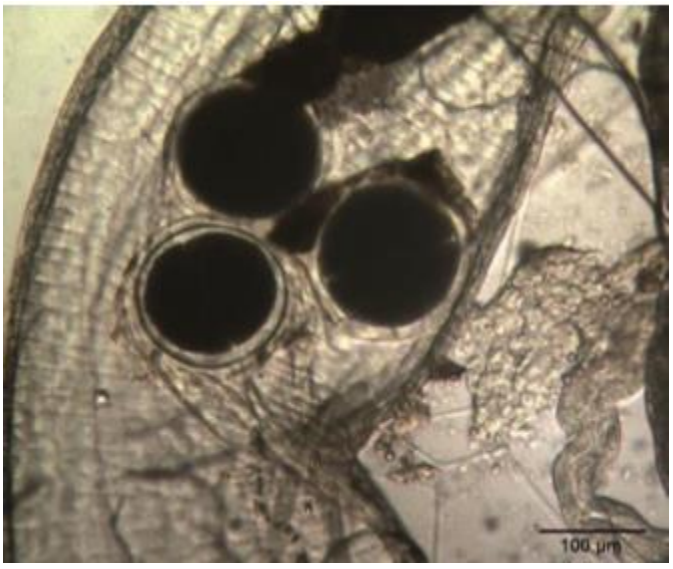
Normalita dat byla testována pomocí Kolmogorov-Smirnovovo testu, Lillieforsuvo testu a Shapiro-Wilkuvovo W testu. Mezi počtem vajíček nakladených jednou samicí a délkou chodby, mezi počtem nakladených vajíček, délkou chodby a počtem patogenů či parazitoidů nalezených v jedné samici byla provedena regresní analýza. Počty vajíček nakladených jednou samicí s přítomností parazitů, parazitoidů či patogenů, které byly srovnávány s počty vajíček nakladených zdravými samicemi pomocí Man Whitneova U-testu. Počty vajíček mezi lokalitami byly srovnány pomocí ANOVy a Newman-Keuls testu. Všechny analýzy byly provedeny v programu Statistica 12.0.

Obr. 6 Požerek *I. typographus* s larvami L3 (Pavlína Daňhelková

5. Výsledky

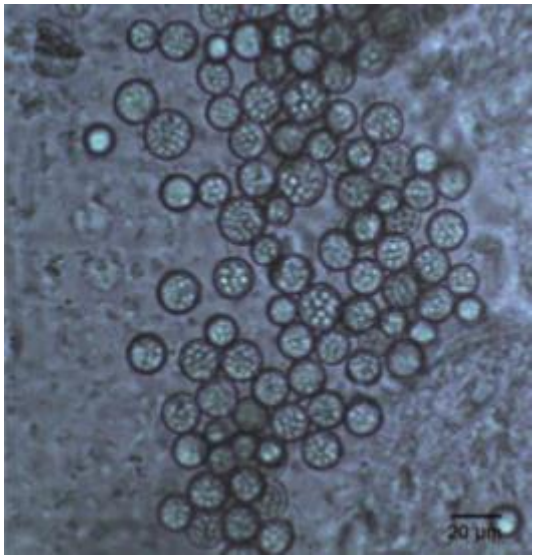
Na lokalitě u Pece pod Sněžkou v roce 2014 bylo celkem odebráno 272 *I. typographus*. Po vypitvání brouků a připravení preparátů střev (jen u samic), byly vzorky prozkoumány pod mikroskopem. Bylo zjištěno, že 4,7% jedinců obsahovalo střevní hlístovky a 43% napadených brouků obsahovalo juvenilní hlístovky v tělní dutině. U 30% *I. typographus* byl zjištěn *C. diplogaster*. *G. typographi* byla identifikována u 8 % brouků, naopak *Ch. typographi* (obr. 8) nebyla v Peci pod Sněžkou nalezena ani u jednoho studovaného brouka. *T. seitneri* byla objevena u méně než procenta studovaných I. *typographus*, oproti *ItEPV*, která se vyskytla u necelých dvou procent. *M. schwenkei* nebyla nalezena ani u jednoho procenta vzorků.

U Prášil v roce 2014 bylo odebráno 239 *I. typographus*. Na tomto území obsahovalo 1, 26% střevní hlístovky, oproti téměř 23% jedinců s juvenilními hlístovkama v tělní dutině. Značně menší procentuální zastoupení bylo nalezeno brouků s *C. diplogaster*. a to jen něco málo přes jedno procento. A *G. typographi* (obr. 7) nebyla nalezena ani u jednoho lýkožrouta. Naopak *Ch. typographi* která byla nalezena u necelého jednoho procenta studovaných brouků. *T. seitneri* byla zjištěna u více než 7% brouků a *ItEPV* 5,4%, stejně tak *M. schwenkei*.



Obr. 7 Gametocysty *Gregarina typographi* v lumenu střeva *Ips typographus* (Lukášová, Holuša 2012)

Na lokalitě blízko Horní Plané se také v roce 2014 zjistilo necelých 7, 83% brouků se střevními hlístovky, 15,2% obsahovalo juvenilní hlístovky v tělní dutině. *C. diplogaster* se objevila pouze u necelého jednoho procenta stejně jako *G. typographi a Ch. typographi*. *T. seitneri* byla objevena u necelých třech procent. Nejmenší zastoupení bylo u nalezené *ItEPV,* jednalo se o necelé půl procento. *M. schwenkei* nebyla potvrzena v žádném preparátu.



Obr. 8 Silnostěnné cysty *Chytridiopsis typographi* nalezené v mesenteronu *Ips typographus* (Lukášová, Holuša 2012)

Na lokalitě u Horní Plané v roce 2015 bylo identifikováno přes 15% hlístovek střevních. O více jak 10% méně bylo zjištěno juvenilních hlístovek v tělní dutině. *C. diplogaster* bylo identifikováno u necelého jednoho procenta. *T. seitneri* byla zastoupena u dvou procent z odebraných vzorků.

Další lokalitou v roce 2015 byly Pec pod Sněžkou. Zde byly oproti Horní Plané nalezeny hlístovky střevní v zastoupení přes sedm procent a 20% bylo identifikováno jubilejních hlístovek v tělní dutině. *C. diplogaster, G. typographi, Ch. typographi* i *T. seitneri* nebyly nalezeny ani u jednoho vzorku na této lokalitě. Necelé jedno procento bylo napadeno *M. schwenkei*.

Tab. 2 Procentuální počet zastoupení různých druhů patogenu na třech zkoumaných lokalitách v roce 2014

paraziti/ patogeny	Horní Planá- Boletice 2014	Pec pod Sněžkou 2014	Prášily 2014
hlístovky střevní	7,83%	4,78%	1,26%
hlístovky tělní	15,22%	43%	22,59%
Gregarina typographi	0,43%	8,09%	0%
Chytridiopsis typographi	0,43%	0%	0,42%
Tomicobia seitneri	2,61%	0,74%	7,53%
ItEPV	0,43%	1,47%	5,44%
Mattesia schwenkei	0%	0%	5,44%

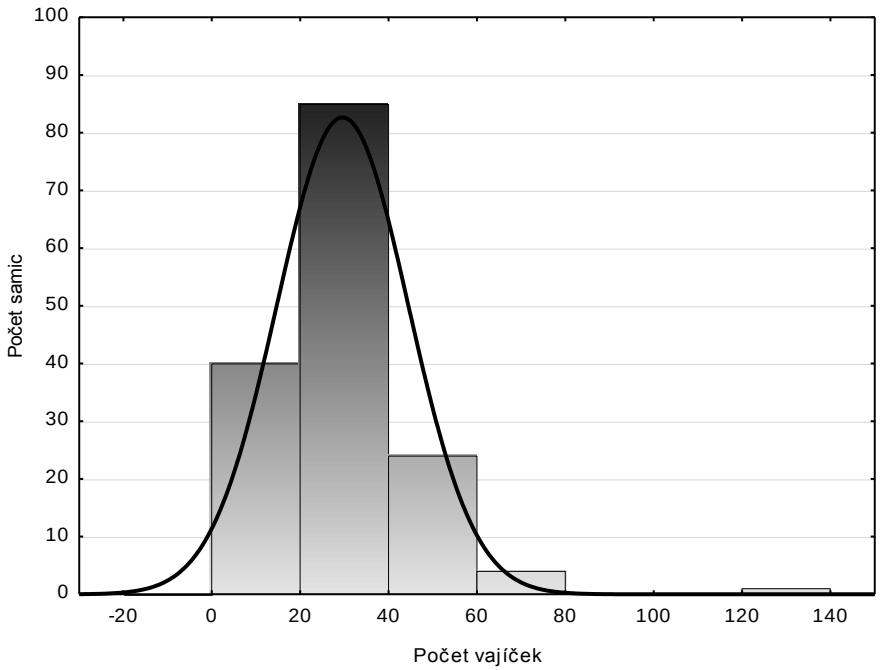
Tab. 3 Procentuální počet zastoupení různých druhů patogenu na třech zkoumaných lokalitách v roce 2015 a 2016

paraziti/ patogeny	Horní Planá 2015	Pec pod Sněžkou 2015	Horní Planá 2015	Zálesí 2016	Pec pod Sněžkou 2016
hlístovky střevní	16,04%	7,17%	0%	8,20%	7,73%
hlístovky tělní	2,83%	19,28%	21,43%	27,87%	13,92%
ItEPV	0%	1,35%	0%	1,64%	0%
Gregarina typographi	0%	0%	0%	0%	0%
Chytridiopsis typographi	0%	0%	0%	1,64%	0%
Tomicobia seitneri	1,89%	0%	0%	0%	0%
Mattesia schwenkei	0%	0,45%	0%	0%	6,19%

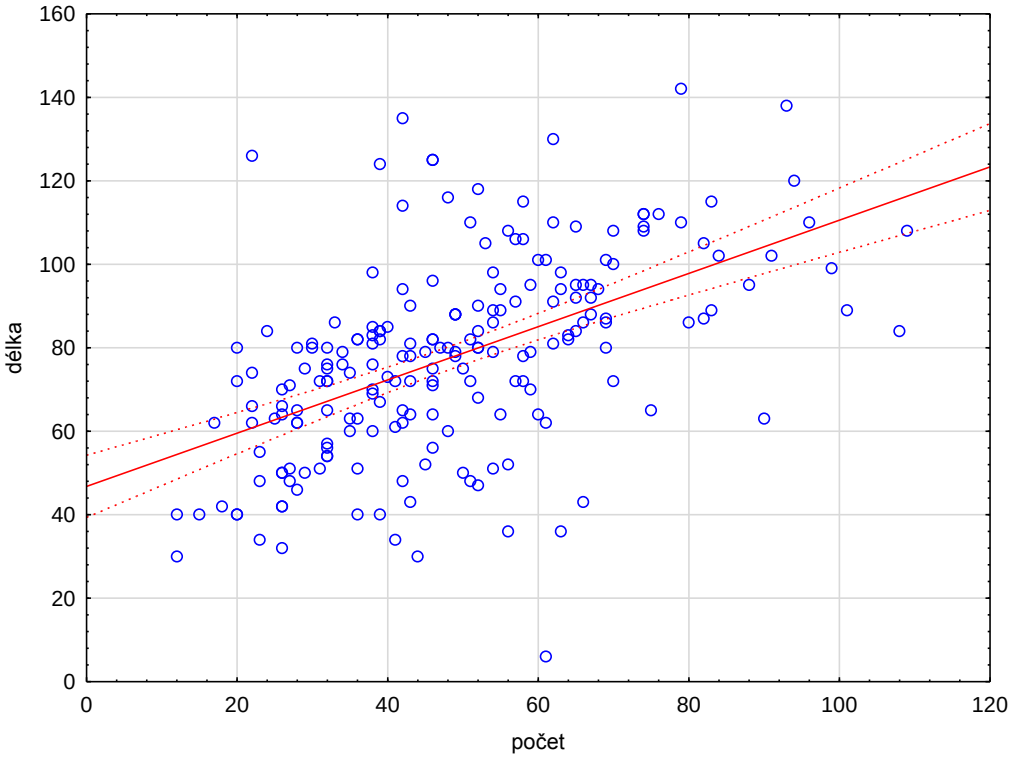
U Chvalšin, bylo nalezeno jen 14 použitelných vzorků ke studiu a z nich bylo 21,5% napadených jubilejními hlístovkami v tělní dutině.

Zálesí bylo oproti Horní Plané na odebrané vzorky bohatší. Z 61 odebraných samic mělo 8,2% hlístovky střevní. O poznání více a to kolem 30% samic mělo jubilejní hlístovky v tělní dutině. *C. diplogaster* bylo identifikováno u necelých dvou procent vzorků. Stejně tomu tak bylo v případě *ItEPV* a *Ch. typographi*. Oba patogeny byly ve shodném zastoupení a to 1, 64%.

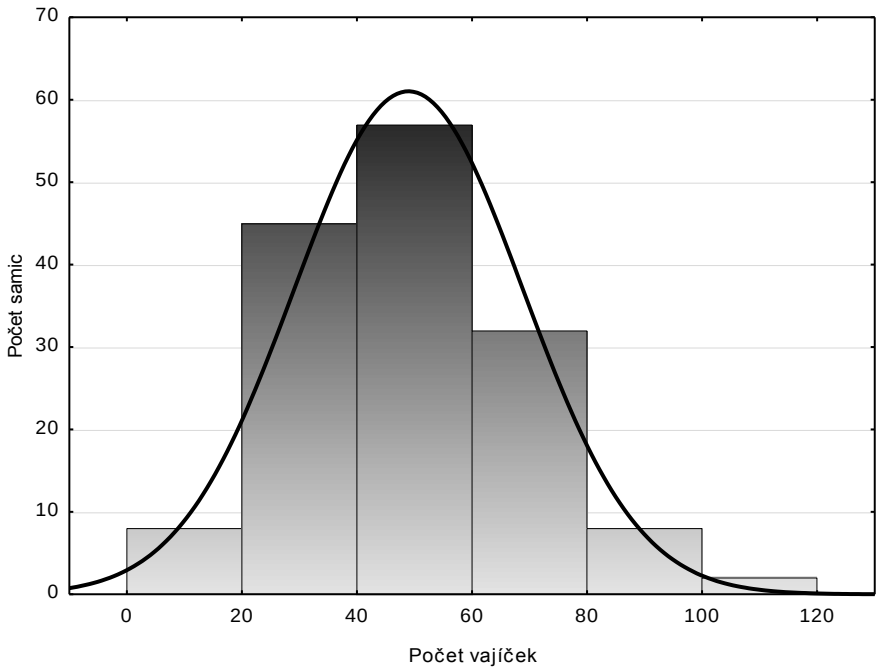
V Peci pod Sněžkou v roce 2016 bylo identifikováno z celkového počtu 194 samic, necelých 8% hlístovek střevních. Juvilejní hlístovky v dutině tělní byly zastoupeny u 14% odebraných vzorků. *M. schwenkei* byla obsažena u 6% samic. *G. typographi, Ch. typographi, T. seitneri* nebyly obsaženy v žádném vzorku.



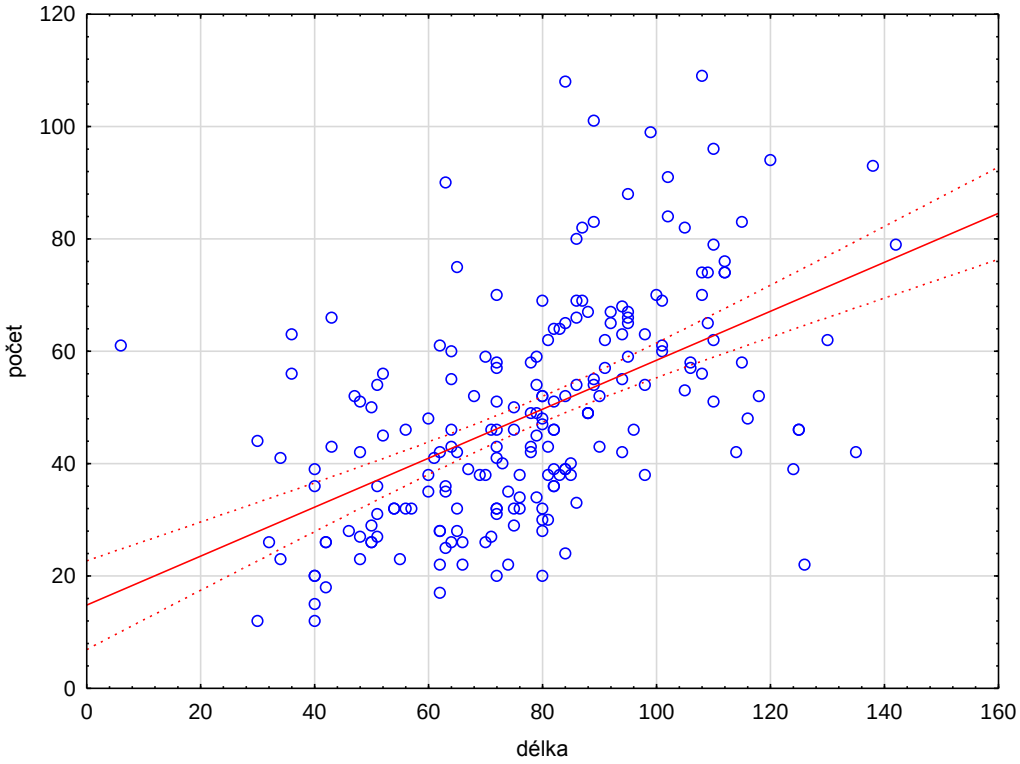
Obr. 9 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Prášily v roce 2014 (K-S d=0,09, p<0,15; Lilliefors p<0,01; Shapiro-Wilk W=0,88; p=0,00)



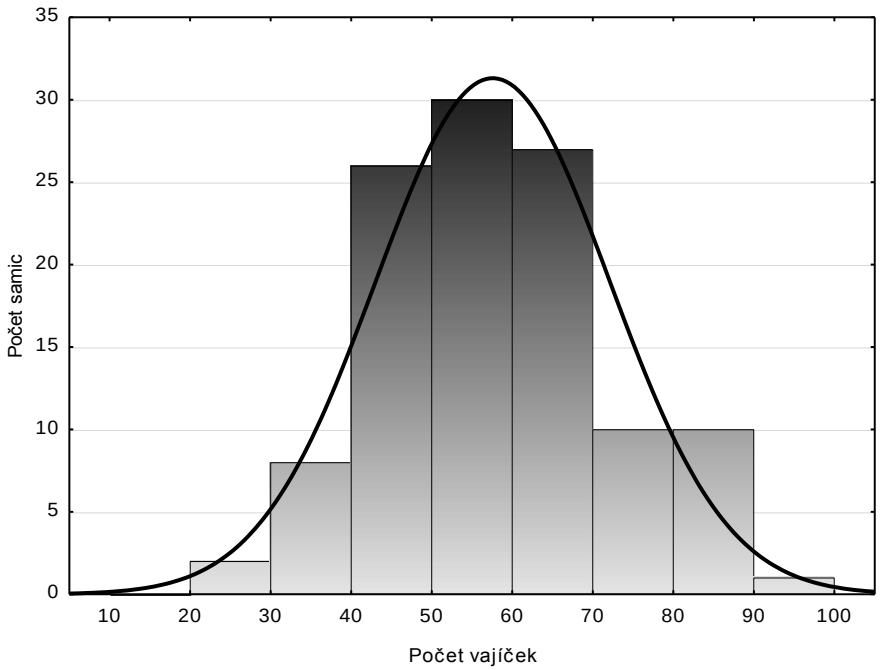
Obr. 10 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Prášily v roce 2014 (y =46,8023 + 0,6376*x; r = 0,52; p = 0.00; r^2 = 0,29)



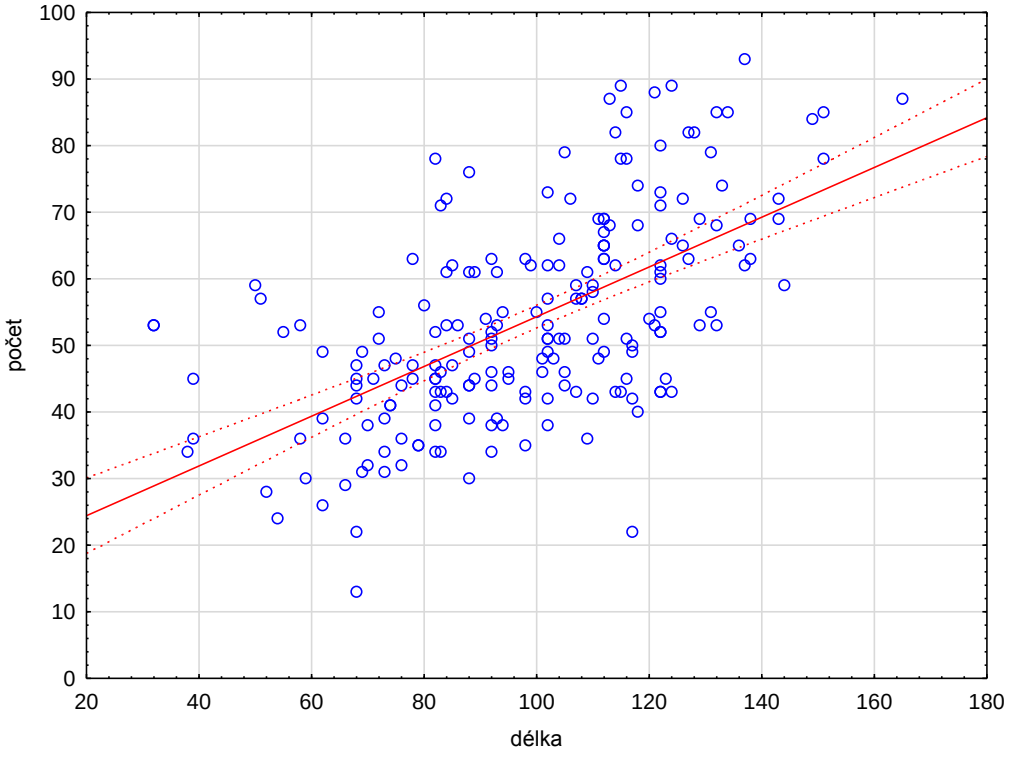
Obr. 11 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Horní Planá v roce 2014 (K-S d=0,066, p> 0,20; Lilliefors p<0,01; Shapiro-Wilk W=0,97, p=0,008)



Obr. 12 Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Prášily v roce 2014 ($y = 14,8261 + 0,4359*x$; $r = 0,52$; $p = 0.0000$; $r^2 = 0,29$)



Obr. 13 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Pec pod Sněžkou v roce 2014 (K-S d=,09738, p> 0,20; Lilliefors p<0,01; Shapiro-Wilk W=0,97, p=0,08)



Obr. 14 délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Pec pod Sněžkou v roce 2014 (y = 16,98 + 0,37*x; r = 0,5999; p = 0.0000; r^2 = 0,36)

Na (obr. 9) můžeme vidět počty vajíček nakladených jednou samicí na studované lokalitě v okolí Prášil (2014). Z grafu je patrné, že počet vajíček nakladený jednou samicí se pohybuje nejčastěji mezi 20-40.

Z uvedeného obrázku (obr. 10) je patrné, že při zvětšující délce chodby, se zvyšuje i počet nakladených vajíček.

Obr. (11) ukazuje průměrný počet vajíček, nakladených jednou samicí na lokalitě Horní Planá- Boletice, v rozmezí 40- 60. Tendence počtu vajec je tedy vyšší než na lokalitě Prášily (obr. 9).

Na (obr. 12) je vyobrazená délka chodby na lokalitě Horní Planá- Boletice 2014. Z obrázku je patrné, že počet vajíček roste s délkou matečné chodby.

V Peci pod Sněžkou (2014) se počet vajíček nakladený jednou samicí nejčetněji pohybuje mezi 50 až 70 vajíčky na jednu samici (obr. 13). Oproti lokalitám Prášily (obr. 98) a Horní Planá- Boletice (obr. 11) je zde počet nejvyšší.

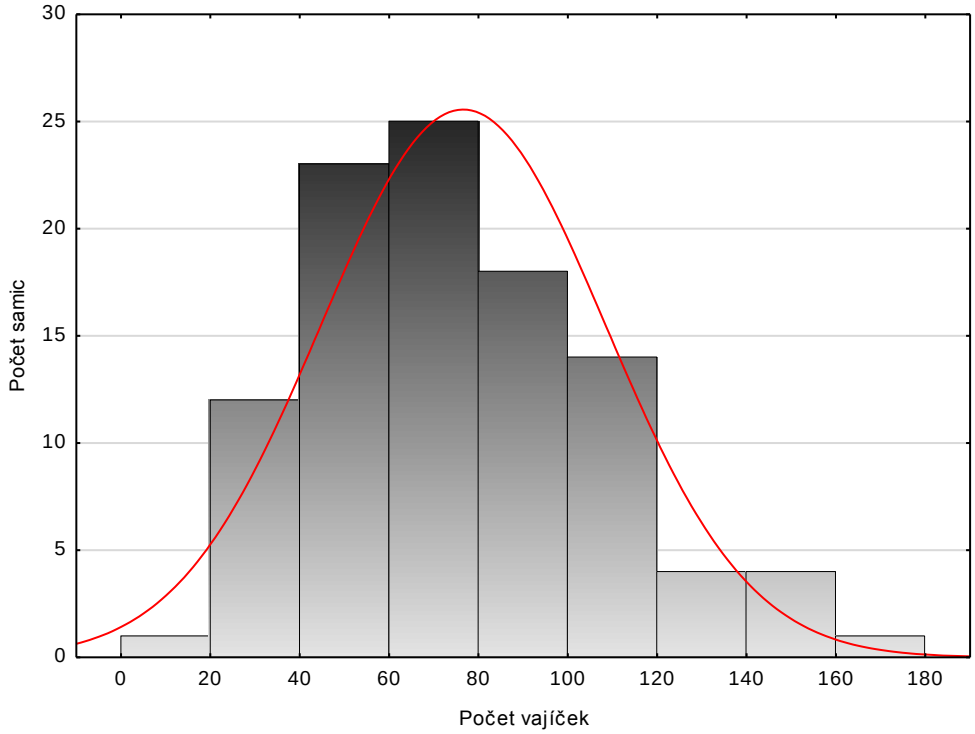
Obr. (14) nám opět ukazuje, že pokud je matečná chodba delší, zvyšuje se i snůška.

Na obrázku (obr. 15) vidíme počty vajíček nakladených jednou samicí poblíž Horní Plané v roce 2015. Je patrné, že jedna samice nakladla průměrně 60-80 vajíček.

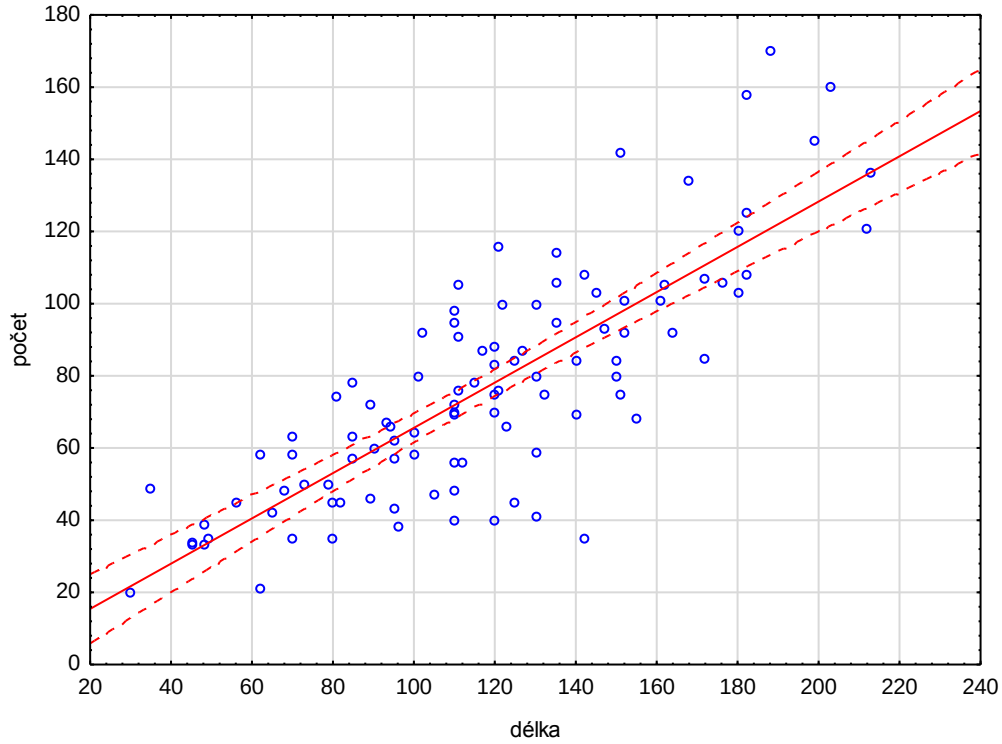
Obr. 16 nám ukazuje opět lineární vztah délky chodby k počtu vajíček. Tedy čím delší chodby, tím vyšší počet vykladených vajíček.

V Peci pod Sněžkou je průměrný počet vykladených samicí shodný s lokalitou Horní planá. Samice nakladla průměrně 60- 80 vajíček (obr. 17)

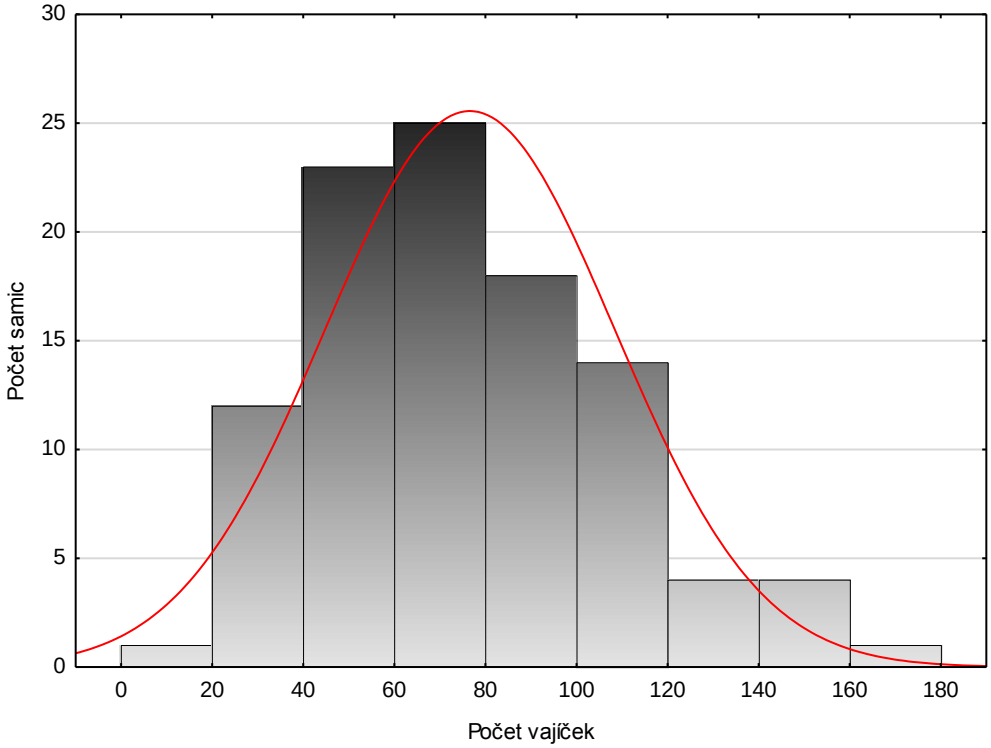
Na obrázku (obr. 18) můžeme vidět, že s rostoucí délkou matečné chodby, se zvyšuje počet nakladených vajíček.



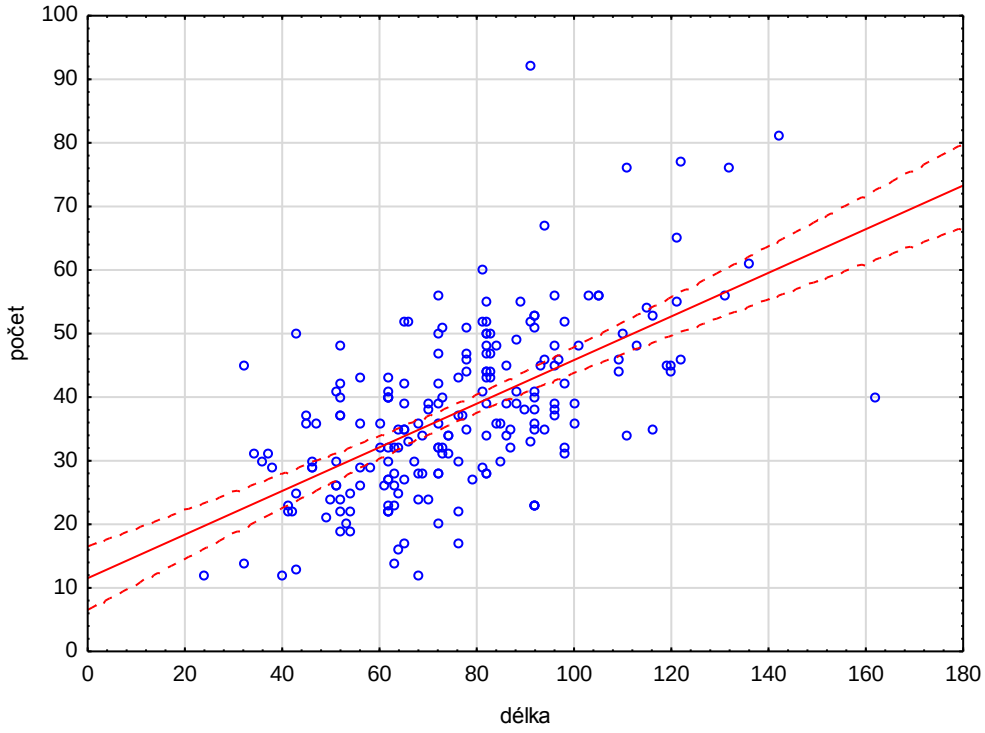
Obr. 15 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Horní planá 2015 (K-S d=0,065, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W=0,96; p=0,007)



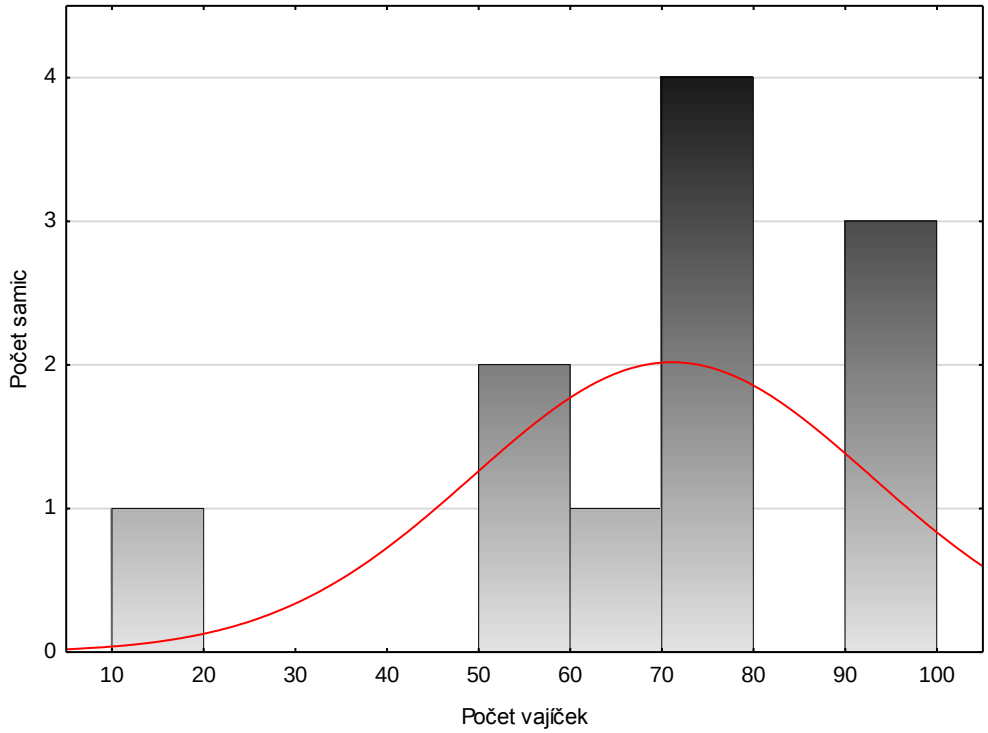
Obr. 16 Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Horní Planá v roce 2015 (y= 2,90 + 0,62*x; r= 0,08; p= 0,0; r^2=0,65)



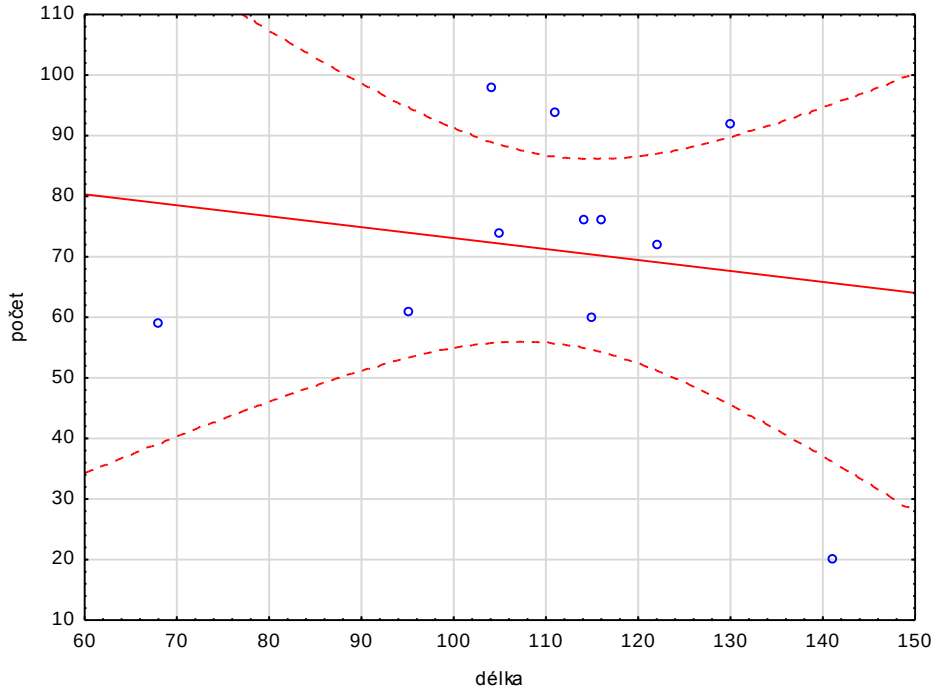
Obr. 17 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Pec pod Sněžkou 2015 (K-S d= 0,06, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W= 0,96; p=0,007)



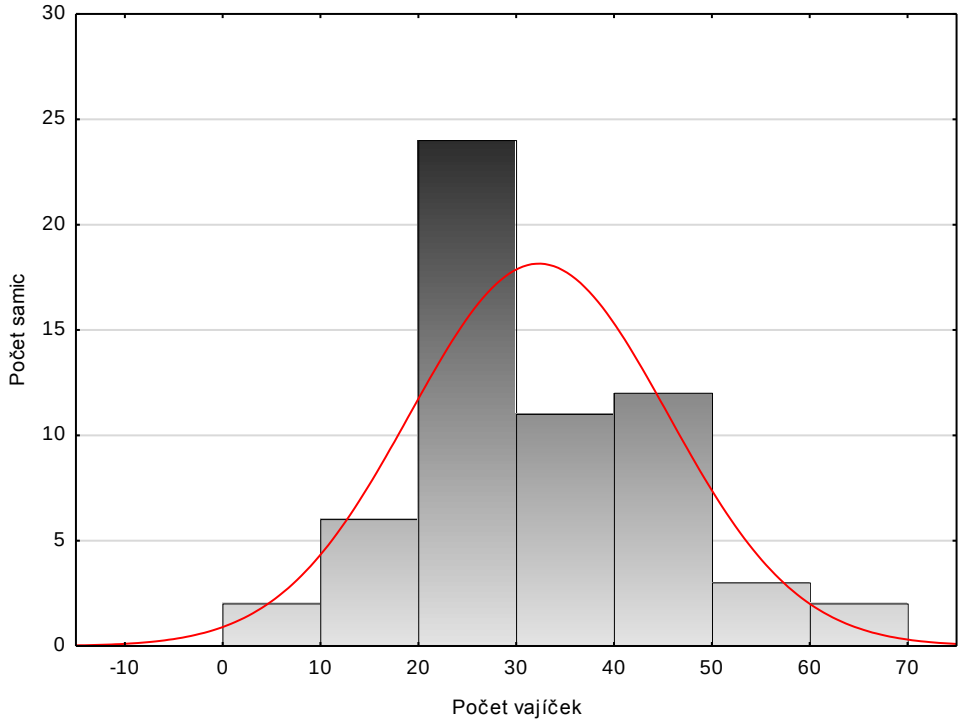
Obr. 18 Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Pec pod Sněžkou v roce 2015 (y= 11,53 + 0,34*x; r= 0,60; p= 0,0; r^2=0,36)



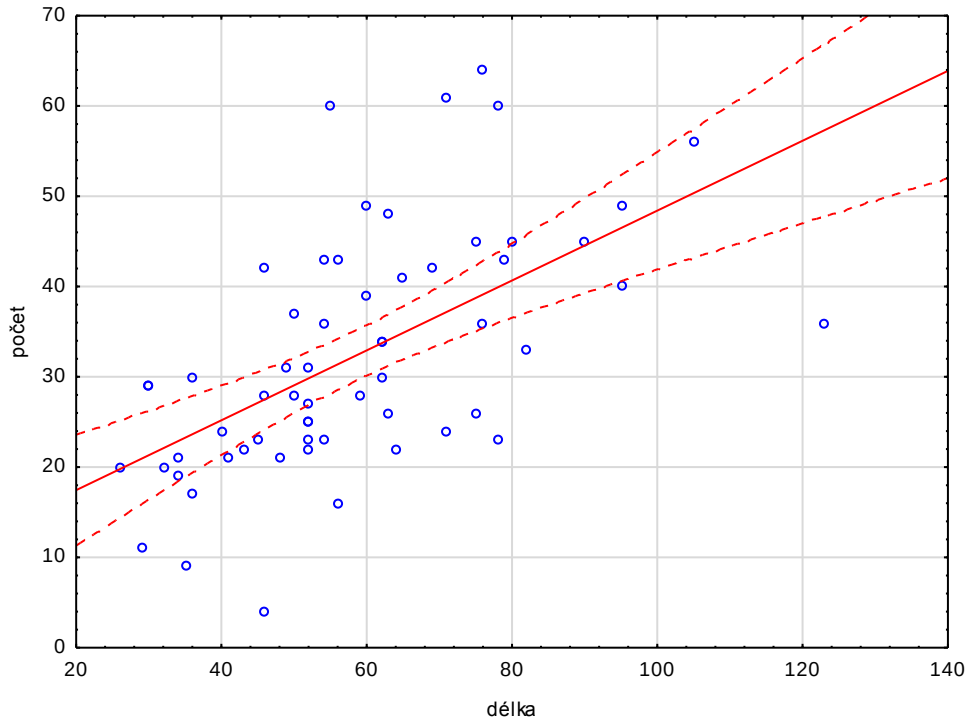
Obr. 19 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Horní Planá- Chvalšiny 2015 (K-S d=0,19, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W=0,89; p=0,15)



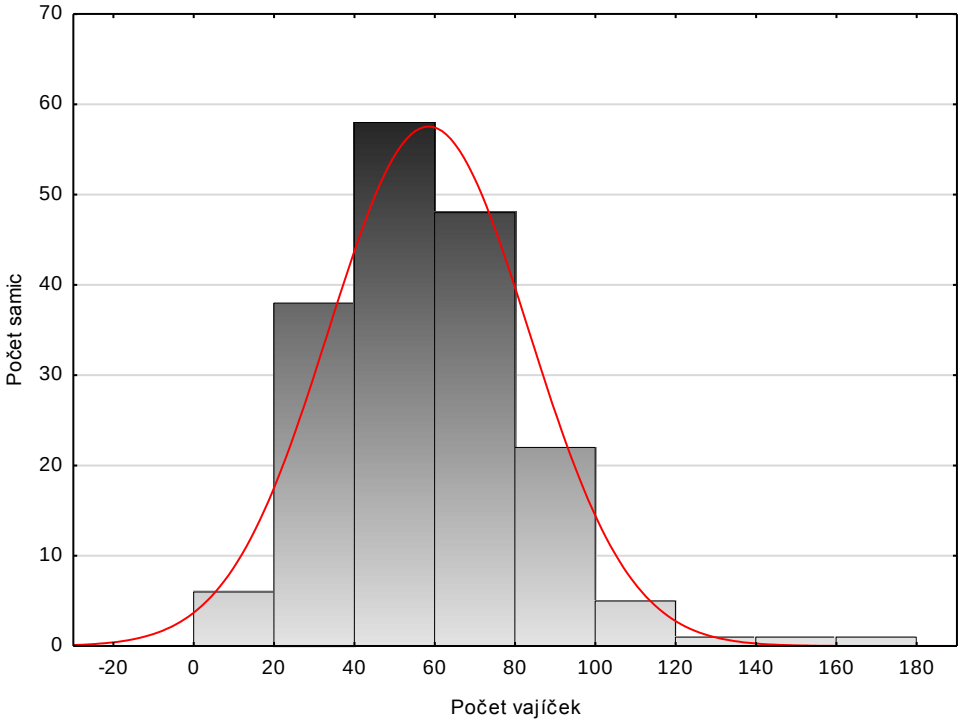
Obr. 20 Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Horní Planá- Chvalšiny v roce 2015 (y= 91,1 – 0,18*x; r= -0,15; p= 0,64; r^2=0,02)



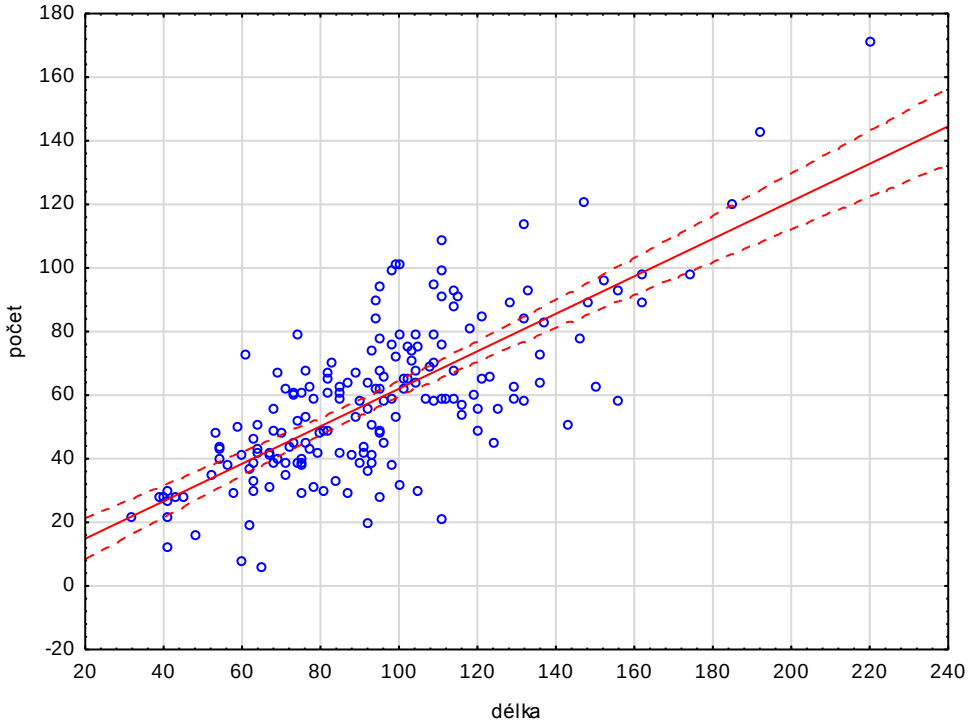
Obr. 21 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Zálesí 2016 (K-S d=0,10, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W=0,96; p=0,08)



Obr. 22 Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček v Zálesí v roce 2016 (y= 9,71 +0,38*x; r= 0,58; p= 0,0; r^2=0,33)



Obr. 23 Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Pec pod Sněžkou 2016 (K-S d=0,07, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W=0,95; p=0,00)



Obr. 24 délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Pec pod Sněžkou 2016 (y= 3,07+ 0,58*x; r= 0,73; p= 0,0; r^2=0,54)

Studovaná lokalita u Chvalšin (2015), je specifická nízkým počtem odebraných vzorků (obr. 19). Z toho důvodu je možné předpokládat příčinu zcela odlišných výsledků oproti jiným lokalitám. Ze 14 samic kladla jedna samice průměrně 70- 80 vajíček.

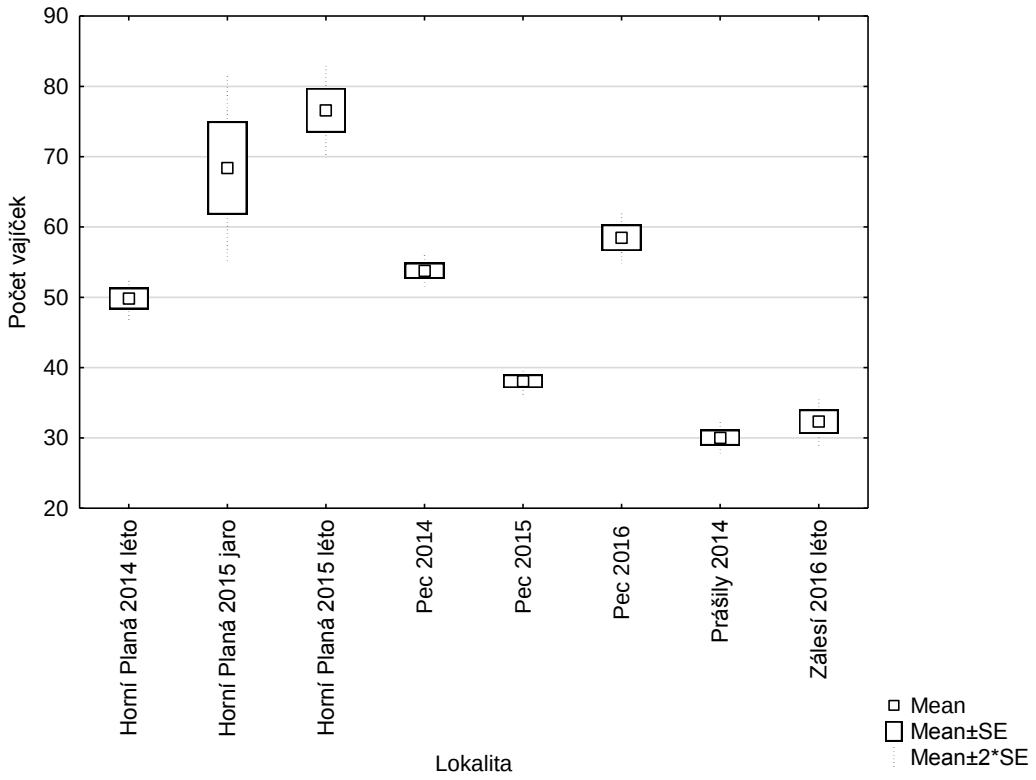
V souvislosti s nízkým počtem odebraných vzorků, na obrázku vidíme nerelevantní výsledek (obr. 20)

V Zálesí byl zjištěný průměrný počet vajíček nakladený jednou samicí na 20-30 vajíček (obr. 21). Odečtený výsledek lze přikládat vysoké hustotě obsazení zkoumaných lapáků.

V Zálesí v roce 2016 byla průměrná délka chodby 60 mm (obr. 22). S tím související průměrný počet vajíček 34 kusů. Kratší délka a s tím menší počet vykladených vajíček je přímo úměrný absolutnímu obsazení kmene na zkoumané lokalitě.

V roce 2016 na lokalitě Pec pod Sněžkou nakladla jedna samice průměrně 40-60 vajíček (obr. 23). Průměrný počet je nižší než na lokalitách z roku 2015- Pec pod Sněžkou a Horní Planá.

V Peci pod Sněžkou (2016) byla průměrná délka chodby nejdelší ze zkoumaných lokalit v porovnání s hustotou obsazení lapáku. Průměrná délka chodby byla 100 mm na průměrný počet 48 vajíček (obr. 24).



Obr. 25 Počty vajíček nakladených jednou samicí na všech zkoumaných lokalitách v letech 2014-2016 (Čtvereček…Průměr; krabice…±SD; tečkované linie… maximum-minimum)

Tab. 4 Počty studovaných samic (N) a průměrný počet vajíček nakladený jednou samicí (SE…směrodatná chyba)

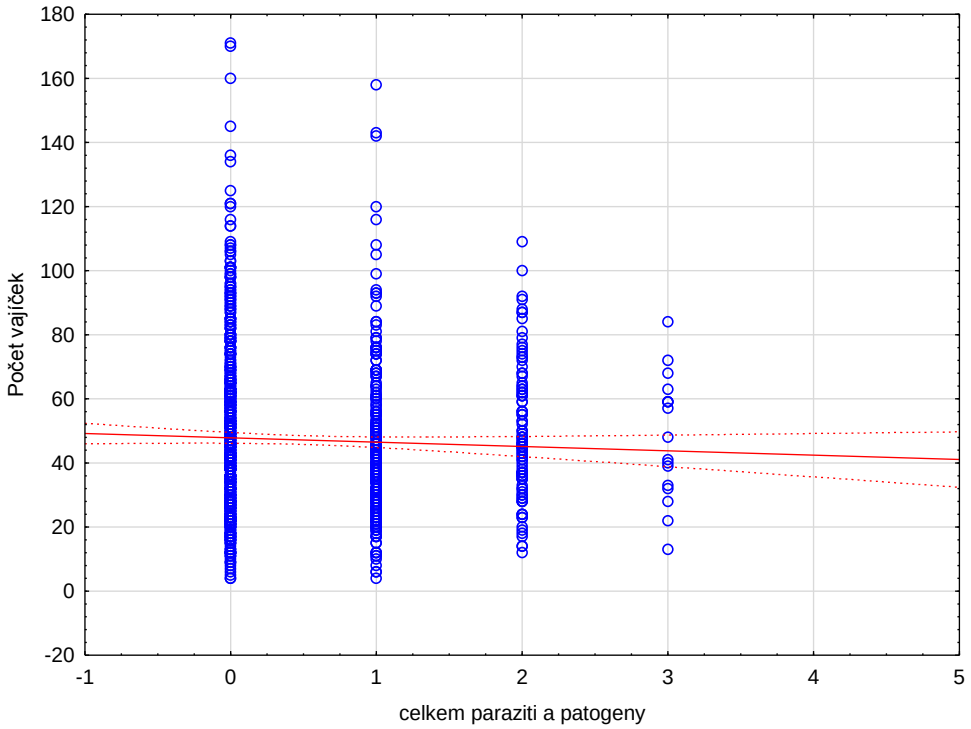
Lokalita	Průměr	SE	N
Horní Planá 2014 léto	49,8	1,4	191
Horní Planá 2015 jaro	68,4	6,2	10
Horní Planá 2015 léto	76,5	1,9	102
Pec pod Sněžkou 2014	53,7	1,4	197
Pec pod Sněžkou 2015	38,0	1,3	209
Pec pod Sněžkou 2016	58,4	1,4	180
Prášily 2014	30,0	1,3	207
Zálesí 2016	32,3	2,5	60

Tab. 5 Srovnání průměrného počtu vajíček nakladených jednou samicí pomocí Newman-Keuls testu (MS = 391,84, df = 1148,0; Homogenní skupiny jsou označeny hvězdičkami)

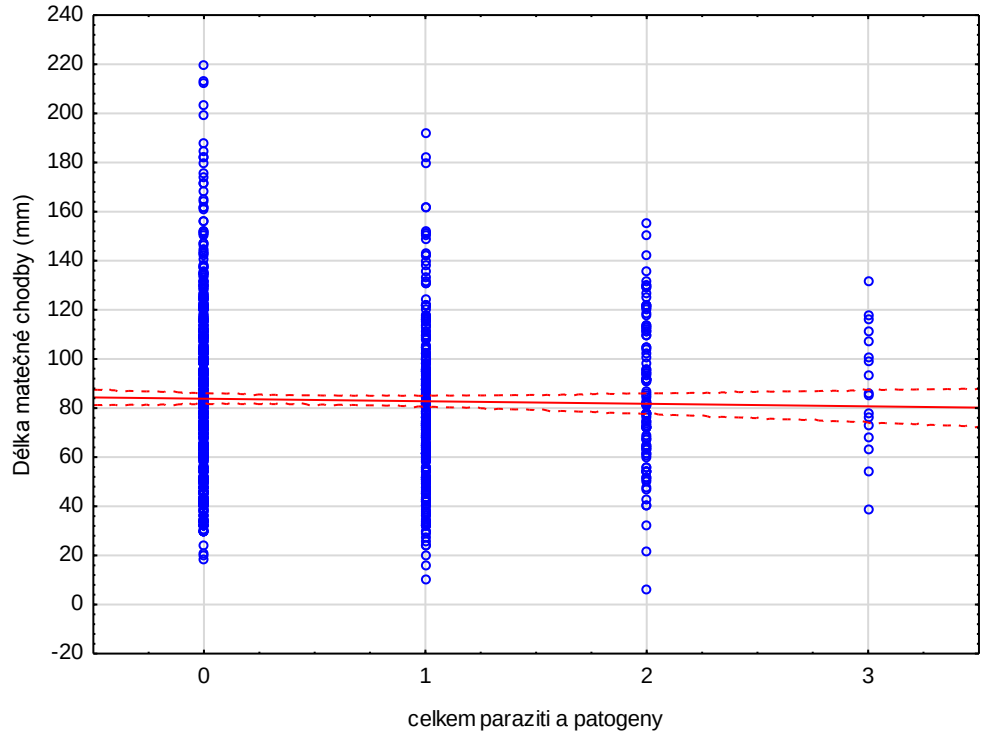
Horní Planá 2014 léto	49,82723		****		
Horní Planá 2015 jaro	68,40000			****	
Horní Planá 2015 léto	76,59804				****
Pec pod Sněžkou 2014	53,77157		****		
Pec pod Sněžkou 2015	38,07177	****			
Pec pod Sněžkou 2016	58,47778		****		
Prášily 2014	30,02415	****			
Zálesí 2016	32,31667	****			

Průměrné počty vajíček nakladených samic se lišily mezi některými lokalitami, nebo sezónami (obr. 25, tab. 4, tab. 5). Nejnižší počty vajíček byly nakladeny v Prášilech a Zálesí a pohybovaly se kolem 30 vajíček. Podobný počet statisticky neodlišný byl zjištěn v Peci pod Sněžkou v roce 2015.

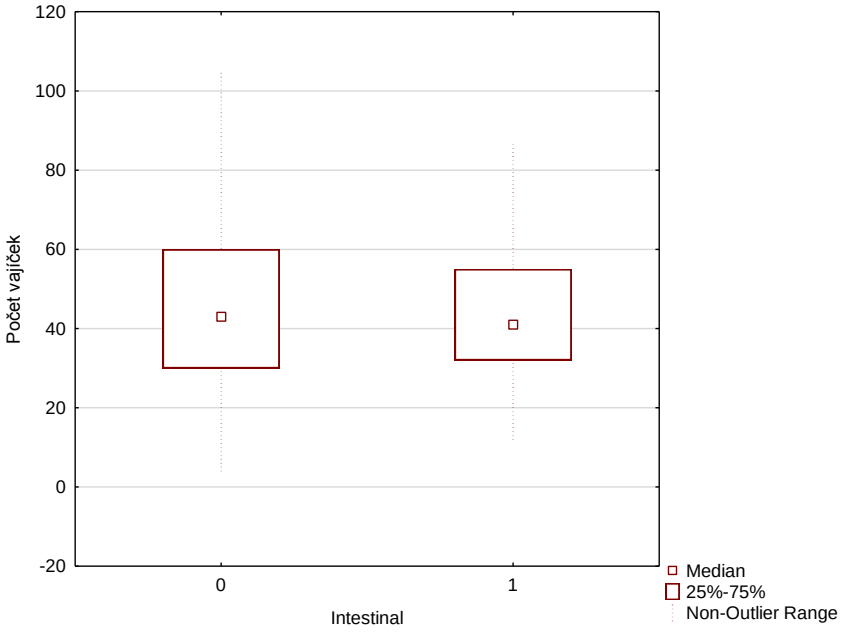
Zatímco v Peci pod Sněžkou byly počty vajíček v roce 2014 a 2016 podobné, právě v roce 2015 byl počet signifikantně nižší. V Horní Plané v roce 2014 byl počet vajíček podobný jako v Krkonoších, další roky byl průměrný počet vajíček signifikantně vyšší a vyšší.



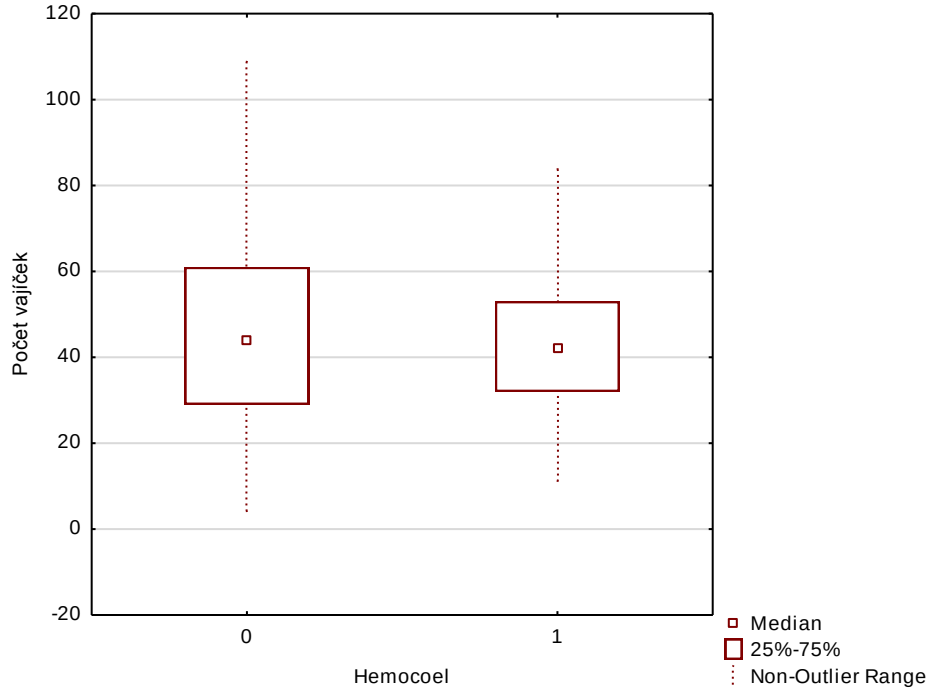
Obr. 26 Vztah počtu nakladených vajíček jednou samicí na počet parazitů a patogenů zjištěných v jedné samici (y = 47,8364 - 1,3529*x; r = -0,04; p = 0,16; r^2 = 0,001)



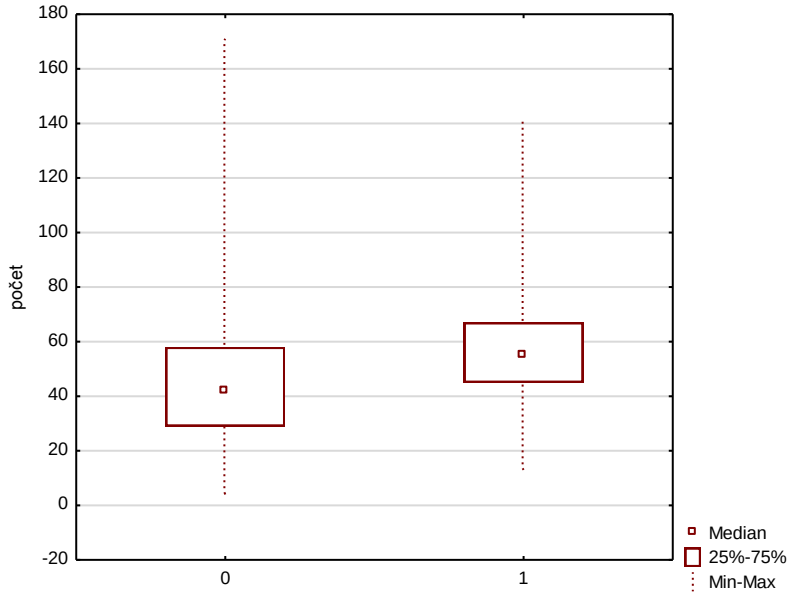
Obr. 27 Vztah délky matečné chodby na počtu parazitů a patogenů zjištěných v jedné samici (y = 83,8366 - 1,0392*x; r = -0,02; p = 0,42; r2 = 0,001)



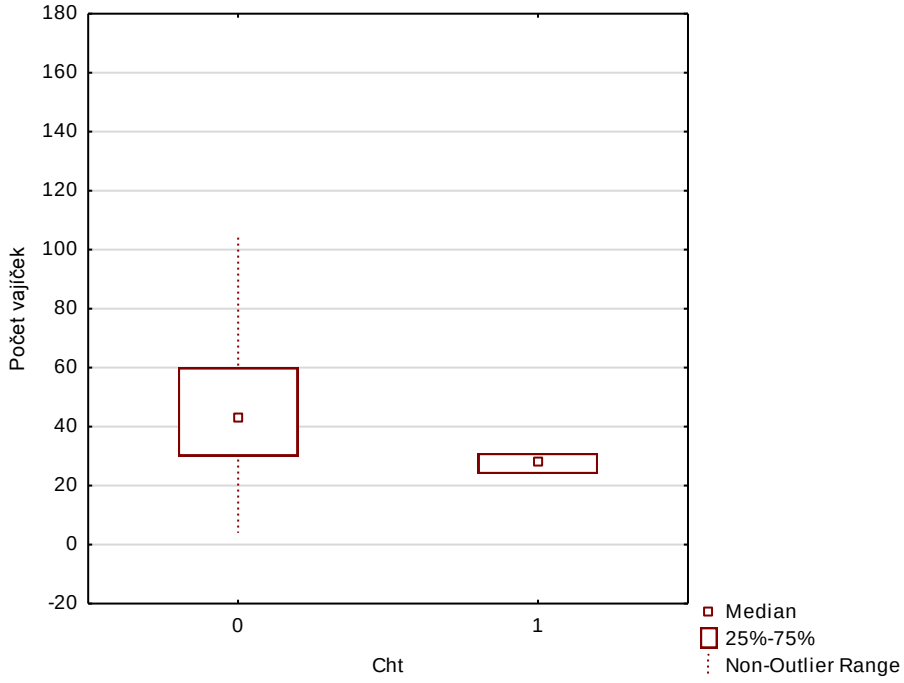
Obr. 28 Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí se střevními hlístovkami



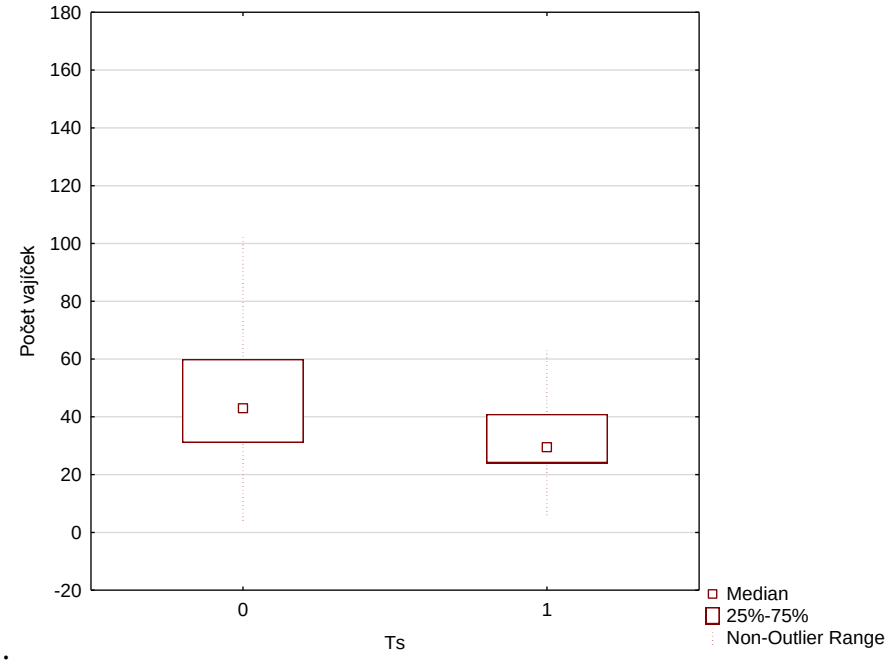
Obr. 29 Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí s tělními hlístovkami



Obr. 30 Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí s *Gregarina typographi*

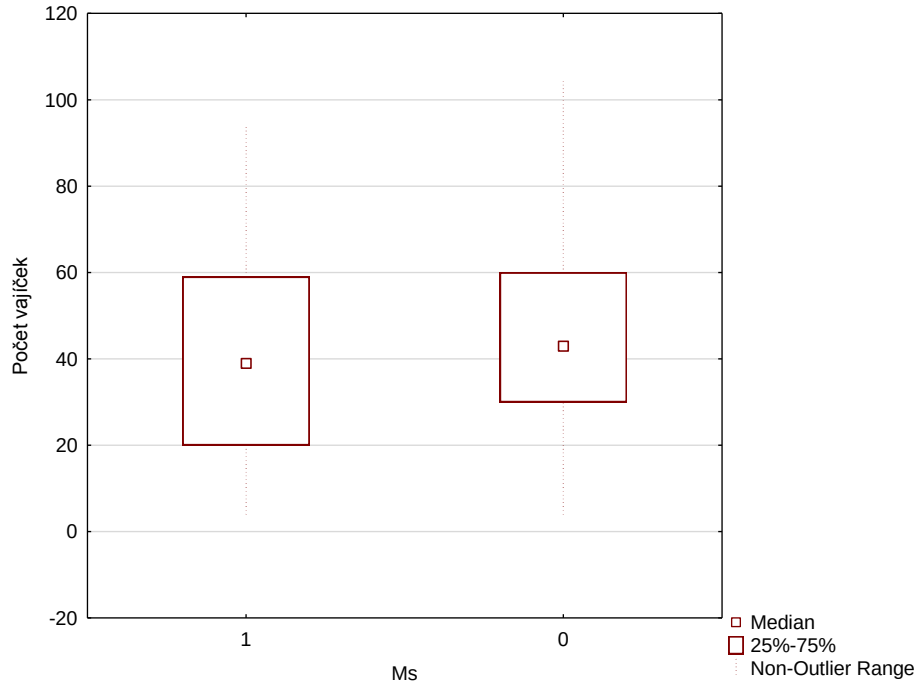


Obr. 31 Počty vajíček nakladených jednou zdravou samici (0) a samicí s *Chytridiopsis typographi*



.

Obr. 32 Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí s *Tomicobia seitneri*



Obr. 33 Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí s *Mattesia schwenkei*

Z obrázku (obr. 26) je patrné, že vliv patogenů, či parazitů nemá vliv na počet nakladených vajíček. Počet není signifikantní, při výskytu žádného, jednoho až třech parazitů, či patogenů v jedné studované samici.

Z obrázku (obr. 27) je patrné, že ani délka matečné chodby, nemá prokazatelný vliv na výskyt patogenů či parazitoidů.

Z obrázku (obr. 28) můžeme vyčíst, že samice napadená střevními hlístovkami naklade průměrně srovnatelný počet vajíček jako samice zdravá. Není zde signifikantní rozdíl (Z=-1,54; p=0,12).

Rozdíl v kladení vajíček jednou zdravou samicí oproti samici, kde byl prokazatelný výskyt patogenu hlístovek tělních není patrný (Z=1,15; p=0,24), (obr. 29).

Při porovnání průměrného počtu vykladených vajíček zdravou samicí a samicí napadenou patogenem *G. typographi*, pozorujeme, že nakažené samice kladou větší počet vajíček než samice zdravé (Z=-5,26; p=0,000000), (obr. 30).

Při studiu počtu vajíček vykladených zdravou samicí a samicí napadenou *Ch. typographi*, nebyla prokazatelná vyšší diference (Z=1,81; p=0,07), (obr. 31)

Naopak u samic napadených parazitoidem *T. seitneri* byl prokazatelně nižší počet průměrně vykladených vajec, než u samice zdravé (Z=3,20; p<0,01), (obr. 32).

Ani u *M. schwenkei* nebyla prokázána diference v průměrném počtu kladených vajíček v porovnání se samicí nenapadenou patogenem (Z=-1,15; p=0,25), (obr. 33).

Nejvyšší počet vajíček nakladený jednou samicí *I. typographus* byl zjištěn v Peci pod Sněžkou (cca 58), výrazně nižší v Horní Plané 2014 (cca 50) a nejméně u Prášil (téměř 30).

6. Diskuze

Nejvyšší počet vajíček nakladený jednou samicí *I. typographus* byl za studované období zjištěn na Horní Plané v létě 2015 a to přes 76, o něco nižší na lokalitě na Horní Plané na jaře 2015 a v Peci pod Sněžkou v roce 2016 (cca 58), výrazně nižší v Horní Plané 2014 a v Peci pod Sněžkou v roce 2014 (cca 50). O něco menší počet byl zjištěn v Peci pod Sněžkou v roce 2015, necelých 40 nejméně u Prášil a v Zálesí v roce 2016 (téměř 30).

Zjištěné průměrné hodnoty vajíček nakladených jednou samicí (32-76) se pohybují v rozpětí uváděného ostatními autory (Pfeffer 1954, Zumr 1995). Wermelinger 2004, Thalenhorst 1958, Martínek 1956, 1961, Zumr, 1995). Maximální střední hodnoty se jen na jedné lokalitě blížily 80 vajíček uváděných Wermenlingerem (2004), i když řada konkrétních snůšek tento počet překračovaly.

Délka matečné chodby velmi těsně korelovala s počtem nakladených vajíček na všech lokalitách. Tento těsný vztah je znám. Anderbrant (1990) jej definoval pomocí rovnice rovnicí y = 0,53x - 1,5, kde y je počet vajíček a x délka matečné chodby. Tuto závislost potvrdili i Matoušek et al. (2012). Pozitivní korelace mezi délkou matečné chodby a počtem nakladených vajíček sice nebyla tak silná jako u vztahu Anderbranta (1990), jehož rovnicí bylo vysvětleno 76 %. Mezi oběma rovnicemi je základní rozdíl v pozici absolutního členu. Matoušek et al. (2012) vytvořili i vícenásobný lineární regresní model, který mimo délky chodby, v sobě obsahuje i hustotu obsazení kmene. Tento model pak ukazuje na základě koeficientu determinace (R2) relativně nejlepší schopnost v predikci množství nakladených vajíček.

Rozdíly v plodnosti na jednotlivých lokalitách vycházejí pravděpodobně z početnosti lýkožroutů na studovaných lokalitách. Tento vztah zmiňuje řada autorů. S vysokými populačními hustotami klesá průměrný počet nakladených vajíček (Bombosch 1954, Thalenhorst 1958, Mills 1986, Švihra 1973, Berryman 1974, Anderbrant 1990, Matoušek et al. 2012).

Počtu vajíček odpovídá množství kůrovcového dříví evidovaného v jednotlivých okresech, kde leží lokality. Nejvyšší byl u Prášil (www.vulhm.cz), kde byly zjištěny nejnižší počty nakladených vajíček jednou samicí a naopak nejnižší těžby v okolí Prášil vedou k nejvyšší plodnosti. Podobná situace nastala také na lokalitě Pec pod Sněžkou v roce 2015 a Zálesí v roce 2016. V obou oblastech byly také vysoké kůrovcové těžby.

Zajímavé je, že v Peci pod Sněžkou byly v roce 2014 a 2016 podobné počty vajíček nakladených jednou samicí, nicméně vyšší než v roce 2015. To sice souvisí s vyššími

kůrovcovými těžbami (ne ovšem tak vysokými jako na Šumavě), ale menší počet vajíček v roce 2015 můžeme vysvětlit jen místní vyšší populační hustotu. Lokality totiž nemohly být v různých letech úplně identické.

Vyšší populační hustoty vedou k vyšší vnitrodruhové konkurenci. Vnitrodruhová konkurence je možná příčina nízkého počtu nakladených vajíček na jednu samici (Anderbrant 1990, Skuhravý 2002). Pokud je populační hustota vysoká, přirozeně se zvyšuje i konkurence mezi larvami. Tím se snižuje jejich šance na plný vývin a přežití. To vysvětluje menší počet vajíček na jednu samici (Anderbrant, 1990). Vnitrodruhová konkurence jako důsledek vysokých populačních hustot je tak považována za hlavní faktor ovlivňující mortalitu a plodnost (Mart et al. 1986, Anderbrant 1990, Wermelinger 2004, Faccoli, Bernardinelli 2011). Pokud je vyšší hustota populace, zkracuje se délka vývoje, ale larva musí dosáhnout minimální hmotnosti, připouštějící její následný vývoj (Mart et al. 1986). Z toho můžeme odvodit, že mortalita larev je způsobena vzájemnou konkurencí o prostor, i když je dokázáno, že se larvy v požercích snaží vzájemně vyhýbat (Mart et al. 1986). Z menších larev se vylíhnou menší dospělci s menší plodností.

U Horní Plané došlo k jevu, kdy se postupně průměrné počty vajíček nakladených jednou samicí zvyšovaly v jednotlivých studijních obdobích. To v souladu s výše vyslovenou hypotézou odpovídá výraznému poklesu kůrovcových těžeb na Horní Plané (M. Dušák, pers. comm.). Zřejmý pokles populačních hustot odrážela i hustota náletu studovaných lapáků.

Zjištěné druhy patogenů (mikroporidie *C. typographi*, virus *ItEPV*, a hromadinka *G. typographi*) jsou nejběžnější druhy patogenů u *I. typographus*, a jejich míra infekce může být často vysoká (Weiser et al, 2000, Weiser, 2002, Wegensteiner, 2004, Takov et al, 2010).

Mezi kůrovci a jejich patogeny existuje řada vzájemných interakcí. Nejvíce časté jsou parazitismus a foresie (Massey 1974), u které dochází pouze k přenesení patogenu na těle hostitele (Nickle 1973). Naopak parazitické patogeny se vyskytují v dutinách napadeného jedince. Například ve střevech, v hemocelu nebo vzácně v malpigických trubicích (Massey 1974).

U žádného z patogenů nebyl prokázán vliv na snížení plodnosti samic, dokonce ani v kombinaci s dalšími druhy patogenů či parazitů, pokud samice obsahovala více druhů.

Paradoxně samice napadené *G. typographi* kladly průměrně vyšší počet vajíček. Tento fakt nemá logické zdůvodnění a je pravděpodobně náhodným jevem.

G. typographi je komenzál ve střevě lýkožroutů, takže může při silné infekci střeva ucpávat (Lukášová, Holuša 2012) a naopak ovlivňovat tak zdravotní stav brouků.

Neogregarina *M. schwenkei*, která byla objevena ve střevech studovaných vzorků *I. typographus,* dlouhodobě napadá tukové tkáně brouků. I když nebyl jasně prokázán negativní vliv neogregariny na plodnost *I. typographus*, bylo zjištěno, že infikovaní jedinci, mají sníženou letovou schopnost a neopouštění mateřský strom. Nemohou tak dále napadat další stromy a zakládat matečné chodby (Holuša, Lukášová 2017).

Mezi velmi časté parazity kůrovců patří hlístice, které mohou ovlivňovat početnost lýkožroutů (Ruhm 1956, Massey 1974, Weiser, Mráček 1988). I když hlístice zpravidla nezabíjí svého hostitele, mohou značnou mírou ovlivnit jeho plodnost, letovou činnost, nebo zpozdit rojení (Massey 1956, 1960, Hoffard, Coster 1976, Kaya 1984). V naší studii však vliv na plodnost samic nebyl prokázán.

Přítomnost parazitoida *T.seitneri* vedla ke snížení počtu nakladených vajíček jednou samicí l. smrkového ve srovnání se samicemi nenapadenými. Larvální vývoje této vosičky probíhá v tělní dutině dospělých lýkožroutů, a postupně celou dutinu vyplňuje (Faccoli, 2000). Je tedy zřejmě, že při časné parazitaci brouků nalétlých na stromy docházelo ke zkrácení života a menšímu počtu nakladených vajíček.

7. Závěr

Na námi studovaných lokalitách v letech 2014 až 2016 bylo celkem shromážděno 1339 *I. typographus.* U odebraných samic byly identifikovány běžné patogeny a paraziti. V Peci pod Sněžkou jsme identifikovali patogeny a parazity hlístovky tělní, hlístovky střevní, *G. typographi, T. seitneri, C. diplogaster* a *ItEPV*. Na lokalitě Prášily se vyskytovaly patogeny a paraziti *T. seitneri, CH. typographi*, hlístovky střevní a hlístovky tělní, *G. typographi, C. diplogaster* a *ItEPV*. V Zálesí byly samice napadeny hlístovkami tělními a střevními, *ItEPV,* a *CH. typographi*. A na lokalitách u Horní Plané byly přítomny opět hlístovky tělní i střevní a *T. seitneri*.

Mezi počty nakladených vajíček a délkami chodeb byly pozitivní signifikantní regresní závislosti. Při srovnání počtu vajíček nakladenými jednotlivými samicemi zdravými ve srovnání se samicemi s hlístovkami či patogeny nebyl zjištěn rozdíl. Z toho je možno usuzovat, že hlístovky patogeny nemusejí mít vliv na plodnost samic l. smrkového. Naopak samice parazitované *T. seitneri* kladly signifikantně méně vajíček než samice zdravé.

8. Seznam obrázků a grafů

Obrázek č. 1: Označení lokalit, kde byly provedeny odběry (1- Pec pod Sněžkou 2- Prášily, 3- Horní Planá 4-Zálesí)……..…...……..…….……24

Obrázek č. 2: Lokalita Pec Pod Sněžkou….……...……24

Obrázek č. 3: Lokalita u Prášil……..……...……...…25

Obrázek č. 4 Lokality u Horní Plané……..……...……..25

Obrázek č. 5: Lokalita u Zálesí……...……25

Obrázek č. 6: Požerek *I. typographus* s larvami L3 (Pavlína Daňhelková)…..……...…26

Obrázek č. 7: Gametocysty *Gregarina typographi* v lumenu střeva *Ips typographus* (Lukášová,Holuša 2012)…….....27

Obrázek č. 8 : Silnostěnné cysty *Chytridiopsis typographi* nalezené v mesenteronu *Ips typographus* (Lukášová, Holuša 2012)……...…28

Obrázek č. 9: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Prášily v roce 2014 (K-S d=0,09, p<0,15; Lilliefors p<0,01; Shapiro-Wilk W=0,88; =0,00)…….....30

Obrázek č. 10: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Prášily v roce 2014 (y =46,8023 + 0,6376*x; r = 0,52; p = 0.00; r2 = 0,29)……..30

Obrázek č. 11: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Horní Planá v roce 2014 (K-S d=0,066, p> 0,20; Lilliefors p<0,01; Shapiro-Wilk W=0,97, p=0,008)…...…..31

Obrázek č. 12: Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Prášily v roce 2014 (y = 14,8261 + 0,4359*x; r = 0,52; p = 0.0000; r2 = 0,29)…….31

Obrázek č. 13: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Pec pod Sněžkou v roce 2014 (K-S d=,09738, p> 0,20; Lilliefors p<0,01; Shapiro-Wilk W=0,97, =0,08.....32

Obrázek č. 14: Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Pec pod Sněžkou v roce 2014 (y = 16,98 + 0,37*x; r = 0,5999; p = 0.0000; r2 = 0,36)…32

Obrázek č. 15: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Horní Planá 2015 (K-S d=0,065, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W=0,96; p=0,007)…….34

Obrázek č.16: Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Horní Planá v roce 2015 (y= 2,90 + 0,62*x; r= 0,08; p= 0,0; r²=0,65)…… …. 34

Obrázek č. 17: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Pec pod Sněžkou 2015 (K-S d= 0,06, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W= 0,96; p=0,007)……..…..…35

Obrázek č. 18: Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Pec pod Sněžkou v roce 2015 (y= 11,53 + 0,34*x; r= 0,60; p= 0,0; r²=0,36)……..…..35

Obrázek č. 19: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Horní Planá-

Chvalšiny 2015 (K-S d=0,19, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W=0,89; p=0,15)… ……36
Obrázek č. 20: Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Horní Planá- Chvalšiny v roce 2015 (y= 91,1 – 0,18*x; r= -0,15; p= 0,64; r²=0,02)… .36
Obrázek č. 21: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Zálesí 2016 (K-S d=0,10, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W=0,96; p=0,08)……. 37
Obrázek č. 22: Délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na Zálesí v roce 2016 (y= 9,71 +0,38*x; r= 0,58; p= 0,0; r²=0,33)……37
Obrázek č. 23: Počty vajíček nakladených jednou samicí na lokalitě Pec pod Sněžkou 2016 (K-S d=0,07, p<; Lilliefors p<; Shapiro-Wilk W=0,95; p=0,00)…….38
Obrázek č. 24: délka chodeb v souvislosti s počtem nakladených vajíček na lokalitě Pec pod Sněžkou 2016 (y= 3,07+ 0,58*x; r= 0,73; p= 0,0; r²=0,54)…….….38
Obrázek č. 25: Počty vajíček nakladených jednou samicí na všech zkoumaných lokalitách v letech 2014-2016 (Čtvereček…Průměr; krabice…±SD; tečkované linie… maximum-minimum)…….…..…..40
Obrázek č. 26: Vztah počtu nakladených vajíček jednou samicí na počet parazitů a patogenů zjištěných v jedné samici (y = 47,8364 - 1,3529*x; r = -0,04; p = 0,16; r2 = 0,001)..……....42
Obrázek č. 27: Vztah délky matečné chodby na počtu parazitů a patogenů zjištěných v jedné samici (y = 83,8366 - 1,0392*x; r = -0,02; p = 0,42; r2 = 0,001)…….……42
Obrázek č. 28: Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí se střevními hlístovkami……...43
Obrázek č. 29: Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí s tělními hlístovkami…….……..43
Obrázek č. 30: Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí s *Gregarina typographi*……...……...……..44
Obrázek č. 31: Počty vajíček nakladených jednou zdravou samici (0) a samicí s *Chytridiopsis typographi*……..…….44
Obrázek č. 32: Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí s *Tomicobia seitneri*……..……45
Obrázek č. 33: Počty vajíček nakladených jednou zdravou samicí (0) a samicí s *Mattesia schwenkei*…….……..45

Tabulka č. 1: Určení stupně odchytu na lapácích …… 15
Tabulka č. 2: Procentuální počet zastoupení různých druhů patogenu na třech zkoumaných lokalitách v roce 2014…….29
Tabulka č. 3: Procentuální počet zastoupení různých druhů patogenu na třech zkoumaných lokalitách v roce 2015 a 2016……...……..29
Tabulka č. 4: Počty studovaných samic (N) a průměrný počet vajíček nakladený jednou samicí (SE…směrodatná chyba)…….…….40
Tabulka č. 5: Srovnání průměrného počtu vajíček nakladených jednou samicí pomocí Newman-Keuls testu (MS = 391,84, df = 1148,0; Homogenní skupiny jsou označeny hvězdičkami)……41

9. Literatura

Anderbrant O. 1990. Gallery construction and oviposition of the bark beetle Ips typographus (Coleoptera: Scolytidae) at diff erent breeding densities. Ecological Entomology, 15: 1-8.

Anderbrant O., Schlyter F., Birgersson G. 1986. Intraspecifi c competition aff ecting parents and off spring in the bark beetle Ips typographus. Oikos, 45: 89-98.

Annila, E., 1969: Influence of temperature opon the development and voltinism of Ips typographus L. (Coleoptera, Scolytidae). Ann. Zool. Fen., 6: 161–208.

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 stas. Forest Ecology a Management 159: 73-86.

Bakke, A., Austra, D., Pettersen, H., 1977: Seasonal flight aktivity a attack pattern of Ips typographus in Norway under epidemic conditions. Meddr. Norsk. Inst. Skogforsk., 33.6: 256-268.

Bekampfung. Mitt. Biol. Bundesanst. Law. Forstw., Berlin, vol., 267: 94–100.

Berryman A. A. 1974. Dynamics of bark beetle populations: towards a general productivity model. Environmental Entomology, 4: 579-585.

Bombosh, S., Dedek, W., 1994: Integrierter Pfl anzenschutz gegen Ips typographus (L.). Kombination von Pheromonen und dem systemischen Insektizid Methamidophos (IPIDEX). Z. Pfl krankh. Pfl schutz., vol. 101: s. 508-518.

Bombosch S. 1954. Zur Epidemiologie des Buchdruckers (Ips typographus L.). In: Wellenstein G. (ed.): Die Grosse Borkenkalamitat in Sudwestdeutschland 1944-951. Ringingen, Forstschutzstelle Sudwest: 239-283.

Borkenkafer- Gefahren nach Sturmschaden: Moglichkeiten und Grenzen einer integrierten

Burjanadze M., Goginashvili N. 2009. Occurrence of pathogens and nematodes in the spruce bark beetles, Ips typographus (Col., Scolytidae) in Borjomi gorge. Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences, 3: 145-149.

Coeln, M., Niu, Y., Fuhrer, E., 1996: Entwicklung von Fichtenborkenkafern in Abhangigkeit von thermischen Bedingungen verschiedener montaner Waldstufen (Coleoptera: Scolytidae). Entomol. Gener., 21: 37–54.

Dedek W., Pape, J., 1990: Umweltschonendes Abschöpfen von Borkenkäfern in der DDR. Allg. Forst. Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge, vol. 45: 357-359.

Drumont, A., Gonzales, R., de Windt, N., Gregorie, J. C., de Proft, M., Seutin, E., 1992: Semiochemicals a the integrated management of Ips typographus (L.) (Col., Scolytidae) in Belgium. J. Appl. Entomol., 114: 333–337. Weiser J.,

Dubbel, V., 1993: Uberlebensrate von Fichtenborkenkafern bei maschineller Entrindung. Allg. Forst. Z. Waldwirtsch. Umweltvorsorge, 48: 359–360.

Duelli, P., Zahradník, P., Knížek, M., Kalinová, B., 1997: Migration in spruce bark beetles (Ips typographus L.) a the efficiency of pheromone traps. Journal of Applied Entomology, 121: 297–303.

Dutilleul, P., Nef, L., Frigon, D., 2000: Assessment of site characteristics as predictors of the vulnerability of Norway spruce (Picea abies Karst.) stas to attack by Ips typographus L. (Col., Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 124: 1–5.

Eriksson, M., Neuvonen, S., Roininen, H., 2008: Ips typographus (L.) attack on patches of felled trees „Wind-felled“ vs, cut trees and risk of subsequent mortality. For. Ecol. Manag., 255: 1336-1341.

Faccoli M., Bernardinelli I. 2011: Breeding performance of the second generation in some bivoltine populations of Ips typographus (Coleoptera Curculionidae) in the south-eastern

Faccoli, M. 2000: Notes on the biology and ecology of Tomicobia seitneri (Ruschka) Hymenoptera: Pteromalidae), a parasitoid of Ips typographus (L.) (Coleoptera: Scolytidae). Frustula Entomologica, 23: 47–55.

Faccoli, M. a Stergulc, F., 2004: Ips typographus (L.) pheromone trapping in south Alps:spring catches determine damage thresholds. Blackwell Verlag, Berlin., 128 (4): 307–311.

Faccoli, M., 2002: Winter mortality in sub-corticolous populations of Ips typographus (Coleoptera, Scolytidae) and its parazitoids in the south-eastern Alps. Anzeiger Fur Schadlingskunde-Journal of Pest Science, 75: 62-68.

Fleischner A., 1975: Lýkožrouti čili korovci (Bostrychus typographus L.) v Šumavě a jejich nepřátelé. Vesmír 4:97 – 99, 111 – 114, 128 – 129.

Funke, W., Petershagen, M., 1991: Zur Orientierung und zur Flugaktivitat von Ips typographus L. und Trypodendron lineatut Ol. (Scolytidae). In: Wulf, A., Kehr, R., (Eds.),

Göthlin, E., SCchroeder, L. M., LindelÖw, A., 2000: Attacks by Ips typographus a Pityogenes chalcographus on windthrown spruces (Picea abies) during the two years following a storm felling. Sca. J. For. Res., vol. 15, s. 542-549.

Grégoire J. C., Evans H. F. 2004: Damage and control of BAWBILT organismus–an overview. In: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégoire J. C., Evans H. F. (eds): Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, the Netherlands, 19–37.

Hoffard W. H., J. E. Coster 1976. Endoparasitic Nematodes of Ips Bark Beetles in Eastern Texas. - Environmental Entomology, 5 (1): 128-132(5).

Holuša J., Weiser J. 2006. Biologické postupy boje s lesními škůdci. Zpravodaj ochrany lesa, 11: 18-23.

Hulcr, J., 2003: Kůrovci miláčci evoluce. Spojenecká armáda lýkožroutů a hub proti stromu. Vesmír, 82: 692-696.

Hulcr, J., 2004: Interakce populací lýkožrouta smrkového Ips typographus L. a jeho predátorů zprostředkované semiochemikáliemi; magisterská dipl. práce, Biologická fakulta Jihočeké univerzity v Českých Budějovicích.

Chararas, C., 1962: Étude biologiue des scolytides des coniferes. Paris: Le Chevalier, 556 pp.

Jakuš, R., Blaženec, M., 2002: Influence of proportion of (4S)-cisverbenol in pheromone bait on Ips typographus (Col., Scolytidae) catch in pheromone trap barrier and in single traps.J. Appl. Entomol., vol. 126, s. 306-311.

Jakuš, R., Grodzki, W., Ježik, M., Jachym, M., 2003: Definition of spatial patterns of bark beetle Ips typographus (L.) outbreak spreading in Tatra Mountains (Central Europe), using GIS. In: MCMANUS, M., LIEBHOLD, A., (Eds.), Ecology, Survey a Management of Forests Insects, Proceedings of the conference, USDA Forest Service, GTR NE-311: 25-32.

Karpinsky, J. J., 1935: Przyczyny organiczajace rozmnazanie sie kornikov drukarzy (Ips typographus L. a Ips duplicatus Sahlb.) w lese pierwotnym. IBL Warszawa, Rozprawy a sprawozdanie, Nr. 15: 86 s.

Kaya H. K. 1984. Nematode parasites of bark beetles. In: Nickle W. R. (eds.): Plant and insect nematodes. New York, Marcel Dekker, Inc.: 727-754.

Klimeczek, D., Vitté, J. P., 1989: Tierische Schadlinge. Pp. 40 -133. In: Dchmidt – Vogt H. (ed.): Die Fichte. Ba II/2. Krankheiten, Schaden, Fichtens terben. Hamburg und Berlin: P. Parey, 608 pp.

Křístek, J., 2002: Ochrana lesů a přírodního prostředí. Písek: Matice lesnická. 386 s. ISBN 80-86271-08-0.

Kudela, M., 1946: Hmyzové kalamity v ČSR na jehličnatých dřevinách v letech 1918 – 1945. Sborník ČSAZ, 19: 330 -340.

Kudela, M., 1980: Vliv kalamit na stav lesů v minulosti. Památ. A Přír. 5: 228 – 233.

Kuhn, W., 1949: Das Massenauftreten des achtzahnigen Fichtenborkenkafers Ips typographus L. nach Untersuchungen in schweizerischen Waldungen 1946 bis 1949. Mitt. Schweiiz. Anst. Forstl. Versuchswessen, 26: 245 – 330.

Lieutier F., Brinnoas F., Sauvard D., Galet C., Yart A., Brunet M., Christiansen E.,Solhein H., Berrymann A., 1997: Phenolie compounds as predictors of Norway spurceresistence to bark beetles. USDA, Forest Service. General Technical Report, NE 236: 215 –2163.

LindelÖw, A., Schroeder, M., 2001: Spruce bark beetle, Ips typographus (L.), in Sweden:monitoring a risk assessment. J. For. Sci. 47, 40–42.

Lobinger, G., Skaluta, U., 1996: Untersuchungen zum Einfluss von Sonnenlicht auf das Schwärmverhalten von Borkenkäfern. Anz. Schädl. kd. Pflanzenschutz Umweltschutz., 69:83-185.

Lukášová K., Holuša J. 2011. Gregarina typographi (Eugregarinorida: Gregarinidae) in the bark beetle Ips typographus (Coleoptera: Curculionidae): changes in infection level in the breeding system. Acta Protozoologica, 50: 311-318.

Lukášová K., Holuša J., 2012. patogeny lýkožroutů rodu Ips (Coleoptera: Curculionidae Scolytinae): Review. Zprávy lesnického výzkumu, 57, 2012 (3): 230-240.

Lukášová K., Holuša J., 2012. Patogeny lýkožroutů rodu Ips (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): Review. Zprávy lesnického výzkumu, 57, 2012 (3): 230-240.

Luštinec, J., Žárský, V., 2003: Úvod do fyziologie vyšších rostlin. Karolinum, Praha, 262 pp.

Mart C. M., De Jong & Grijpma P., 1986: Competition between larvae of Ips typographus. Entomologia Experimentalis et Applicata, 41: 121-133.

Martínek V. 1956. Příspěvek k osvětlení problému sesterského pokolení u kůrovce Ips typographus L. Lesnictví, 29: 615-643.

Martínek V. 1961. Problém natality a gradace kůrovce Ips typographus L. ve střední Evropě. Rozpravy ČSAV, 71: 77 s.

Massey C. L. 1974. Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. united States department of Agriculture. Washington DC: US Government Printing office.

Massey C. L. 1956. Nematode parasites and associates of the Engelmann spruce beetle (Dendroctonus engelmanni Hopk.). - Proceedings of The Hemlmitological Society of Washington, 23 (1): 14-24.

Massey C. L. 1960. Nematode parasites and associates of the California five-spined engraver, Ips confusus (Lec.). - Proceedings of The Hemlmitological Society of Washington, 27 (1): 42-44.

Matoušek P., Modlinger R., Holuša J., Turčáni M. 2012. Počet vajíček nakladených lýkožroutem smrkovým Ips typographus (L.) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) na stromových lapácích: vliv vybraných faktorů. Zprávy lesnického výzkumu, 57, (2): 126132.

Mills N. J. 1986. A preliminary analysis of the dynamics of within tree population of Ips typographus (L.) (Coleoptera:Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 102: 402-416.

Nickle W. r. 1973. Identification of Insect Parasitic Nematodes- A rewiew. – Experimental Parasitology, 33 (2): 303-317. oldHam j. n. 1930. On the infestation of elm bark beetle (Scolytidae) by a nematode, Parasitylenchus scouti n. sp. – Journal of Helmithology, 8 (4): 239-248.

Peltoten, M., 1999: Windthrow a dead-staing trees as bark beetle breeding material at forest-clearcut edge. Scainavian Journal of Forest Research, 14 505–511.

Pfeffer A. 1954. Kůrovec lýkožrout smrkový a boj proti němu. Praha, SZN: 46 s.

Raffa K. F., Berryman A. A. 1983. Th e role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). Ecological Monographs, 53: 27-49.

Reddemann, J., Schopf, R., 1996: Zur Bedeutung von Monoterpenen bei der Aggregation des Buchdruckers Ips typographus (Coleoptera: Scolytidae: Ipinae). Entomol. Gen., 21: 69–80.

Ruhm W. 1956. The Nematodes of Bark Beetles. – Parasitologische Schriftenreihe, 6,: 1-437.

Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark analysed using GIS. Forest Ecology a Management, 148: 31–39.

Schopf, R., Köhler U., 1995: Untersuchungen zur Populationsdynamik der Fichtenborkenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. Nationalpark Bayerischer Wald – 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald, Neuschönau, 88–110.

Skuhravý V., 2002: Lýkožrout smrkový Ips typographus (L.) a jeho kalamity (Der Buchdrucker Ips typographus L. und seine Kalamitäten. Spruce bark beetle Ips typographus and its outbreaks). 1.vyd. Praha, Agrospoj, 196 pp.

Švihra P. 1973. K populačnej dynamike lýkožrúta smrekového Ips typographus L. v oblasti

Takov D., Pilarska D., Wegensteiner R. 2010. List of protozoan and microsporidian pathogens of economically important bark beetle species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Europe. Acta Zoologica Bulgarica, 62: 201-209.

Thalenhorst W. 1958. Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers Ips typographus L. Frankfurt, Sauerländer: 126 s.

Turčáni, M., Holuša, J, Kalinová, B., Hlásny, T., Nakládal, O., Modlinger, R., Matoušek, P., Mašánková, K., Zajíčková, L., Kovářová, I., Nádraská, M., Krupa,M., Lukášová, K., Lubojacký, J., Půža, V., Zahradník, 2009: Studium a optimalizace skutečné efektivity obranných opatření proti lýkožroutu smrkovému v různých gradačních fázích, Neperiodická zpráva za rok 2008 Praha, XII/2009 Výzkumný projekt NAZV-QH81136.

Wegensteiner R. 1994. A new Entomopoxvirus in the bark beetle Ips typographus (Coleoptera, Scolytidae) in Czechoslovakia. Zeitschrift für angewandte Zoologie, 80: 425-434.

Wegensteiner R., Weiser J. 2004. Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in Ips typographus L. (Col, Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. Journal of Pest Science, 77: 221-228.

Weichmann, L., Raven, H. P., 2001: The spread of Ips typographus (L.) (Coleoptera,

Weiser J. 1954. Contributions tot he knowledge of Ips typographus parasites, I. Věstník. Československé Zoologické společnosti, 19: 217-224

Weiser J. 1966. Nemoci hmyzu. Praha, Academia: 556 s.

Weiser J. 2002. Patogenní organismy. In: Skuhravý V. (ed.): Lýkožrout smrkový (Ips typographus L.) a jeho kalamity. Praha, Agrospoj: 97100.

Weiser J., Holuša J., Žižka Z. 2006. Larssoniella duplicati n.sp. (Microsporidia. Unikaryonidae), a newly described pathogen infecting the double-spined spruce bark beetle, Ips duplicatus (Coleoptera, Scolytidae) in the Czech Republic. Journal of Pest Science, 79: 127-135.

Weiser J., Pultar O., Žižka Z. 2000. Biological protection of forest against bark beetle outbreaks with poxvirus and other pathogens. IUAPPA, Section B, 12: 168-172.

Weiser J., Z. Mracek 1988. Parasitic nematodes of the insects. Prague, Czech Republic (Academia). 258 p.

Weissbacher A., 1999: Borkenkafer im Nationalpark Bayerischer Wald. LWF-aktuell Nr. 19, 13–17.

Wermelinger B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle Ips typographus – a review of recent research. Forest Ecology and Management, 202: 67-82.

Wermenlinger, B., 2004: Ecology a management of the spruce bark beetle Ips typographus – a review of recent research. For. Ecol. Management, 202: 67-82.

Wermenlinger, B., Seifert, M., 1998: Analysis of the temperature dependent development of spruce bark beetle Ips typographus L. (Coleoptera, Scolitidae). J. Appl. Ent., 122: 185-191.

Weslien, J., 1992: Monitoring Ips typographus (L.) populations a forecasting damage. J. Appl. Entom., 114: 338–340.

Weslien, J., LindelÖw, Å., 1990: Recapture of marked spruce bark beetles (Ips typographus) in pheromone traps using area-wide mass trapping. Can. J. For. Res., 20: 1786 1790.

Zahradník P., Knížek, M., 2000: Lýkožrout smrkový – Ips typographus (L.), Lesnická práce, 10: 8 pp.

Zahradník, P., 2006: Základy ochrany lesa v praxi. 2. vydání. Lesnická Práce, Kostelec n. Č. L., 128 pp.

Zhang, Q. H., Schlyter, F., Aerson, P. 1999: Green leaf volatiles interrupt pheromone response of spruce bark beetle Ips typographus. Journal of Chemical Ecology 25: 2847–2861.

Zumr V. 1982a: Hibernation of spurce bark beetla, Ips typographus (Coleoptera, Scolytidae) in soil littre in natural and cultivated Picea – stands. Acta Ent.. Bohemoslov-79: 101 – 166.

Zumr V. 1995. Lýkožrout smrkový – biologie prevence a metody boje. Písek, Matice lesnická: 131 s.

Zumr, V., 1985: Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (Ips typographus) a ochrana proti němu. Academia. Praha. 116 p.

Internetové zdroje: www.vulhm.cz