



Zemědělská  
fakulta  
Faculty  
of Agriculture

Jihočeská univerzita  
v Českých Budějovicích  
University of South Bohemia  
in České Budějovice

# JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

Katedra rostlinné výroby

## Bakalářská práce

Přirození nepřátelé lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*)

Autor práce: Jiří Bárta

Vedoucí práce: Ing. Andrea Bohatá, Ph.D.

České Budějovice  
2021

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracoval pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích dne .....

.....  
Podpis

## Abstrakt

Kůrovci (*Scolitynae*) patří mezi nejvýznamnější škůdce lesních porostů, kde způsobují rozsáhlé škody zejména ve smrkových monokulturách. Jejich negativní vliv spočívá v napadení hostitelského stromu, jenž je jeho zdrojem potravy a zároveň mu poskytne prostor pro rozmnožování. Kůrovec je schopen mít při vhodných teplotních podmínkách i několik generací do roka. Za jednoho z nejrozšířenějších je považován lýkožrout smrkový (*Ips typographus*). Tento druh je schopen vyhledávat oslabené a abioticky poškozené stromy. Integrovaná ochrana lesa zahrnuje několik účinných metod proti kůrovci. Mezi nejvíce používané metody patří instalace lapačů, lapáků a otrávených trojnožek. Lýkožrouta smrkového reguluje v populaci mnoho přirozených nepřátel. Od parazitoidů jako *Coeloides bostrichorum* a *Rhopalicus tutela* a predátorů *Thanasimus formicarius* a *Medetera* spp., až po patogenní mikroorganismy, jako jsou entomopatogenní viry, bakterie, prvoci, mikrosporidie a především entomopatogenní houby náležející do řádu *Hypocreales*. Nejvýznamnějším druhem je houba *Beauveria bassiana*, která má největší potenciál v biologické ochraně smrkových porostů.

**Klíčová slova:** kůrovci, *Ips typographus*, přirození nepřátelé, predátoři, parazitoidy, patogenní mikroorganismy

## **Abstract**

Bark beetles (Scolitynae) are among the most important pests of forest stands, where they cause extensive damage, especially in spruce monocultures. Their negative effect is to attack the host tree, which is its source of food and at the same time provides them with space for reproduction. The bark beetle is able to have several generations per year under suitable temperature conditions. One of the most widespread is considered to be the European spruce bark beetle *Ips typographus*. This species is able to search for weakened and abiotically damaged trees. Integrated Pest Management of forests includes several effective methods against bark beetles. The most used methods include the installation of feromone traps, traps trees and poisoned tripods. The European spruce bark beetle is in their population regulated by many natural enemies. From parasitoids such as *Coeloides bostrichorum* and *Rhopalicus tutela* and predators *Thanasimus formicarius* and *Medetera* spp. to pathogenic microorganisms such as entomopathogenic viruses, bacteria, protozoa, microsporidia and especially entomopathogenic fungi belonging to the order *Hypocreales*. The most important species is the fungus *Beauveria bassiana*, which has the greatest potential in the biological protection of spruce stands.

**Keywords:** bark beetles, *Ips typographus*, natural enemies, predators, parasitoids, pathogenic microorganisms

## **Poděkování**

Tímto bych rád poděkoval své vedoucí bakalářské práce Ing. Andree Bohaté, Ph.D., za odborné vedení práce a cenné rady, které mi věnovala v průběhu zpracování závěrečné práce. Zároveň si vážím podpory své rodiny, kterou mi poskytovala během studia.

## Obsah

Úvod.....	7
1 Kůrovci ( <i>Scolytinae</i> ) .....	8
2 Lýkožrout smrkový ( <i>Ips typographus</i> ).....	13
3 Přirození nepřátelé lýkožrouta smrkového.....	16
3.1 Patogenní mikroorganismy.....	16
3.1.1 Entomopatogenní viry.....	16
3.1.2 Entomopatogenní bakterie .....	18
3.1.3 Protozoa.....	19
3.1.4 Právě houby.....	20
3.1.5 Hlístice .....	27
3.2 Makroorganismy .....	28
3.2.1 Predátoři .....	28
3.2.2 Parazitoidy.....	29
4 Diskuse.....	32
5 Závěr .....	37
6 Seznam použité literatury.....	38

---

## Úvod

Mezi nejčastější kalamitní škůdce ve střední Evropě patří lýkožrout smrkový (*Ips typographus*). První zmínky o tomto druhu v českých zemích byly poprvé zaznamenány na Křivoklátsku v letech 1782-1784. Tento druh měl v historii i dnes na svědomí veliké hospodářské škody. I přes rozsáhlé studie tohoto druhu je stále středem pozornosti lesnické praxe a v hledáčku zemědělských a lesnických vědců. Neustálá přítomnost tohoto kůrovce si vyžaduje navržení a vymezení strategie, jež by škodám jím způsobeným zamezila (Kula 2014).

V České republice začala kůrovcová kalamita ve větším rozměru na přelomu 20. a 21. století. První vlnu v novodobé historii datují odborníci k období po suchu v roce 2003. Toto období trvalo až do roku 2010. Od té doby stihl kůrovec napáchat velké množství škod na oslabených stromech smrku, které se kvůli suchu nemohly kůrovci ubránit. Druhá vlna začala v roce 2015 na severní Moravě a trvá víceméně dodnes. Kvůli přemnožení je dnes lýkožrout smrkový ze zákona považován za kalamitního škůdce.

Důvodů vzniku kůrovcové kalamity na území České republiky je více. Prostředí pro dobré životní podmínky kůrovce spolupůsobilo například vysazování smrkových monokultur na počátku 20. století. Jsou to právě smrkové monokultury, jež jsou nejnáchylnějšími ekosystémy k bořivému větru a zátěži sněhem. Smrk se navíc často sází na nevhodných místech, která jsou podmáčená nebo naopak vysychavá, stromy jsou vystavené zvěři, jež je např. loupáním může poškodit a následně zapříčinit napadení houbami či dřevokazným hmyzem (Kula 2014). Změny klimatických podmínek, jež způsobují suchá období, větrné poryvy a v neposlední řadě i špatné postupy manažerů, kteří mají na starosti řízení lesního hospodářství při kalamitě, jsou také jedněmi z příčin napadení dřevin kůrovcem.

Lýkožrout smrkový má své přirozené nepřátele, mezi něž patří entomopatogenní viry a bakterie, prvoci, pravé houby, mikrosporidie, hlístice, parazitoidi a predátoři. Tato práce se bude blíže věnovat právě těmto pro lýkožrouta nepřátelským druhům.

---

## 1 Kůrovci (*Scolytinae*)

Kůrovci (*Scolytinae*) jsou velmi rozšířená a rozmanitá podčeleď nosatcovitých brouků z čeledi *Curculionidae*, jejichž biologický život je spjat s rostlinami či stromy. Jsou to jedinci, kteří jsou rozšířeni po celém světě a bývají spojováni s mnoha skupinami suchozemských rostlin, se všemi jejich jednotlivými částmi, a obrovským souborem bezobratlých a mikrobiálních symbiontů. Kůrovce lze rozdělit na skupiny, do nichž se řadí lýkohuby, bělokazi a lýkožrouty. Kůrovcovití se živí lýkem stromů a na napadeném stromu se rozmnožují. Vytváří specifické požerky, jimž se říká galerie. Některé druhy můžeme nalézt i na stoncích rozličných bylin nebo keřů, popřípadě i na plodech různých rostlin. Typickým příkladem je kůrovec *Hypothenemus hampei*, který poškozují plody kávovníku (Follett et al. 2016, Ruiz-Cárdenas & Baker 2010). Kolem 6000 druhů podčeledi *Scolytinae*, z toho kolem 600 druhů bylo popsáno v Severní Americe a 600 druhů v Palearktické oblasti. V Evropě se počet druhů pohybuje mezi 250 až 300. Uvádí se, že na ostrově Borneo se vyskytuje kolem 600 druhů kůrovců, ale ne všechny druhy byly zatím popsány.

Distribuce kůrovců po celé planetě závisí na mnoha faktorech. Nejdůležitějším faktorem je podnebí dané oblasti a zároveň výskyt hostitelských rostlin, dřevin (Knížek & Beaver 2004). Mezi nejvýznamnější zástupce kůrovců jsou bělokaz pruhovaný, *Scolytus multistriatus* (Marsham, 1802), lýkohub sosnový, *Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758), lýkožrout smrkový, *Ips typographus* (Linnaeus, 1758), lýkožrout severský, *Ips duplicatus* (Sahlberg, 1836), lýkožrout lesklý, *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761), a další (Holuša et al. 2010).

Vývoj mnoha druhů kůrovců podčeledi *Scolytinae* probíhá v krytosemenných rostlinách (Wood & Bright 1992). Převážná většina druhů svůj biologický vývoj spojuje s kmenem, existují však i druhy, jež se rozmnožují v kořenech nebo větvích stromů. Existují však i druhy, které se krmí mimo mateřskou chodbičku, jako například některé druhy lýkohubů rodu *Tomicus* (Långström 1983, Kirkendall et al. 2008) a *Pseudohylesinus* (Stozsek & Rudinsky 1967). Mezi kůrovci se nachází monofágní nebo polyfágní druhy. Monofágní druhy mají úzký okruh hostitelů, respektive jsou spojovány s jedním druhem dřeviny nebo jsou schopny napadat různé druhy hostitele v rámci jednoho rodu. Oligofágní kůrovci napadají hostitelské druhy dřevin v rámci jedné čeledi a polyfágní druhy jsou schopny napadat dřeviny v rámci různých čeledí.



---

Mezi významné monofágní druhy patří například *Phloeotribus liminaris* (hostitel *Prunus*) a *I. subelongatus* (hostitel *Larix gmelinii*), mezi oligofágní druhy patří například *Dactylotrypes longicollis* (hostitel palmová semena) a *Cyclorhipidion bodoanum* (hostitel *Fragacea* spp.). Mezi polyfágní druhy poté patří zejména ambrosia brouci (Huber et al. 2009, Kirkendall & Faccoli 2010, Li et al. 2013).

Pro kůrovcovité (*Scolytidae*) je typická jejich dlouhá evoluční historie (Cognato & Grimaldi 2009). Charakteristický je pro ně snížený noseček, který slouží k adaptaci na život pod kůrou stromů nebo v rostlinných pletivech hostitele. Typickým znakem je pro kůrovcovité válcovitý tvar těla s krátkými končetinami a tykadly, jež slouží k orientaci v chodbičkách napadených stromů nebo kůry. Součástí hlavy jsou mohutná kusadla. Jednotlivé druhy mají různé morfologické modifikace některých částí těla. Například modifikace hlavy u dřevokazů rodu *Trypodendron* spp. nebo nohou u druhů rodu *Dendroctonus* spp. V tomto případě jim modifikované nohy slouží k odstraňování fragmentů z chodbiček, k zablokování přístupu příbuzným druhům jakožto konkurentům nebo se takto brání proti přirozeným nepřítelům, zejména predátorům a parazitoidům (Wood S.L. 1982).

Ve strukturách lesního hospodářství a rozšířených biomech hrají kůrovci zásadní roli. Faktory působící přímo na kůrovce jsou rozmanité. Jsou to kupříkladu biologická rozmanitost, struktura půdy, hydrologie, koloběh živin či narušené prostředí. Antropogenní aktivity mění prostředí a genetický základ, ve kterém na sebe kůrovci, jejich hostitelské rostliny a symbionty navzájem působí (Cognato 2000, Cognato & Grimaldi 2009, Wood S.L. 1982).

Kůrovci, respektive lýkožrout smrkový, jsou součástí smrkových porostů a v době, kdy nebyl přemnožen, hrál v těchto porostech nezastupitelnou roli. Lýkožrout smrkový obecně plní v přirozeném lese roli strážce, protože si přednostně vybírá staré, poškozené nebo oslabené smrky. Oslabené nebo poškozené smrky je schopen vyhledávat na základě látek, jež stromy produkují (Křístek, 1997). U oslabených stromů se vlivem chemických změn uvolňují do prostředí terpeny a terpenoidy, které jsou součástí pryskyřice. Tyto látky slouží jako signály k rozpoznání hostitele a na základě gradientu dospělci hostitele vyhledají a následně ho napadnou (Kalinová 2009, Tommeras & Mustaparta 1987).

Zdravé stromy se umějí proti kůrovcům bránit, a to tak, že při proniknutí dospělého pod kůru jsou poškozeny pryskyřičné kanálky, ze kterých se uvolňuje míza, a ta dospělého přilepí ke stromu a ten následně umírá. Zdravý strom při napadení kůrovcem

---

zároveň vylučuje terpeny a fenoly, jež jsou pro kůrovce jedovaté. Schopnost smrku produkovat obranné látky závisí na jeho zdravotním stavu. Zdravý strom je schopen se ubránit i většímu množství dospělců, zatímco oslabený strom má obranné schopnosti daleko menší, a tím je při rojení dospělci lýkožrouta snadněji napaden. Nicméně při kalamitním přemnožení tohoto škůdce je i zdravý a silný strom snadno napaden (Křístek 1997, Zahradník 2004, Martikainen al. 1999). Wermelinger (2004) uvádí, že smrky vyskytující se ve smíšených porostech mají vyšší primární tok pryskyřičných látek než stromy ve smrkových monokulturách.

Rojení je proces, při kterém hromadně dospělci kůrovce opouštějí napadený strom, kde se vyvinuli. Během rojení aktivně vyhledávají nové hostitele, tam se začnou rozmnožovat a jejich potomstvo na nich prodělá nový vývojový cyklus. Během roku je několik rojení a doba, kdy k rojení dochází, závisí na mnoha faktorech, zejména pak na teplotě, resp. průběhu počasí během roku. Dalším důležitým faktorem je nadmořská výška oblasti, kde se kůrovci vyskytují, i expozice lesa, resp. porostových stěn. Jarní rojení se vyskytuje, záleží na jednotlivých rocích, v nižších nadmořských výškách obvykle koncem dubna až počátkem května. Ve vyšších nadmořských výškách, horských oblastech, je rojení opožděno, protože teplota hraje při rojení velmi důležitou roli. Letní rojení nastává po 8 až 10 týdnech po počátku jarního rojení. Je evidentní, že průběh počasí může tuto dobu zkrátit nebo naopak prodloužit. Letní rojení se může dít od poloviny června do počátku srpna (Zumr, 1985).

V posledních letech, při velmi suchých a teplých létech, se v přírodě rojí kůrovci i třikrát do roka. Vše je dáno právě tím, že za posledních několik let došlo k oteplení. Zároveň došlo všeobecně ke ztrátě vody, kdy stromy strádají, a tak můžeme pozorovat přemnožení kůrovce. K případnému třetímu rojení může docházet na přelomu srpna a září. Skutečností je ovšem fakt, že vývoj nově založené generace zůstává v daném roce zpravidla nedokončen, ale pro jarní rojení v následujícím roce jsou vyvinutí brouci připraveni již k vyrojení (Anonym 1).

Rojící se brouci zpravidla tedy napadají starší stromy, které mají průměr kmene kolem 30 cm, kdy se tento průměr měří ve výšce 1,3 m od báze stromu (Zumr 1995). Lýkožrout smrkový nejraději napadá chřadnoucí nebo čerstvě poražené stromy anebo polomové dříví. Této skutečnosti se využívá v obranných opatřeních, kdy se používají lapáky, což jsou čerstvě poražené stromy, které se využívají k monitoringu rojení kůrovců nebo také jako kurativní opatření. Mezi další obranné opatření se řadí i používání trojnožek, jež jsou opět sestaveny z čerstvě poražených stromů. Obecně lze říci,

---

že dřevo a kůra stromu nejsou nejvýživnějším zdrojem potravy pro kůrovce. Vnitřní kůra a také floém však pro kůrovce představují nutričně hodnotné živiny (Ayres et al. 2000, Bleiker & Six 2007).

V případě, že jsou napadeny i zdravé stromy, dochází k významnému přemnožení kůrovce, což se odehrává v posledních letech nejen na území České republiky. K významnému přemnožení kůrovců napomáhají různé přírodní kalamity, jež jsou dlouhodobým problémem nepůvodních smrkových monokultur (Faflák 2010). Po orkánu Kyrrill, který zasáhl Evropu v lednu 2007, došlo k poškození rozsáhlých ploch smrkových porostů, což následně zapříčinilo další přemnožení lýkožrouta smrkového po celé Evropě. Na území Šumavy bylo odhadnuto celkové množství polomů a vývrátů na cca 700 tisíc m<sup>3</sup>. Polomy a vývraty smrků byly hostitelským zdrojem pro vývoj lýkožrouta smrkového a vlivem nízkého zastoupení přirozených nepřátel na těchto území nedocházelo k přirozené regulaci alespoň částí populací lýkožrouta smrkového (Faflák 2010, Vacek & Podrázský 2008).

Lýkožrout smrkový během rojení nejčastěji napadá porostové stěny, které jsou osluněné. Při přemnožení nalétávají dospělci *I. typographus* na smrky i uvnitř porostů. Na stromě se začnou zavrtávat pod kůru zejména do míst, kde je rozhraní suchých a zelených větví, odkud se následně šíří do spodních částí kmene nebo naopak se šíří do horních částí kmene. U dospělců, kteří se šíří během rojení, se uvádí, že napadají korunovou část kmene (Křístek & Urban 2004). Různé druhy kůrovců se mohou vyskytovat v jiných (různých) částech stromu. Například lýkohub matný (*Polygraphus poligraphus*) nalétává na strom po celé jeho délce kromě prvních dvou metrů kmene, ty ale naopak osídluje dřevokaz čárkovaný (*Trypodendron lineatum*) (Knížek 2011). Některé druhy najdeme především ve vrcholových částech stromu, kdy horní část koruny napadá lýkožrout severský (*Ips duplicatus*) a horní část kmene lýkožrout menší (*Ips amitinus*). Lýkožrout menší dává přednost částem stromu, kde je tenčí vrstva kůry. Na základě závrťů je těžké rozpoznat, jaký z kůrovců napadl daný strom. Lýkožrout lesklý (*Pityogenes chalcographus*) napadá spíše porosty mlazin a nálet je patrný na vrcholcích koruny, nicméně tento druh je schopen napadat i větve stromů (Sauvard 2007, Křístek & Urban 2004).

Napadení stromu lze pozorovat na základě přítomnosti závrťových otvorů, z nichž odpadávají drtinky. V případě, že strom není schopen se bránit, a nedojde tedy k zalití dospělců pryskyřicí, se na kůře stojících stromů začnou objevovat hromádky drtinek,

---

které jsou slepené mízou. Tyto drtinky vyhrnují ven z chodbiček na povrch kůry dospělci při svém zavrtávání se do kůry stromu (Wermelinger 2004). Další viditelné příznaky napadení stromu jsou v pozdější fázi po infestaci patrné na jehličí, kdy dochází k barevným změnám. Při větší infestaci začne jehličí světlat, následně usychá, rezavý a po určité době začne opadávat. V místě výskytu populace lýkožrouta dochází i k opadávání kůry (Zumr 1985). Po opadu kůry je možné na základě požerků rozpoznat, který druh kůrovce daný strom napadl (Křístek et al. 2002). Ve strukturách lesního hospodářství a rozšířených biomech hrají kůrovci zásadní roli.

---

## 2 Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*)

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) neboli kůrovec náleží do řádu brouci (*Coleoptera*), čeledi nosatcovití (*Curculionidae*). Lýkožrout smrkový je nedílnou součástí lesních ekosystémů Euroasie, kde způsobuje poškození na jehličnatých stromech, zejména na smrku ztepilém (*Picea abies*). V současné době se jedná o velmi významného škůdce, jenž způsobuje na smrcích značné škody. Vývoj probíhá pod kůrou smrků, nicméně se může výjimečně vyvíjet i pod kůrou borovice nebo modřínu (Křístek a Urban 2004, Wermelinger, 2004).

Lýkožrout smrkový (*Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae*) je drobný brouk, který prochází čtyřmi vývojovými stádii. Vajíčka o velikosti od 0,5 až 1 mm mají oválný tvar a jsou lesklá. Z vajíček se líhne apodní hemicefální larva, která má rohlíčkovitý tvar, je bíle nebo krémově zbarvena a má velikost kolem 2 mm. Nejstarší larvální instar má velikost od 5 do 7 mm (Zumr 1995, Skuhřavý 2002). Poslední larvální instar se kuklí, velikost kukly je kolem 5 mm. Na kukle je možné již patrně rozpoznat morfologické znaky dospělého, jako jsou nohy, křídla i hlava (Zumr 1995). Z kukly se líhne dospělec, jenž je po vylíhnutí bílý a na vzduchu začne hnědnout. Mladý brouk se vyznačuje zlatou, resp. světle hnědou barvou. Následně brouk postupně tmavne. Starší brouk je tmavě hnědý až černý a jeho tělo je lesklé. Dospělec lýkožrouta smrkového má válcovité tělo o velikosti kolem 5 mm. Obě pohlaví mají uprostřed hlavy malý hrbolek. Samička má čelo a přední okraj štítu hustěji ochlupené a středový hrbolek na čele samičky je menší než u samečka (Zumr 1995, Schlyter a Cederholm 1981). Dospělci mají paličkovitá tykadla. Kůrovec má dva páry křídel. První pár je blanitý, druhým párem jsou krovky. Krovky jsou v zadní části zkosené a je na nich patrná prohlubenina, která je matná a tečkovaná. Po stranách krovek jsou umístěny 4 páry zoubků na každé krovce. Dospělec má husté ochlupení (Zumr 1995, Kudela 1970).

Lýkožrout smrkový vyhledává a upřednostňuje smrky, které jsou oslabené různými vlivy. Ať už se jedná o stromy v polomech, stromy oslabené suchem nebo napadené různými druhy hub. Upřednostňuje starší a vzrostlejší smrky. V polomech se velmi rychle rozmnožuje a vyvíjí, a díky tomu je schopen vytvořit velmi početnou populaci další generace. Tento jev je podpořen skutečností, že stromy v polomech se nemohou bránit invazi škůdce, a ten tak může ve velmi krátké době založit potomstvo (Wermelinger, 2004).

---

Polomy nebo poškození stromů způsobují v lesních ekosystémech většinou přírodní vlivy, jako je například sucho, vítr, popřípadě i lesní požáry. Tyto okolnosti, jež člověk nedokáže ovlivnit, jsou pro stromy problematické, protože v takovýchto oblastech dochází k rapidnímu nárůstu populací kůrovce, který tady má dostatečný zdroj potravy. V místech, kde není lýkožrout smrkový přemnožen, může napomáhat přírodnímu rozkladu poničených dřevin, a přispívat tak k přirozené obměně a omlazení lesa. Tam, kde ale k přemnožení populací dojde, způsobuje nenávratné škody i ve zdravém lesním porostu. (Zahradník, 2004, Grégoire & Evans 2007). V současné době je lýkožrout smrkový považován za nejzávažnějšího škůdce smrkových porostů (Knížek & Liška 2004).

Lýkožrout smrkový přezimuje ve stádiu dospělého pod kůrou napadeného stromu nebo je schopen přezimovat i v hrabance v blízkosti napadených stromů. Uvádí se, že pod kůrou stromů přezimuje až 90 % jedinců. Dospělec je při přezimování schopen snášet teplotu až do  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Zumr 1995). Rojení začíná obvykle v druhé polovině dubna. Je závislé na průběhu počasí, může začít dříve či později, je-li naplněna jistá teplotní hranice, např. suma efektivních teplot musí dosáhnout hodnoty 145 a vrcholí při hodnotě 185–195 (Zumr 1982).

Na nového hostitele nalétává nejdříve sameček lýkožrouta smrkového, který v průběhu 2 až 4 dnů vyhlodá snubní komůrku o velikosti přibližně  $5 \times 5\text{ mm}$ , do té pomoci agregací feromonu naláká samičky. Většinou na jednoho samečka připadnou 2 samičky, ale v některých případech naláká samičky 3 nebo naopak jen jednu. Po kopulaci samičky vytváří žírem matečné chodby a jak postupně matečnou chodbu hloďají, kladou po jejím okraji jednotlivě vajíčka. Během svého života je schopna jedna samička naklásat 20 až 100 vajíček, v průměru samička naklade 60 vajíček (Wermelinger, 2004, Zumr, 1995). Délka vývojového cyklu lýkožrouta smrkového závisí na průběhu počasí daného roku. Larvy se z vajíček líhnou po 6 až 18 dnech. Po vylíhnutí začnou larvy vyžírat své chodbičky kolmo na matečnou chodbu a vytváří galerie, které jsou typickým poškozením pro lýkožrouta smrkového, resp. pro mnoho druhů kůrovců. Vývoj larválního stádia trvá od 6 do 50 dnů. Během vývoje prochází larva přes 3 instary. Po dokončení vývoje se larva zakuklí na konci chodbičky. V průběhu 6 až 17 dnů se líhnou z kukel dospělci, kteří pohlavně dospívají mezi 2 a 3 týdny. V tomto období prodělávají dospělci tzv. úživný žír, aby došlo k dozrání pohlavních orgánů. Po dokončení pohlavního vývoje dospělci vylétávají z napadených stromů a rojí se. Během rojení vyhledávají nové stromy, v nichž se začnou rozmnožovat (Zumr 1995;

---

Skuhravý 2002). Pfeffer (1954) uvádí, že vývoj jedné generace lýkožrouta smrkového trvá v závislosti na podmínkách prostředí zpravidla od 6 do 10 týdnů. Tento údaj je brán od vytvoření snubní komůrky až po úživný žír dospělého jedince.

Podle počtu nalákaných samic je požerek jednoramenný až tříramenný (Pfeffer, 1954; Zumr, 1995). Matečné chodby jsou rovnoběžné s podélnou osou kmene a jsou rovné. Šířka matečné chodby je přibližně 3 mm a délka se pohybuje v rozmezí od 6 do 14 cm (Skuhravý, 2002). Chodbičky vyžírané larvami jsou kolmé k matečné chodbě a délka jedné chodbičky je přibližně 6 cm (Pfeffer, 1954). V současné době může mít lýkožrout smrkový dvě generace do roka, příležitostně i tři generace. V průběhu sezóny probíhá často i sesterské pokolení po regeneračním žíru starých brouků, které se vyskytuje přibližně po 2 až 3 týdnech od začátku rojení. Při sesterském rojení dochází k přerovávání samic na stejný nebo jiný strom, kde samice po regeneračním žíru pokračují bez další kopulace v kladení vajíček (Skuhravý, 2002). Požerek sesterského rojení je typický tím, že má jen jednu matečnou chodbu a na začátku matečné chodby není přítomna snubní komůrka (Skuhravý, 2002). Při déle trvajícím špatném počasí se může zralostní a regenerační žír značně prodloužit.

---

### 3 Přirození nepřátelé lýkožrouta smrkového

V populacích lýkožrouta smrkového *I. typographus* lze pozorovat přítomnost různých druhů přirozených nepřátel, ať už se jedná o makroorganismy (predátory a parazito-  
idy), tak i patogenní mikroorganismy (viry, bakterie, Protozoa, houby, háďátka) (Hou-  
gardy & Grégoire 2001).

#### 3.1 Patogenní mikroorganismy

Mezi nejvýznamnější patogenní mikroorganismy, které jsou přirozeně asociované s populacemi *I. typographus* a které způsobují primární onemocnění v populaci tohoto škůdce, patří zejména entomopatogenní viry (*Ips typographus* Entomopoxvirus ItEPV), entomopatogenní bakterie (př. *Bacillus thuringiensis*, *Bacillus sphaericus*, *Pseudomonas typographi* sp. nov.), prvoci (př. *Metschnikowia typographi*, *Gregarina typographi*), mikrosporidie (př. *Chytridiopsis typographi*, *Nosema typographi*) a mikrosporentomopatogenní houby (*Beauveria bassiana*, *Beauveria caledonica*, *Isaria farinosa*, *Isaria fumosorosea*, *Lecanicillium lecanii*). Izolované druhy entomopatogenních hub mohou mít velký význam, protože mohou mít potenciál praktického využití v regulaci populací nejen *I. typographus*, ale dalších druhů čeledi *Scolytinae* (Landa et al. 2001a, Landa et al. 2010, Muratoğlu et al. 2011, Wegensteiner 2007). Významnými druhy mohou být i entomoparazitická háďátka, která jsou schopna pronikat do těla kůrovců (Grucmanova & Holusa 2013).

##### 3.1.1 Entomopatogenní viry

Přirozeně se v přírodě vyskytují entomopatogenní viry, které infikují celou řadu škůdců. Nejvýznamnější čeledí, která se využívá v praktické biologické ochraně rostlin je čeleď Baculoviridae. Jedná se tyčinkovité DNA viry. Typické pro ně je to, že virion je zpravidla samostatně nebo ve skupinách obalen bílkovinným obalem (nucleocapsida), tento útvar je ještě zapouzdřen v sekundární proteinové matici. Baculoviridae jsou řazeny do dvou skupin. První skupinou jsou viry jaderné polyedrie (Nucleopolyhedrus, NPV), které mají infekční viriony uloženy ve skupinách v bílkovinném obalu, druhou skupinou jsou granuloviry, které mají v bílkovinném obalu uložen vždy jen jeden infekční virion (Granulovirus). Baculoviry jsou přísně selektivní, to znamená, že jednotlivý druh viru může infikovat pouze jeden druh hostitele (Landa 2002, Evans 2000). Na bázi Baculoviridae je na trhu po celém světě registrováno mnoho



---

biopreparátů, ty jsou určeny zejména k ochraně rostlin (proti škůdcům náležejícím do řádu motýli) nebo k ochraně sadů (proti obaleči jablečného) (Landa 2002).

V přírodě se vyskytuje celá škála i jiných entomopatogenních virů, které jsou schopny vyvolávat primární onemocnění u různých druhů hostitelů. U lýkožrouta smrkového *I. typographus* byl zatím prokazatelně zaznamenán jeden virus, a to *Ips typographus entomopoxvirus (ItEPV)*. Tento virus náleží taxonomicky do čeledi Poxviridae. Podčeleď *Entomopoxvirinae* způsobuje primární onemocnění pouze u hmyzu. Do čeledi náleží tři rody, které jsou patogenní k různým řádům hmyzu. Rod *Alphaentomopoxvirus* infikuje zástupce řádu brouci (Coleoptera), druhy rodu *Betaentomopoxvirus* infikují můry a motýly (řád motýli, *Lepidoptera*) nebo i kobylky a sarančata (řád rovnokřídlí, *Orthoptera*). Druhy třetího rodu *Gammaentomopoxvirus* naopak způsobují infekce na zástupcích řádu dvoukřídlí (Diptera) (Lipták et al. 2013). Viry náležející do podčeledi *Entomopoxvirinae* jsou charakterizovány dvouvláknovou DNA o velikosti 250 - 380kb. Velikost virionů se pohybuje 250-280 x 310-375 nm, v průměru okolo 350 nm. Viriony jsou uzavřeny v parakrystalickém proteinu (sféroidin) (Cory & Evans 2007, Yaman & Baki 2011). Viry náležející do podčeledi *Entomopoxvirinae* vytvářejí v hostitelských buňkách proteinové sféroidy (okluzní tělíška), které mají obdélníkový nebo polokulovitý tvar, obsahují virové částice uzavřené ve společném proteinovém obalu sféroidinu (polyhedrin). Kromě sféroidů produkuje virus i vřetenovité volné virové částice, což jsou para-krystalické struktury vyskytující se také v cytoplazmě hostitelských buněk složené z fusolinu (Pausch et al. 2018). Sféroidy chrání viry ve vnějším prostředí před abiotickými faktory, zejména před nízkou relativní vzdušnou vlhkostí. Podobné jsou strukturálním okluzím u virů čeledi *Baculoviridae*. Sféroidin je analogický polyedrinu a granulínu bakulovirů (BV), ale není s nimi homologní. Sféroidy mají přidružený enzym alkalické proteázy podobný enzymu spojenému s okluzními tělísky čeledi *Baculoviridae* (Arif, 1995).

Dospělci lýkožrouta smrkového se infikují tak, že pozřou trus, který obsahuje sféroidy, jež se namnožily z infikovaných kůrovců. Trus se nachází v chodbičkách nebo galeriích. Virus se tak dostává do středního střeva, odkud se uvolněné viriony dále šíří. Kromě střev hostitele se sféroidy ItEPV v žádných jiných tkáních nevyskytují. Hostitelské buňky, které jsou infikované, nejeví známky deformace v porovnání s neinfikovanými buňkami (Wegensteiner & Weiser 1994, Yaman & Baki 2011). Nákazy se mohou v přirozených podmínkách vyskytovat ohniskově. Pokud infekce v populaci

---

kůrovce propukne, může dojít i k infekci velkého množství jedinců v populaci, která se nachází v chodbičkách jednoho poškozeného stromu (Weiser et al. 2000).

### 3.1.2 Entomopatogenní bakterie

Entomopatogenní bakterie představují jednobuněčné prokaryotické organismy, jež nemají jádro. Jsou to mikroorganismy, které jsou úzce asociované s některými řády hmyzu, u nichž způsobují primární onemocnění (Wegensteiner et al. 2015). V biologické ochraně rostlin se proti hmyzím škůdcům záměrně využívají různé poddruhy entomopatogenní bakterie *Bacillus thuringiensis*. Tento druh bakterie je sporulující tyčinkovitá bakterie, která vytváří sporangia, ve nichž je obsažena spora a krystal (parasporální proteinová inkluze), který představuje klíčový prvek toxicity bakterie (Landa XXX, Lacey et al. 2001, Hajek & Bauer 2007). Virulence různých izolátů *B. thuringiensis* hostitele je závislá na kombinaci toxinů, které jsou přítomny v krystalu, a schopnosti jejich exprese v průběhu interakce s receptory buněk střeva hostitele (Landa 2002).

K nejnámějším a v praktické ochraně rostlin nejvyžívanějším poddruhům patří *B. thuringiensis* spp. *kurstaki*, *B. thuringiensis* spp. *israelensis*, *B. thuringiensis* spp. *tenebrionis*, *B. thuringiensis* spp. *morrisoni*, *B. thuringiensis* spp. *aizawai* a *B. thuringiensis* spp. *san diego*. Poddruhy *B. thuringiensis* spp. *kurstaki* a *B. thuringiensis* spp. *aizawai* jsou schopny vyvolávat infekce na zástupcích řádu motýli (Lepidoptera). Podruh *B. thuringiensis* spp. *israelensis* a *B. thuringiensis* spp. *morrisoni* infikují hostitele z řádu dvoukřídlí (Diptera) a poddruhy *B. thuringiensis* spp. *tenebrionis* a *B. thuringiensis* spp. *san diego* infikují brouky (Coleoptera) (Kaya & Lacey 2000). Infekce hmyzu nastává po pozření bakterie spolu s potravou, kdy ve středním střevě díky vysokému pH dochází k uvolnění toxinu ze sporangia. Toxin je rozpouštěn a dochází k aktivaci protoxinů, ty se v interakci s proteolytickými enzymy stávají pro hmyz toxické. Toxiny se váží na receptory epitelu středního střeva, a tak následně dochází k perforaci střeva, kdy se díky klesajícímu pH aktivují spory *B. thuringiensis*, ty se po proniknutí do těla množí. Při působení entomopatogenní bakterie *B. thuringiensis* tak dochází k toxikémii a septicémii a hmyz umírá (Landa 2002, Siegel 2000).

S kůrovci je prokazatelně v asociaci mnoho druhů bakterií, které se mohou chovat symbioticky nebo patogenně (Wegensteiner et al. 2015, Vasanthakumar et al. 2006). Druhy nebo rody bakterií, které mohou způsobit mortalitu *I. typographus* jsou *Bacillus sphaericus*, *Proteus vulgaris* a *Serratia liquefaciens* a *Acinetobacter* spp. (Muratoğlu

---

et al. 2011). K dalším významným druhům entomopatogenních bakterií patří také tyčinkovité bakterie z čeledí *Pseudomonadaceae* a *Enterobacteriaceae* (Landa 2002, Skrodenytee-Arbaciauskiene et al. 2012). Z dospělců rodu *Ips* sp. byl izolován například druh *Pseudomonas bohemica* a *Pseudomonas typographi* sp. nov. a druh *Erwinia typographi*, která byla odizolována ze zažívacího ústrojí *Ips typographus* (Peral-Arana et al. 2020, Saati-Santamaría et al. 2018, Skrodenytee-Arbaciauskiene et al. 2012).

### 3.1.3 Protozoa

Druhy *Gregarina typographi* a *Menzbieria typographi* jsou zástupci Protista, kteří se vyskytují u lýkožrouta smrkového (Wegensteiner 2007). Hromadinky (Gregariny) jsou charakteristické přítomností speciálního souboru organel nazývaného apikální komplex. Sporozoity, které jsou uvolňované z oocysty ve střevě, pronikají peritroficou membránou hostitele a napadnou střevní epitel. Poté prostupují epitelem do Malpighických trubic pohlavních žláz a tukových těles, kde se přeměňují na trofozoity. (Valigurová 2007). *Gregarina typographi* (*Apicomplexa*, *Eugregarinorida*, *Gregarinidae*) má svůj životní cyklus rozdělený do několika fází (Lukášová & Holuša 2012). Infekce způsobená *G. typographi* probíhá uvnitř těla pozřením vyloučených oocyst, které se vyskytují v systému podkorních chodbiček. Po požití se oocysty zhroutnou a při průchodu střeva uvolňují sporozoitidy. Dospělé zralé trofozoity se oddělují při přechodu z epimeritu do protomeritu (Valigurová et al. 2009). Při hledání vhodných buněk se mohou trofozoity znovu připojit. (Valigurová 2012) Trofozoity, jež jsou volně oddělené, nazýváme gamony, jejich kopulace může probíhat ve střevech hostitele. (Lukášová & Holuša 2011) Prostřednictvím gamogonů procházejí vývojem gametocysty, které opouštějí střeva společně s výkaly. Vývoj prvoka *Gregarina typographi* uvnitř těla lýkožrouta smrkového byl popsán mnoha autory, kteří pozorovali výrazný rozdíl v počtu nakažených jedinců mezi jednotlivými roky (Wegensteiner & Weiser 2004). Michalková et al. (2012) zjistila značnou odlišnost v počtu infikovaných brouků (z 33,3 na 97,5 %) lýkožrouta smrkového na totožném místě v jednom sezonním cyklu. Vývojový cyklus hromadinek (gregarinů) se může odehrávat i několikrát za rok (Lukášová & Holuša 2011).

Druh *Menzbieria chalcographi* (*Apicomplexa*, *Neogregarinida*, *Lipotrophidae*) napadá tukové tělísko lýkožrouta smrkového a utváří spory, které se po smrti brouka z těla uvolňují do vyhlodaných chodbiček (Weiser et al. 2000). Tento patogen je

---

vzácný a byl odizolován jen z velmi malého počtu hostitelů (Wegensteiner & Weiser 2004).

Wegensteiner (2007) objevil poprvé v těle kůrovce pařezového (*Dryocoetes autographus*) prvoka *Malamoeba scolyti* (Rhizopoda, Amoebidae). Pro tento organismus je typický nitrobuněčný vývoj, jenž probíhá v epitelu středního střeva a Malpighických trubicích (Händel et al. 2003). U většiny druhů kůrovců je výskyt tohoto patogenu velmi nízký. Michalková (et al., 2012) ale uvádí, že u *I. typographus* může docházet k způsobení infekce přibližně u 65 % jedinců. Infikovaný jedinec *Malamoeba scolyti* je ovlivněn tak, že jeho pohyblivost je velmi snížena a dospělec není schopen letu. V pozdnější fázi vývoje patogenu dospělý jedinec uhynie (Kirchhoff & Führer 1990).

### 3.1.4 Pravé houby

#### *Chytridiomycota: Chytridiales*

Druh *Chytridiopsis typographi* (Weiser 1954) je nitrobuněčný parazit, který byl zaznamenán u mnoha druhů kůrovců (Takov et al. 2010). Dříve se tento patogen řadil mezi mikrosporidie, v současné době je zařazen do systému pravých hub (*Fungi, Chytridiomycota, Chytridiales*) (Anonym 2). Životní cyklus *Chytridiopsis typographi* je úzce specializovaný mikroorganismus asociovaný s kůrovci. Jedná se o vysoce patogenní mikroorganismus, který může způsobovat rozsáhlé infekce v populaci lýkožrouta smrkového. Rozsah infekce je dán početností jedinců na konkrétním hostiteli. Pokud je nízká hustota dospělců, nedochází k jejich setkávání se v galeriích. Sporami se tak mohou infikovat jedinci pouze v dané galerii. Jedinci se infikují tak, že požrou trus, který obsahuje spory mikrosporidie, nebo dochází k transovariálnímu přenosu infekce (Holuša & Lukášová 2016). Pokud naopak je hustota velká, dojde k tomu, že se může nakazit velké množství jedinců, protože galerie jsou navzájem propojené (Lukášová & Holuša 2011). Mikrosporidie *Chytridiopsis typographi* parazituje ve střevě hostitele, a to pouze u dospělců *I. typographus*. V buňkách epitelu středního střeva probíhá vývoj mikrosporidie, poté infekce prostupuje do pohlavních žláz kůrovců. Spory bývají charakteristické pro polární vlákno, které umožňuje infekci lýkožrouta smrkového mikrosporidií *Chytridiopsis typographi* (Lukášová & Holuša 2011).

Pro rozptýlení uvnitř hostitele jsou produkovány dva typy spor. Tenkostěnné cysty a cysty se silnými stěnami. Hojnost mikrosporidie *Chytridiopsis typographi* se pohybuje v rozmezí od 1 do 60 % v populacích lýkožrouta smrkového (Wegensteiner & Weiser 2004). Infekce není na první pohled na dospělcích lýkožrouta patrná. Jediným

---

příznakem rozvinuté infekce je menší aktivita dospělců ve srovnání se zdravými jedinci a zároveň to, že infikovaní dospělci nepřijímají potravu (Purrini & Weiser, 1984).

### *Ascomycota: Hypocreales*

Entomopatogenní houby tvoří poměrně velkou rozmanitou skupinu mikroorganismů, která čítá přes 700 druhů (Roberts 1989). V programech biologické ochrany proti hmyzím škůdcům se po celém světě používají druhy hub náležející do řádu *Hypocreales*. Často vyvolávají přirozené epizootie v populacích hmyzu, čímž se řadí mezi významné mikroorganismy regulující hmyzí populace. Mezi nejvýznamnější zástupce těchto entomopatogenních hub patří rody *Metarhizium spp.*, *Beauveria spp.*, *Lecanicillium spp.*, a *Isaria spp.*, *Paecilomyces spp.* (Shah & Pell 2003, Inglis et al. 2001, Landa et al. 2008, Landa et al. 2001b). V těchto rodech je zastoupena řada druhů, na jejichž bázi jsou ve světě registrovány biopreparáty určené k biologické ochraně škůdců zemědělských plodin a kultur. Nejvíce biopreparátů registrovaných ve světě je na bázi *Metarhizium anisopliae* a *Beauveria bassiana* (Faria & Wraight 2007). Virulence kmenů/druhů *Beauveria bassiana*, *Isaria farinosa*, *Metarhizium anisopliae* a *Lecanicillium lecanii*, tedy schopnost mikroorganismu infikovat další organismus, byla úspěšně testována na lýkožroutu smrkovém. Výsledky tohoto testování prokázaly, že houby jsou poměrně dobře schopné infikovat lýkožrouta smrkového, a následně ho dokonce usmrtit, což predikuje jejich vhodné využití proti tomuto lesnímu škůdci (Popa et al. 2012, Landa et al. 2007). Entomopatogenní houby jsou běžně izolovány z dospělců lýkožrouta smrkového po celém světě, včetně České republiky (Landa et al. 2001a, Wegensteiner et al. 2015).

Infekce entomopatogenních hub začíná přichycením spor na povrch těla hmyzu, kde za vhodných podmínek prostředí začnou klíčit a vytvářet hyfy, které následně mohou penetrovat přes kutikulu hmyzu vlivem působení enzymatické aktivity a mechanickému proniknutí. Penetrační síla je generovaná apresoriem, což je specializovaná buňka, kde právě dochází k enzymatické aktivitě. K proniknutí do hostitele neboli k penetraci kutikulou využívá patogen turgorový tlak, kdy penetrační hrot hyfy prorazí kutikulu (Shadid et al. 2012). Po úspěšné penetraci do těla hostitele se dále patogen vyvíjí a po proniknutí do hemolymfy začne produkovat hyfová tělíska (blastospory), která se v hemolymfě množí pučením a pasivně jsou v hemolymfě hostitele rozváděna po celém těle, kde dojde i k napadení tkání a orgánů hostitele, což má za následek smrt

---

hostitele. Smrtí hostitele končí parazitická fáze, která je charakterizována od proniknutí patogenu do hostitele a končí jeho smrtí. Poté následuje saprotrofická fáze vývoje entomopatogenních hub, jež spočívá v proliferaci patogenu na povrch usmrceného hostitele a končí plnou sporulací houby. Proliferace patogenu a sporulace entomopatogenní houby je závislá na podmínkách prostředí, zejména pak na relativní vzdušné vlhkosti nad 90 % a teplotě okolo 25 °C (Inglis *et al.* 2001, Fargues *et al.* 1997, Arthurs & Thomas 2001).

Schopnost entomopatogenních hub přežívat v prostředí, infikovat a usmrtit hostitele i schopnost následného množení je ovlivněna komplexem biotických a abiotických faktorů. Mezi nejdůležitější abiotické faktory, které ovlivňují klíčivost a vegetativní růst a sporulaci entomopatogenních hub, patří relativní vzdušná vlhkost, teplota prostředí a vliv slunečního záření (Inglis *et al.* 2001, Zimmermann 2007a, Zimmermann 2007b). Entomopatogenní houby mohou být poškozeny vlivem slunečního záření, zejména podílem ultrafialových paprsků UVB spektra (285-320nm) a UVA spektra (320-400 nm) (Braga *et al.* 2001). Entomopatogenní houby jsou velmi odolné vůči nízkým teplotám pod bodem mrazu. U vysokých teplot je hraniční práh 40 °C, pokud jsou houby této teplotě vystavené po delší dobu. (Fernandes *et al.* 2008, Wraight *et al.* 2007). Uma Devi *et al.* (2005) zjistili, že kmen ARSEF 2860 entomopatogenní houby *B. bassiana* byl schopen snést teplotu i 43 °C.

Nejvýznamnější druh entomopatogenní houby, který je schopen se přirozeně vyskytovat v populacích lýkožrouta smrkového a způsobovat jeho infekce, je *B. bassiana* (Landa *et al.* 2001a, Wegensteiner 2007).

### ***Beauveria bassiana***

*Beauveria bassiana* je kosmopolitně rozšířený druh vyskytující se zejména v půdním prostředí, kde způsobuje infekce na půdních škůdcích. Zároveň se hojně vykytuje v lesních ekosystémech, tam infikuje dospělé různých druhů kůrovců (Landa *et al.* 2001a, Shah & Pell 2003, Meyling & Eilenberg 2007). Druh *B. bassiana* náleží do řádu *Hypocreales*, čeledi *Cordycipitaceae*. Houba *B. bassiana* vytváří zpočátku bílé vatovité mycelium, které se vlivem sporulace může stávat kompaktním a stářím kultury může měnit barvu na krémově bílou. Spodní strana narostlé kolonie na živné půdě může mít bělavou nebo nažloutlou barvu. Během vývoje houby se na myceliu vytváří baňkovité konidiogenní buňky přecházející v rachis o průměrné délce 20 μm. Na rachisu, který je zubovitě (zig-zag) formován, se na každém zubu vyvíjí jedna konidie.

---

Konidie jsou tak uspořádány cik-cak. Konidie druhu *B. bassiana* jsou hyalinní, kulovité, až elipsoidní o velikosti 2-3 x 2-2,5 µm. Při plné sporulaci se konidiogenní buňky s konidii na rachisech jeví jako bavlněné míčky. Plně vysporulovaná kultura po vytvoření shluků mění svůj charakter v prašný. Konidie *B. bassiana* jsou suché, hydrofobní, snadno je lze rozptýlit vzduchem. Kolonie plně vysporulované kultury jsou prašné, což je v přírodě důležité pro přenos spor a způsobení nové infekce na zdravých jedincích hmyzu (Zimmerman 2007a). Druh *B. bassiana* je polyfágní druh, která způsobuje infekce na rozsáhlé škále hostitelů (Feng et al. 1994, Meyling & Eilenberg 2007). *Beauveria bassiana* produkuje mnoho sekundárních metabolitů (např. *beauvericin*, *bassianin*, *bassianolid*, *beauverolidy*, *beauveriolidy*, *tenellin*, *oosporein*, *bassiacridin*). Ty mají za následek snížení imunitní reakce hostitele, a tak dojde snadněji k jeho usmrcení. Nákaza vyvolaná druhem *Beauveria bassiana* je označována jako „bílá muskardina“, protože jedinec, který je infikovaný, je pokryt bílým hustým myceliem (Zimmermann 2007a, Steinwender et al. 2010). Optimální teplota pro růst houby *Beauveria bassiana* je 23–28°C, minimální 5-10°C a maximální teplota se pohybuje v rozmezí 30-38°C. Pro spory je smrtelná teplota nad 37 °C. Vlhkost je důležitým faktorem pro klíčení i sporulaci na povrchu usmrceného hostitele (Zimmermann 2007 a). Ve světě je registrováno několik biopreparátů (např. BotaniGard, Naturalis), které jsou registrovány proti savému hmyzu, zejména pak molicím ve sklenících (Folorunso et al. 2020).

### ***Metarhizium anisopliae***

*Metarhizium anisopliae* je též kosmopolitní druh, který se vyskytuje v půdách po celém světě kromě Antarktidy. *Metarhizium anisopliae* infikuje v porovnání s houbou *Beauveria bassiana* menší počet druhů hostitelů. Houba infikuje hostitele, kteří prodělávají alespoň část svého vývoje v půdním prostředí (např. larvy lalokonosců, larvy chroustů, půdní stádia třásněnek) (Zimmermann 2007b). Druh *M. anisopliae* náleží do řádu *Hypocreales*, čeledi *Clavicipitaceae*. Druh *Metarhizium anisopliae* vytváří na živné půdě nebo na infikovaném hmyzu zpočátku bělavé kompaktní mycelium, které postupně zelená, což je důsledkem procesu sporulace (tvorby spor). Nerovnoměrně větvené konidiofory se vytváří na hyfách a tvoří útvary podobné hustým mnohorameným svícům. Konidiogenní buňky se tvoří v blocích a jsou krátké. Konidie *M. anisopliae* jsou kyjovité až hranolovité a tvoří se v kompaktních sloupcích (řetízcích), které jsou k sobě těsně přimknuty. Konidie mají zelenou, zelenošedou až olivově zelenou barvu o velikosti 4 – 6,5 µm x 3,5 - 5 µm. Při plné sporulaci jsou kolonie *M.*

---

*anisopliae* tmavě zelené až hnědé. Povrch kultury je prašný a spory se snadno rozpráší na vzduchu. Nákaza způsobená druhem *Metarhizium anisopliae* je označována jako „zelená muskardina“, protože infikovaný jedinec porůstá hustým kompaktním myceliem, které je při plné sporulaci zelené. Je vysoce citlivá na UV záření, její rozšíření je celosvětové a nachází se hlavně v půdě (Zimmermann 2007b). *Metarhizium anisopliae* je mezofilní houba, která vyžaduje teplotní rozsah pro klíčení mezi 15 a 35°C a pro svůj růst mezi 25 a 30 °C. V přírodě se však vyskytují i izoláty, které jsou schopny klíčit ve velmi nízkých teplotách, naopak jiné, které klíčí v extrémně vysokých teplotách (Fernandes et al. 2008). Ve světě je registrováno několik biopreparátů, nejvýznamnější je Met52, který je určen k regulaci populací třásněnek, molic, roztočů na rychlené zelenině a okrasných květinách ve sklenících a zároveň proti larvám brouků z čeledi nosatcovití (např. lalokonosci) škodících na kořenových systémech rostlin nebo trávníků (Faria & Wraight 2007).

### ***Isaria spp.***

Druhy *Isaria fumosorosea* a *Isaria farinosa* (dříve *Paecilomyces fumosoroseus* a *Paecilomyces farinosus*) jsou půdní entomopatogenní houby, jež jsou celosvětově rozšířené v mírných a tropických pásmech. Oba druhy lze izolovat i z dospělců lýkožrouta smrkového (Landa et al. 2001a, Wegensteiner 2007). Zejména druh *I. fumosorosea* je polyfágní druh entomopatogenní houby a byl odizolován z jedinců náležejících do různých řádů hmyzu. Druh *I. fumosorosea* vytváří zprvu bílé vatovité myceliu, které během sporulace mění barvu na fialovou až šedou. Na hyfách se vytváří vzpřímené konidiofory na nich se formují lahvicovité konidiogenní buňky, které jsou u báze baňaté a přechází do štíhlého krčku. Konidie jsou oválné, hyalinní o velikosti 2,5-4,0 x 1,4-2,2 μm a tvoří se v řetízcích. Druh *I. farinosa* vytváří zpočátku bílé mycelium, které následně žloutne. Na myceliu se formují koremičké výrůstky, které mohou být bílé, žluté nebo oranžové. Na konidioforech se tvoří lahvicovité konidiogenní buňky, kdy se z úzkého hrdla formují konidie. Konidie jsou kulovité, hyalinní o velikosti velikost 2-3 x 1,0-1,8 μm a tvoří se též v řetízku (Zimmermann 2008). Optimální teplotní podmínky pro vývoj hub rodu *Isaria spp.* jsou v rozmezí od 20 do 25 °C (Fargues et al. 1997). V USA a Evropě jsou registrovány biopreparáty PreFeRal a NoFly určené k regulaci populací savého hmyzu na rychlené zelenině a okrasných květinách ve sklenících. Sekundárně byla zjištěna i účinnost houby na různých druzích padlí a rzí (Kavková & Čurn 2005).



---

## ***Mikrosporidie***

Mikrosporidie jsou mikroorganismy řadící se v systému mezi pravé houby (*Fungi*) a náležející do podříše *Rozellomycetea*, kmen *Rozellomycota* (Corsaro et al. 2020). Jedná se o mikroorganismy, které mohou infikovat širokou škálu hostitelů od prvoků, hmyzu až po savce. Lze je dále charakterizovat jako mikroorganismy, které jsou jednobuněčnými obligátními intercelulárními parazity vyskytující se v tkáních živočichů (Martín Hernández et al. 2012). Mikrosporidie infikující kůrovce jsou vývojově a taxonomicky velmi různorodou skupinou. Nejvýznamnější druhy zaznamenané u I. typographus jsou *Unikaryon montanum* a *Nosema typographi* (Weiser et al. 1997, Weigensteiner et al. 1996, Händel et al. 2003). Mikrosporidie jsou jedinečná skupina entomopatogenů. Na hostiteli se účinek mikrosporidií projevuje spíše chronicky než akutně. Mikrosporidie se množí v živých buňkách ve vnitrobuněčných prostorech. Infekční formu představuje mikroskopická buňka o velikosti 1–2  $\mu\text{m}$ , která je složena z proteinové exosporu a také z plazmatické membrány, jež je obklopena sporoplazmou.

Sporoplazma roste a mění se ve stadium zvané meront, to opět roste a následně se dělí a tvoří dceřiné buňky, které vyplňující hostitelskou buňku. Na konec se každá vegetativní buňka přemění na sporu. Spora je obalena dvojitou stěnou z chitinu a bílkovin a uvnitř spory je vytvořené dlouhé vlákno připevněné k obalu spory v místě jeho ztenčení na pólu spory. Odtud vlákno sestupuje středem spory a stáčí se v závitech v její střední a zadní části. V zadní části spory je pak vakuolární prostor, který je typický pro mikrosporidie (Vávra 2017). Obsah mikroskopické spory (4–6  $\mu\text{m}$ ) je do cytoplazmy buňky hostitele vpravena dutým vláknem vystřeleným ze spory během explozivního „klíčení“. Vlákno tak funguje jako injekční trubice. „Polární“ vlákno je stočené na konci spory ve sporoplazmě. Aby došlo k infekci, spora se musí dostat spolu s potravou do traktu hostitele, kde dochází k bobtnání spory a její aktivaci. Po nabobtnání spory dojde uvnitř spory ke zvýšení tlaku a spora praskne v místě ztenčeného obalu. Vlákno, které je dlouhé stovky mikrometrů, se začne vyhrnovat ven a převrací se naruby a díky tomuto procesu má neskutečně velkou schopnost pronikat tkáněmi. Díky zvětšování se vakuolárního prostoru se vlákno vymrští ven, kdy na konci vlákna je přichycen celý obsah spory v podobě buňky (sporoplazma). Při vymrštění je zárodek mikrosporidie injekčně dopraven z místa aktivace spory do velmi vzdálených tkání

---

hostitele. Celý proces infekce trvá přibližně dvě sekundy (Vávra 2017, Solter & Becnel 2007). Infekce stejně jako u patogenu-*Chytridiopsis typographi* není na dospělých lýkožrouta viditelná, ale je patrné, že infikovaní dospělci mikrosporidiiem vykazují menší aktivitu a přestávají vlivem napadení patogenem přijímat potravu. (Purrini & Weiser, 1984).

Mirkosporidie *Nosema typographi* a *Unikaryon montanum* jsou vylučovány trusem, který je uložen v chodbičkách nebo kůře. Zdraví jedinci se infikují tak, že pozřou mikrosporidie spolu s trusem a infekční cyklus začíná v traktu hostitele (Lukášová & Holuša 2011, Händel et al. 2003).

Druh *Unikaryon montanum sp. n.* infikuje tukové těleso, svaly, malpighianské tubuly a vaječníky dospělců *Ips typographus L.* Mikrosporidie vytváří dva typy spor. Prvním typem jsou malé široké oválné primární spory o velikosti  $1.5 \times 1.0 \mu\text{m}$ . Povrch těchto spor je bradavičnatý, jsou jednojaderné a mají isofilární polární vlákno stočené 5/6 cívkách. Druhým typem jsou protáhlé oválné spory o velikosti  $0.8 - 1 \times 2 \mu\text{m}$ . Opět mají povrch bradavičnatý a na jedné straně je povrch zeslaben. Jsou to jednojaderné spory, které mají polární vlákno stočené v 8 cívkách (Weiser et al. 1998).

Druh *Nosema typographi* infikuje tukové těleso sameček *I. typographus*. U sameček byla pozorována infekce i v ovariálních folikulech i ve vajíčkách. Mikrosporidie produkuje široké oválné spory o velikosti  $2.5 \times 4.0 \mu\text{m}$ . U některých spor byly pozorovány extrudovaná polární vlákna. Maximální délka vlákna byla  $120 \mu\text{m}$ . Po vystřelení polárního vlákna byly spory větší ( $2.5-3 \times 4.5-5 \mu\text{m}$ ). Spory mají dvě kulatá jádra diplo-karyoticky uspořádána. Útvary vzniklé během merogoniálního stupně vývoje jsou kulaté o průměru  $3-5 \mu\text{m}$  a mají centrálně umístěna dvě trvale sdružená jádra (diplokaryon). Rozměry zralých spor jsou  $4,5 \times 2,2 - 3 \mu\text{m}$  (Weiser et al. 1997).

Další mikrosporidii, která infikuje kůrovce, je *Larssoniella duplicati n. sp.*. Druh *L. duplicati* způsobuje infekce v zažívacím traktu, dále se nachází v Malpighických tubulích dospělců *I. duplicatus* a vaječnicích sameček. Pokud se tento druh vyskytne v populaci lýkožrouta severského, je schopen infikovat až 50 % jedinců. Patogen má oválné spory, které mohou být dvojí velikosti,  $3-3,5 \times 1,5-2 \mu\text{m}$  a  $2-2,5 \times 1,5 \mu\text{m}$ , kdy jejich polární vlákno je navinuto v 6/7 cívkách, jedná se o primární spory (Weiser et al. 2006). U *Ips typographus* nebyl tento patogen zaznamenán (Holuša et al. 2009).

---

### 3.1.5 Hlístice

V přírodě se přirozeně vyskytují entomopatogenní (entomoparazitické) hlístice, které jsou schopny napadat celou škálu hmyzích škůdců, a díky tomu je mnoho druhů používáno v praktické biologické ochraně rostlin. Nejvýznamnější zástupci entomopatogenních hlístic náleží do rodů *Steinernema* a *Heterorhabditis* (Nematoda; Rhabditida). Infekční larvy (IJ) hlístic pronikají do tělní dutiny škůdců hlavně přes přirozené otvory. Po proniknutí do těla hostitele vypouští hlístice (IJ) symbiotické bakterie, jež s hlísticemi žijí v symbiotickém vztahu. Inokulované bakterie se šíří po celém těle a způsobují smrt hostitele, tzv. septikémii. Uvnitř hostitele dochází k vývoji hlístic. Larvy i dospělci hlístic se živí právě namnoženými symbiotickými bakteriemi. Když dojde k vyčerpání zdroje potravy (symbiotických bakterií), vývojový cyklus se zastaví ve fázi infekční larvy, což jsou larvy 3. instaru. Tyto larvy nepřijímají již potravu a opouští tělo hostitele, protože IJ jsou pohyblivé a schopné migrace. Po opuštění těla hostitele žijí volně v půdě a vyčkávají nebo aktivně vyhledávají nového hostitele. Entomopatogenní hlístice jsou široce polyfágní a mohou napadat velký počet druhů hmyzích škůdců (Landa 2002, Koppenhöfer 2000).

Naopak hlístice asociované s druhy rodu *Ips* spp. lze charakterizovat jako komenzály anebo též obligátní parazity. Tyto hlístice se nacházejí v galeriích kůrovců. Hlístice napadající kůrovce lze rozdělit na endoparazitické a ektoparazitické. Endoparazitické hlístice se pohybují volně v dutině těla hostitele, a ovlivňují tak například plodnost hostitele, letovou aktivitu brouků během rojení, nebo dokonce mohou ovlivňovat natalitu dospělců. Mezi komenzální druhy žijící v galeriích kůrovců patří zástupci rodů *Clarkus*, *Panagrolaimus* nebo *Pristionchus*. Dalším typem jsou foretické hlístice, které využívají dospělé kůrovce k jejich přenosu do nového prostředí, kde se živí po opuštění dospělců houbami, bakteriemi nebo jinými mikroorganismy. Foretické hlístice se přichycují na tělo a končetiny brouků, popřípadě se nachází v mezisegmentových prostorech anebo pod křídly kůrovců nebo jiných druhů hmyzu.

Významnými rody foretických hlístic jsou rod *Bursaphelenchus* nebo *Micoletzkyia*. Mezi endoparazitické hlístice, které prodělávají vývojový cyklus uvnitř těla kůrovců, patří například druhy *Parasitylenchus dispar* a *Contortylenchus diplogaster*. Hlístice spojené s kůrovci jsou často studovány spolu s dalšími patogeny, které by mohly sloužit jako biologické kontrolní prostředky pro škůdce brouků (Nedelchev et al. 2008, Grucmanova & Holusa 2013, Fisher & Gibb 1986, Thong & Webster 1975, MacGuidwin & Smart 1979).

---

## 3.2 Makroorganismy

### 3.2.1 Predátoři

#### *Pestrokrovečník mravenčí (Thanasimus formicarius L.)*

Pestrokrovečník mravenčí je jeden z nejvýznamnějších predátorů kůrovců ve smrkových kulturách na území Evropy. Jedná se o predátora zejména lýkohuba sosnového (*Tomicus piniperda*) a lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) (Kenis et al. 2007). Jejich hospodářský význam spočívá především ve výrazné podpoře v biologické bitvě s kůrovci. V některých případech byl zjištěn pokles populace kůrovce až o 45 %, jestliže se v dané lokalitě pravidelně vyskytoval pestrokrovečník mravenčí (Weslien & Regnander 1992). Dospělí jedinci predátora lokalizují svou kořist pomocí kůrovcem vypouštěných feromonů, které jsou smíchány s těkavými látkami, jež produkují napadené stromy. Feromony produkované kůrovci poskytují predátorům informaci o výskytu kořisti. Protože se jedná o mezidruhovou komunikaci, mluvíme o těchto látkách jako semiochemikáliích, konkrétně se jedná o látky zvané kairomony.

Přítomnost predátora v přírodě je možné zaznamenat na napadených stromech kůrovci. Dospělec je 7 až 100 mm velký brouk, převážně černé barvy. Pestrokrovečník mravenčí má černé končetiny a spodní strana, břišní část, je rumělkově červená, přes krovky jsou pozorovatelné dva bílé příčné proužky. Vyskytuje se celoročně, během sezóny od jara do podzimu se dospělci pohybují po jehličnatých i listnatých stromech, kde vyhledávají svou kořist, respektive dospělé kůrovce (Křístek & Urban 2004). Jedná se o mimořádně významného predátora lýkožrouta smrkového. Samičky kladou vajíčka do chodeb kůrovců, kdy 1 samička naklade 20 až 30 vajíček. V laboratorních podmínkách byla zaznamenána plodnost vyšší, samičky byly schopny naklást až 162 vajíček (Weslien & Regnander 1992). Z vajíček se líhnou narůžovělé larvy. První a druhý larvální instary jsou hlavně koprofágní a nekrofágní, dravý je až 3. larvální instar. Larvy 3. instaru se živí larvami a kuklami kůrovců (Kula 2014). Matečné chodby představují ideální místo pro život larev pestrokrovečnicků, protože mají velmi blízko k potravě. Pestrokrovečník se kuklí za šupinkami kůry. Na jaře se líhne dospělec, který žije 7 až 10 měsíců. Během jednoho dne je schopen dospělec pestrokrovečnicka zkonsumovat tři dospělé kůrovce, za celý život až 100 dospělců kůrovce. Larva zkonsumuje až 50 larev lýkožrouta smrkového během svého vývoje (Dippel et al. 1997). Vývojový cyklus pestrokrovečnicka trvá dva roky. V Norsku byla délka vývojového cyklu pestrokrovečnicka stanovena na 2 roky a 4 měsíce (Ye 1998).

---

### ***Medetera spp.***

Druhy rodu *Medetera* spp. Náležející do řádu *Diptera* jsou predátory larev lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) (Hedgren & Schroeder 2004, Wermelinger 2002). Dospělci jsou mouchy o velikosti 1,2 až 4,4 mm a jejich zbarvení je tmavě zelené až černé. Hlava jedince je dorzálně prohnutá a tykadla jsou přilehlá. Na tykadlech je dlouhá arista, která jsou umístěna téměř na vrcholu tykadel. Oči mají velké, oválné, většinou tmavě zelené. Nohy mají protáhlé s malým ochlupením a první pár křídel je blanitý (Teskey et al. 1981). Druhy z rodu *Medetera* jsou rozšířeny po celém světě (Pollet et al. 2011).

Dospělci vyhledávají dolní části kmenů stojících stromů, převážně ty, které mají hladkou kůru (Kenis et al. 2007, Nicolai 1995, Wermelinger 2002). Při přistání na kůře stromu se dospělci *Medetera* snaží držet hlavu vždy vzhůru. Samičky *Medetera* jsou schopny klást vajíčka na čerstvě napadené kmeny v průběhu celého léta (Nicolai 1995). Samičky kladou vajíčka pomocí dlouhého kladélka pod kůru, kdy využívají záletové i výletové otvory. Wermelinger (2002) uvádí, že tloušťka kůry nemá vliv na počet nakladených vajíček. Vajíčka kladou samičky většinou ve spodních částech kmenů. Z vajíček se líhnou dravé larvy o velikosti 8 mm, které žijí pod kůrou napadených nebo odumřelých stromů. Larvy loví převážně larvy lýkožroutů (Kenis et al. 2007, Vega & Hofstetter 2014). Jedna larva *Medetera* může spotřebovat 5 až 20 larev lýkožrouta v závislosti na hustotě larev kůrovce a na 100 cm<sup>2</sup> napadené kůry lze nalézt více než deset larev *Medetera* spp. (Weslien & Regnander 1992).

### **3.2.2 Parazitoidy**

V záměrné biologické ochraně rostlin se využívají zejména ve sklenících parazitoidy, které parazitují na savém hmyzu. Ve světě je celá škála produktů na bázi parazitoidů, které jsou distribuovány po celém světě. Parazitoidy jsou organismy potravně vázané na svého hostitele, zároveň jsou na hostiteli závislé i částí svého vývojového cyklu. Na konci svého vývoje hostitele vždy usmrtí, protože konzumují jeho tkáň a orgány. Během svého života se zároveň chovají jako predátoři, kteří konzumují nevyhovující stádia svého hostitele. Parazitoid je úzce specializován na konkrétní druh škůdce a je pro něho typická synchronizace s určitým vývojovým stádiem škůdce (Osborne et al. 2004, Djemai et al. 2004). Rozlišujeme 4 druhy parazitoidů: 1. vaječné endoparazitoidy, 2. vaječno-larvální endoparazitoidy, 3. larvální endoparazitoidy i ektoparazitoidy, 4. dospělé endoparazitoidy (Kenis et al. 2007).

---

Parazitoidy jsou obvykle menšího vzrůstu než jejich hostitel a dospělí jedinci jsou volně žijícími organismy v tom smyslu, že se nemusí vždy nacházet v blízkosti populace hostitele, ale vyskytují se volně v prostředí. Parazitoidy vyhledávají potravu na základě chemických podnětů, příkladem mohou být látky vypařující se z medovice, kterou produkuje savý hmyz. Zároveň mohou reagovat na vizuální či akustické podněty vysílané jejich hostiteli, výjimku představuje lokalizace hostitele při náhodném setkání.

Nalezení hostitele je důležitou fází parazitoida, aby se mohl v prostředí vyvíjet. Po nalezení vhodného vývojového stádia samička naklade vajíčko do jedince a uvnitř něj se vyvíjí nový parazitoid (Osborne et al. 2004, Djemai et al. 2004). Parazitoidy kůrovců mohou být také atrahovány semiochemikáliemi, které vypouští dospělí jedinci nebo larvy jejich hostitelů. Parazitoidy kůrovců jsou dále přitahovány těkavými látkami stromů a uvolňovanými kvasinkami a houbami (Pettersson 2001a). Parazitoidy reagují i na látky, jež uvolňuje napadený strom, jedná se zejména o monoterpeny. Parazitoid kovověnka kůrovcová (*Rhopalicus tutela*) reaguje na okysličené monoterpeny signalizující poškození jehličnanů (Pettersson 2001a, Pettersson 2001b). Pro nalákání parazitoidů na infestované stromy kůrovci by mohly být použity tyto molekuly jako syntetické atraktanty, což by mohlo navýšit účinnost parazitoidů v populaci kůrovce za předpokladu, že by tyto molekuly byly aplikovány v terénu pomocí inundativní strategie biologické ochrany rostlin (Pettersson et al. 2001a). Obecně platí, že dospělí endoparazitoidy jsou v porovnání s larválními ektoparazitoidy specializovanější a daleko rychleji se rozmnožují (Kenis et al. 2007). Vývoj preimaginálních stádií u parazitoidů je velmi rychlý. Parazitoidy ve volné přírodě přezimují ve stádiu kukly, která je uvnitř mrtvého hostitele. Samička zůstává v blízkosti parazitovaných hostitelů, aby je ochránila v případě přítomnosti konkurenčních druhů nebo hyperparazitoidů.

Tabulka 1 Seznam nejvýznamnějších parazitoidů vyskytujících se v populacích kůrovců (Kenis et al. 2007).

<i>Ektoparazitoid larev</i>	<i>Endoparazitoid dospělců</i>
<i>Coeloides bostrichorum</i> (Giraud), lumčík dutohlav	<i>Cosmophorus klugii</i> (Ratzeburg) <i>Cosmophorus regius</i> (Niezabitowski)
<i>Dendrosoter middendorffi</i> (Ratzeburg), lumčík stromolib	<i>Ropalophorus clavicornis</i> (Wesmael) <i>Tomicobia seitneri</i> (Ruschka)
<i>Roptrocerus xylophagorum</i> (Ratzeburg), kovověnka kladélkatá	<i>Mesopolobus typographi</i> (Ruschka)
<i>Rhopalicus tutela</i> (Walker), kovověnka kůrovcová	
<i>Eurytoma morio</i> (Boheman), tmavka kůrovcová	
<i>Dinotiscus eupterus</i> (Walker)	
<i>Heydenia pretiosa</i> (Forster)	
<i>Roptrocerus mirus</i> (Walker)	
<i>Eurytoma arctica</i> (Thomson)	
<i>Eurytoma blastophagi</i> (Hedqvist)	

### **Roztoči**

Vzájemné vztahy mezi roztoči a druhy kůrovců se mohou jevit jako vzájemně prospěšné, tak i parazitické. Ovšem vliv mezi lýkožroutem smrkovým a roztoči zatím není dostatečně prozkoumán. Druhy roztočů *Iponemus* spp. a *Paracarophenax* spp. požírají vajíčka kůrovce, zástupci *Pyemotes* spp. se živí larvami a kuklami kůrovce. Dospělý jedinec kůrovce není napadán žádným roztočem (Kenis et al. 2007). Některé druhy roztočů patří k hojným zástupcům nacházejícím se na těle kůrovců (např. *Uropoda polysticta* Vitzth.), kdy díky kůrovcům jsou přemísťováni na jiná místa v přírodě (Kielczewski et al. 1983).

---

## 4 Diskuse

Lýkožrout smrkový je v současné době nejvýznamnější škůdce lesních porostů v Evropě. Lýkožrout je výhradně vázán na smrk ztepilý (*Picea abies*), výjimečně může napadat i modřín opadavý (*Larix decidua*). Výskyt lýkožrouta byl zaznamenán i na borovici lesní (*Pinus sylvestris*), nicméně výskyt na tomto druhu je ojedinělý. Pro lýkožrout smrkového *I. typographus* jsou atraktivní starší stromy smrku ztepilého, kdy stáří stromů se uvádí ve věkovém rozpětí od 60 do 100 let. Výčetní tloušťka těchto stromů překračuje 22 cm a zároveň kmen disponuje požadovanou tloušťkou lýka a kmen je pokryt z významné části hladkou kůrou. Mladší stromy smrku mají sice hladší kůru, ale nemají dostatečnou vrstvu lýka. U výrazně starších smrků je sice lýko dostatečně silné, ale proniknutí do hrubé borky je pro dospělé samečků daleko problematictější (Kula 2014).

Limitujícím faktorem pro vývoj lýkožrouta smrkového je teplota. *I. typographus* je řazen do skupiny hmyzu, který má délku vývoje vysoce vázanou na teplotu a na její optimum reaguje zkrácením vývoje a navýšením počtu generací během roku (Kula 2014). V nižších nadmořských výškách jsou vyšší teploty, proto v těchto oblastech je cyklus lýkožrouta rychlejší ve srovnání s vyššími nadmořskými výškami. Proto v nižších polohách může *I. typographus* dokončit v teplých letech i tři generace za rok (Doležal & Sehnal 2007, Zumr 1995). Délka vývoj u jednotlivých druhů kůrovců může být odlišná. Vývojový cyklus *I. duplicatus* je například rychlejší než vývojový cyklus lýkožrouta smrkového *I. typographus* o 10 dní při teplotě 15 °C a o 10 dní při teplotě 30 °C (Davídková & Doležal 2019). Rychlost vývoje jedné generace může být rozdílná na jednom hostiteli, a to z důvodu expozice kmene světovým stranám. Strana kmene orientovaná na jih je po delší dobu dne vystavena slunečnímu záření, je vyhřátá, proto při rojení dospělců na tuto stranu nalétává daleko více jedinců. Vývoj nové generace *I. typographus* je na této exponované části smrku o něco rychlejší ve srovnání s vývojem na části kmene, která je exponována na sever (Klimeczek & Vitté 1989). Z tohoto důvodu může být letní rojení rozptýlené, kdy se může vyskytovat nižší intenzita ve srovnání s jarním rojením. Je to dáno tím, že nová generace se vyvíjí postupně. Jarní rojení je spontánní a naopak intenzivnější ve srovnání s letním rojením a zároveň jarní rojení při vhodných podmínkách počasí trvá daleko kratší dobu (Zumr 1995). *I. typo-*



---

*graphus* se přestává vlivem zkracování délky dne rozmnožovat. Toto nastává v polovině srpna, kdy se den zkrátí na 15 hodin (Doležal & Sehnal 2007). Dokončení vývoje není závislé na délce dne, vývoj je dokončen dříve, než nastane zimní období.

Před přezimováním v kůře, než dospělci začnou hibernovat, přijímají potravu. U lýkožrouta smrkového nastává chladová strnulost při teplotě 0–7 °C (Kula 2014). Jedinec je živý, ale bez jasných životních projevů. Po přezimování, kdy teplota stoupne na 7 °C, začnou dospělci opět přijímat potravu a při teplotě kolem 16,5 °C se začínají rojit (Lobinger 1994). Rozvoj pohybové aktivity nastává v teplotním rozmezí od 14 do 39 °C, s optimem při 29 °C. Dospělci *I. typographus* vyžadují při rojení dostatek slunečního svitu. Vyšší optimální teplota řadí lýkožrouta smrkového k pozdně se rojícím kůrovcům (Kula 2014). Před rojením tedy přijímají potravu, aby došlo k postupnému aktivování letových svalů a zároveň došlo k jejich pohlavní dospělosti (Doležal & Sehnal 2007). Pfeffer (1952) a Zumr (1982) uvádí, že na stromech přezimuje 90 % dospělců *I. typographus* a v hrabance pouze 2-6 %. Dospělci přezimující v hrabance jsou nacházeny v blízkosti paty napadeného stromu. Při přezimování jedinců na stojících kmenech dochází v chladnější zimě až k 70 % mortalitě jedinců. Dospělci přezimující v hrabance jsou vitálnější, během zimy uhynie 7 % populace (Klimeczek 1989). Skuhrový (2002) uvádí, že v přirozených lesích je zaznamenána nižší mortalita během zimy než v hospodářských lesích. Zumr (1982) dodává, že mortalita kůrovce se pohybuje mezi 16 až 36 % jedinců v zimním období.

Lýkožrout smrkový osidluje kmen smrku postupně. Nejdříve vyhledává sekci pod korunou stromu, kde samičky po kopulaci se samečky vytváří delší matečné chodby. Postupně dospělí samečci obsazují i nižší partie stromu. Při bázi kmene je nálet samečky opožděn a samičky vyhlodávají kratší matečné chodby. Lýkožrout smrkový produkuje agregační feromon, který láká další jedince, a tím zvyšuje jejich počet na daném kmene hostitele. Během obsazování stromů a následným budováním závrtových otvorů může docházet k zalití sameček pryskyřicí stromu. Toto se odehrává v případě, kdy sameček vyhledá zdravý strom, který začne produkovat pryskyřici. Pokud je však tlak lýkožrouta na daného hostitele silnější, i zdravý strom ztratí svoji obranyschopnost (Schwerdtfeger 1948).

Napadení smrku začíná tedy proniknutím samečka pod kůru během vyhlodávání snubní komůrky, kam pomocí agregačních feromonů naláká samičky, které po kopulaci se samečkem začnou vyhlodávat matečné chodby podélně s kmenem. Napadení stromu lze zjistit na základě závrtových otvorů a drtinek, které jsou viditelné v těchto

---

otvorech. Požerky lýkožrouta jsou dvou nebo třiramenné, což závisí na tom, kolik samic je nalákáno do snubní komůrky. Na okrajích chodeb samičky vyhlodávají zářezy, do kterých nakladou vajíčka (Zumr 1995). K úhynu stromu přispívají larvy, které svým žírem přerušují vodivá pletiva stromu, což je dáno tím, že vyhlodávají chodbičky kolmo na podélně situované matečné chodby. Davídková & Doležal (2019) uvádí, že vývoj kůrovce *Ips duplicatus* od vajíčka po dospělé se zkrátil z 39 dní při 15 °C na 10,3 dne při teplotě 30 °C. Teploty nad 33 °C byly devastující pro všechna vývojová stádia, kromě dospělé. Rychlost vývoje se lineárně zvyšovala při teplotách mezi 15 a 25 °C. Spodní mez pro vývoj vajíček je 9 °C, pro larvy 6,1 °C a kukly 6,9 °C. U *Ips typographus* je vývoj obdobný. Strom uhynie v důsledku přerušování vodivých pletiv žírem larev, které hlodají chodbičky kolmo na podélně situované matečné chodby (Kula 2014).

Pro regulaci populací lýkožrouta smrkového je vyvinuta řada metod. V rámci integrované ochrany lesa mohou být použity mechanické, bioracionální, biologické a chemické metody ochrany lesa. Důležitým krokem v Integrované ochraně nejen rostlin, ale lesních porostů je monitoring.

Monitoring představuje proces, kdy se zjišťuje zdravotní stav porostů a cílem je zjistit, jaký druh patogenu způsobující onemocnění na dané plodině, resp. porostu a druh škůdce se na dané lokalitě vyskytuje a v jaké fázi vývoje je. Zároveň je důležité sledovat i výskyt a vývoj přirozených nepřátel v populacích škůdců (Zahradník 2004, Pultar 2003).

Mezi další významné metody patří i „agrotechnické“ (biotechnické), které zahrnují pěstební opatření, kdy je doporučováno zakládat smíšené kultury. Výsadba listnatých stromů tak sníží počet pěstovaných smrkových monokultur, a tím dojde k větší diverzitě lesních dřevin. Zároveň se jedná o krok, kdy se z napadeného lesa odstraňují poškozené a infestované stromy škůdci, zejména kůrovci. Mezi bioracionální metody patří používání feromonů, které jsou kombinovány s použitím mechanického základu, což je samotné tělo lapače. Kombinace těchto dvou metod je využita nejen v monitoringu počtu dospělců na dané lokalitě, ale zároveň se využívá jako kurativní opatření k odchytu většího množství dospělců.

Mezi mechanické metody patří používání nejen lapačů, ale i lapáků a trojnožek a odkornování napadených stromů. V rámci biologické ochrany lesa je důležitá podpora přirozených nepřátel. Chemické metody lze využívat jen v krajním případě. Pokud se

---

však musí používat pesticidy, musí to být takové účinné látky, které nejsou širokospektrální, nesmí působit negativně na životní prostředí a přirozené nepřátele. Od 1. 1. 2014 je každý profesionální uživatel povinen dodržovat Zásady Integrované ochrany rostlin (IOR) vyplývající z rámcové směrnice Evropského parlamentu a Rady o udržitelném využívání pesticidů 2009/128/ES, článek č. 14 a příloha č. III. V současné době jsou zásady IOR implementovány do legislativy ČR, a to ve Vyhlášce 205/2012 Sb., což je Vyhláška o obecných zásadách integrované ochrany rostlin (Suková 2012).

Lapáky jsou pokácené zdravé stromy, které se položí na okraj lesa do polostínu. Větve z poraženého stromu se osekají a pomocí nich se lapák přikryje, aby nedocházelo k jeho rychlému vysychání. Lapáky se podkládají, aby neležely na zemi, a bylo tak umožněno dospělcům kůrovců využít k zavrtání převážnou plochu kmene (Zumr 1985). Zahradník (2007) doporučuje pokládat sérii lapáků od poloviny února do začátku března. Lapáky se instalují před každým rojením. Lapáky se kontrolují v pravidelných intervalech 7 až 10 dní od počátku rojení v intervalu 7 – 10 dní, kdy se zaznamenává počet závrtů na jednotku plochy až do doby jejich vytažení z lesa, resp. asanace (Křístek et al. 2002). Asanace musí být provedena na celé ploše lapáku.

Dalším opatřením je instalace trojnožek, které slouží též k hubení lýkožroutů. Jedná se o otrávené lapáky, kdy polena z čerstvě pokáceného a odvětveného stromu jsou napuštěny insekticidem a jsou sestavena právě do tvaru trojnožky. Na vrcholu trojnožky je umístěn feromon, který naláká dospělce. Metoda umístění trojnožek do lesních porostů není z ekologického hlediska vhodná, protože může docházet k regulaci přirozených nepřátel zejména pestrokrovečníka (*Thanasimus formicarius*) a parazitoidů, protože polena jsou napuštěna většinou širokospektrálním insekticidem (Jeniš & Vrba 2007).

Při porovnání obranných opatření nezaznamenali Faccoli et al. (2008) významný rozdíl mezi lapači, lapáky a otrávenými lapáky. Zumr (1985) uvádí, že metoda feromonových lapačů je stejně účinná jako metoda lapáků. Podobné výsledky prezentovali Novák a Zahradník (1982).

V populacích lýkožrouta smrkového *I. typographus* se vyskytují vedle parazitoidů (např. *Coeloides bostrichorum*, *Rhopalicus tutela*) a predátorů (např. *Thanasimus formicarius*) také různé druhy patogenních mikroorganismů, které u jedinců vyvolávají primární onemocnění. V populacích *I. typographus* byl zaznamenán výskyt entomopatogenních virů, bakterií, prvoků, a zejména různých druhů entomopatogenních hub. Entomopatogenní houby zauímají jedinečné postavení mezi patogenními organizmy

---

hmyzu, protože jsou schopny infikovat hostitele přímo přes vnější kutikulu (Inglis et al. 2001), a nemusí se tak dostat do těla požerem, jako je tomu u entomopatogenních virů nebo entomopatogenních bakterií, popřípadě dalších patogenních mikroorganismů (Butt et al. 1995).

V průběhu plošného monitoringu na území NP Šumava bylo zjištěno, že entomopatogenní houby jsou zcela asociovány s *I. typographus*. Během výzkumu bylo odizolováno několik druhů entomopatogenních hub. Nejvýznamnějším druhem byla houba *Beauveria bassiana*, která výrazně u infikovaných dospělců dominovala. Dalšími odizolovanými druhy byla houba *Isaria fumosorosea*, *Isaria farinosa* a *Lecanicillium lecanii* (Landa et al. 2001). Draganova et al. (2010) odizolovali z dospělců kůrovců *Ips sexdentatus*, *Ips typographus* a *D. autographus* v získaných v pohoří Maleshevska a Vitosha v Bulharsku entomopatogenní druhy hub *Beauveria bassiana*, *Beauveria brongniartii* a *Isaria farinosa*.

Na území NP Šumava byla houba *B. bassiana* jako jediná ze zachycených druhů odizolována z migrujícího dospělého, larvy, kukly a dospělého lýkožrouta v kůře a z půdy v okolí kůrovcových souší (Landa et al. 2010). Tento druh je schopen v přírodě i laboratorních podmínkách vedle lýkožrouta smrkového *Ips typographus* infikovat i jiné druhy kůrovců (*Scolytinae*), např. s druh *Dendroctonus micans*, *Ips sexdentatus*, *D. autographus*, *Hylastes ater*, *Hylurgus ligniperda*, *Scolytus scolytus*, *Scolytus multistriatus*, *Ips subelongatus* (Batta 2007, Brownbridge et al. 2010, Draganova et al. 2010, Popa et al. 2012). Entomopatogenní houby zejména pak *B. bassiana* mají největší praktický potenciál v biologické ochraně lesních porostů proti kůrovcům (*Coleoptera*, *Scolytinae*) (Landa et al. 2010, Vaupel & Zimmermann 1996).

V současné době je udělen patent s názvem Kmen entomopatogenní houby *Beauveria bassiana*, způsob jeho použití a přípravek s obsahem spor kmene. Tento uplatněný patent č. 308112 vznikl na Zemědělské fakultě, Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.

---

## 5 Závěr

Cílem této bakalářské práce je zpracování literární rešerše na základě odborné literatury zabývající se přirozenými nepřáteli lýkožrouta smrkového. Přirození nepřátele tohoto škůdce mohou ovlivnit jeho populaci, a tak regulovat jeho rozšíření. V práci je popsána morfologie a vývojový cyklus lýkožrouta smrkového.

Nejvýznamnějšími přirozenými nepřáteli lýkožrouta smrkového jsou patogenní mikroorganismy, tedy viry, bakterie, protozoa, houby, hlístice, a makroorganismy, tedy predátoři a parazitoidy.

Patogenní mikroorganismy jsou schopné vyvolat u lýkožrouta smrkového primární onemocnění, a mohou tak značně ovlivnit populaci tohoto škůdce. V populacích *I. typographus* byl zaznamenán výskyt entomopatogenních virů, bakterií, prvoků, a různých druhů entomopatogenních hub. Entomopatogenní houby zauímají výjimečné postavení mezi patogenními organizmy hmyzu, jelikož jsou schopny infikovat hostitele přímo přes vnější kutikulu, a ovlivnění populace lýkožrouta smrkového je tedy rychlejší a přímější než v případě ostatních patogenních mikroorganismů.

Dalším důležitým regulujícím prvkem populací lýkožrouta smrkového jsou makroorganismy. Jejich hospodářský význam spočívá především ve výrazné podpoře v biologickém boji s kůrovci. Pokud se ve zkoumané lokalitě vyskytoval pestrokrovečník mravenčí, byl zaznamenán výrazný pokles populace kůrovce. Důležitým predátorem larev kůrovce je *Medetera* spp. Parazitoidy se během svého života chovají také jako predátoři, kteří konzumují nevyhovující stádia svého hostitele. Vliv mezi lýkožroutem smrkovým a roztoči zatím není dostatečně popsán.

---

## 6 Seznam použité literatury

- Adams A. S., Boone C. K., Bohlmann J., Raffa K. F. (2011): Responses of bark beetle-associated bacteria to host monoterpenes and their relationship to insect life histories. *J. Chem. Ecol.*, 37: 808–817.
- Ainslie B., Jackson P. L. (2011): Investigation into mountain pine beetle above-canopy dispersion using weather radar and an atmospheric dispersion model. *Aerobiology*, 27: 51–65.
- All J. N., Anderson R. F. (1972): Initial attack and brood production by females of *Ips grandicollis* (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 65: 1293–1296.
- Alonso-Zarazaga M., Lyal C. H. C. (2009): A catalogue of family and genus group names in Scolytinae and platypodinae with nomenclatural remarks (Coleoptera: Curculionidae). *Zootaxa*, 2258: 1–134.
- 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: 121–129.
- Arif B. M. (1995): Recent advances in the molecular biology of entomopoxviruses. *J. Gen. Virol.*, 76:1–13.
- Arthurs S., Thomas M. B. (2001): Effects of temperature and relative humidity on sporulation of *Metarhizium anisopliae* var. *acidum* in mycosed cadavers of *Schistocerca gregaria*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 78 (2): 59–65.
- Ayres M. P., Wilkens R. T., Ruel J. J., Vallery E. (2000): Fungal relationships and the nitrogen budget of phloem-feeding bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecology*, 81: 2198–2210.
- Barr B. (1969): Sound production in Scolytidae with an emphasis on the genus *Ips*. *Can. Entomol.*, 101: 636–672.
- Batra L. R. (1966): Ambrosia fungi: extent of specificity to ambrosia beetles. *Science*, 153: 193–195.
- Batta, Y. A., 2007. Biocontrol of almond bark beetle (*Scolytus amygdali* Geurin- Menneville, Coleoptera: Scolytidae) using *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. (Deuteromycotina: Hyphomycetes). *Journal of Applied Microbiology*. 103, 1406 – 1414.
- Bergroth E. (1884): Bemerkungen zur dritten Auflage des Catalogus Coleopterorum Europae auctoribus L. v. Heyden, E. Reitter et J. Weise. *Berliner entomologische Zeitschrift*, 28: 225–230.
- Bidochka M. J., Kamp A. M., Lavender T. M., Dekoning J., De Croos J. N. A. (2001): Habitat association in two genetic groups of the insect-pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*: Uncovering cryptic species. *Applied and Environmental Microbiology*, 67: 1335–1342.
- Birgersson G., Dalusky M. J., Espelie K. E., Berisford C. W. (2012): Pheromone production, attraction, and interspecific inhibition among four species of *Ips* bark beetles in the Southeastern USA, *Psyche* ID532652.
- Bleiker K. P., Six D. L. (2007): Dietary benefits of fungal associates to an eruptive herbivore: potential implications of multiple associates on host population dynamics. *Environ. Entomol.*, 36: 1384–1396.
- Bleiker K. P., Heron R. J., Braithwaite E. C., Smith G. D. (2013): Preemergence mating in the mass-attacking bark beetle, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Curculionidae). *Can. Entomol.*, 145: 12–19.
- Braga G. U. L., Flint S. D., Miller C. D., Anderson A. J., Roberts D. W. (2001): Both solar UVA and UVB radiation impair conidial curability and delay germination

- 
- in the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae*. Photochemistry and Photobiology, 74: 734-739.
- Brand J. M., Bracke J. W., Markovetz A. J., Wood D. L., Browne L. E. (1975): Production of verbenol pheromone by a bacterium isolated from bark beetles. Nature, 254: 136–137.
- Breshears D. D., Cobb N. S., Price P. M., Allen C. D., Balice R. G., Romme W. H., et al. (2005). Regional vegetation die-off in response to global change-type- drought. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 102: 15144 –15148
- Bright D. E. (2014): A catalog of *Scolytidae* and *Platypodidae* (Coleoptera), Supplement 3 (2000–2010), with notes on subfamily and tribal reclassifications. Insecta Mundi, 356: 1–336.
- Brownbridge, M., S. D. Reay, N. J. Cummings 2010: Association of Entomopathogenic Fungi with Exotic Bark Beetles in New Zealand Pine Plantations. Mycopathologia, 169:75–80.
- Butt, et al. 1995. Using Functional Grammar: An Explorer's Guide. Sidney: Macquarie University.
- Byers J. A. (1989): Chemical ecology of bark beetles. Experientia, 45: 271–283.
- Byers J. A., Birgersson G. (1990): Pheromone production in a bark beetle independent of myrcene precursor in host pine species. Naturwissenschaften, 77: 385–387.
- Byers J. A., Wood D. L. (1981): Antibiotic-induced inhibition of feromone synthesis in a bark beetle. Science, 213: 763–764.
- Cognato A. I. (2000): Phylogenetic analysis reveals new genus of Ipini bark beetle (*Scolytidae*). Ann. Entomol. Soc. Am., 93: 362–366.
- Cognato A. I., Sperling F.A.H. (2000): Phylogeny of *Ips* DeGeer (Coleoptera: *Scolytidae*) inferred from mitochondrial cytochrome oxidase I sequence. Mol. Phylogenet. Evol., 14: 445–460.
- Cognato A. I., Vogler A.P. (2001): Exploring data interaction and nukleotide alignment in a multiple gene analysis of *Ips* (Coleoptera: *Scolytinae*). Syst. Biol., 50: 758–780.
- Cognato A. I., Sun J.H. (2007): DNA based cladograms augment the discovery of a new *Ips* species from China (Coleoptera: *Curculionidae*: *Scolytinae*). Cladistics, 23: 539–551.
- Cognato A. I., Grimaldi D. (2009): 100 million years of morphological conservation in bark beetles (Coleoptera: *Curculionidae*: *Scolytinae*). Syst. Entomol., 34: 93–100.
- Cognato A. I. (2013): Molecular phylogeny and taxonomic review of Premnobiini Browne 1962 (Coleoptera: *Curculionidae*: *Scolytinae*). Frontiers in Ecology and Evolution, 1: 1–12.
- Corsaro D., Walochnik J., Venditti D., Hauröder B., Miche R. (2020): Solving an old enigma: *Morellospora saccamoebae* gen. nov., sp. nov. (Rozellomycota), a *Sphaerita*-like parasite of free-living *amoebae*. Parasitology Research, 119:925–934.
- Cory J. S., Evans H. F. (2007): Viruses, pp., 149-174. In: Lacey L.A., Kaya H.K. (Eds.) Field manual of techniques in invertebrate pathology. Springer, Dordrecht.
- Crotch G. R. (1870): The genera of Coleoptera studied chronologically (1735–1801). Transactions of the Entomological Society of London, 1: 41–52.
- Currie C. R., Scott J. A., Summerbell R. C., Malloch D. (1999): Fungusgrowing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. Nature, 398: 701–704.

- 
- Davídková M., Doležal P. (2019): Temperature-dependent Development of the Double-spined Spruce Bark Beetle *Ips duplicatus* (Sahlberg, 1836) (*Coleoptera: Curculionidae*). *Agricultural and Forest Entomology*, 21(4): 388–395.
- DeGeer C. (1775): Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Vol. 5. L. L. Grefing, Stockholm.
- Dippel, C., Heidger, C., Nicolai, V., Simon, M., 1997: The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems (*Coleoptera: Scolytidae*). *Entomol. Gener.*, 21: 161–175.
- Djemai I., Casas J., Magal C. (2004): Parasitoid foraging decisions mediated by artificial vibrations. *Animal Behaviour*, 67(3), 567–571.
- Doane C. C. (1960): Bacterial pathogens of *Scolytus multistriatus* Marsham as related to crowding. *J. Insect Pathol.*, 2: 24–29.
- Dodds K. J., Graber C., Stephen F. M. (2001): Facultative intraguild predation by larval *Cerambycidae* (*Coleoptera*) on bark beetle larvae (*Coleoptera: Scolytidae*). *Environ. Entomol.*, 30: 17–22.
- Doležal P., Sehnal F. (2007): Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology*, 131(3): 165–173.
- Draganova S., Takov D., Doychev D. (2010): Naturally occurring entomopathogenic fungi on three bark beetle species (*Coleoptera: Curculionidae*) in Bulgaria. *Pesticidi i Fitomedicina* (Belgrade), 25: 59–63.
- Elkinton J. S., Wood D. L. (1980): Feeding and boring behavior of the bark beetle *Ips paraconfusus* (*Coleoptera: Scolytidae*) on the bark of host and non-host tree species. *Can. Entomol.*, 112: 797–809.
- Elkinton J. S., Wood D. L., Hendry L. B. (1980): Pheromone production by the bark beetle *Ips paraconfusus*, in the nonhost, white fir. *J. Chem. Ecol.*, 6: 979–987.
- Erbilgin N., Raffa F. K. (2001): Modulation of predator attraction to pheromones of two prey species by stereochemistry of plant volatiles. *Oecologia*, 127: 444–453.
- Evans H. F. (2000): Viruses. In: Lacey L.A., Kaya H.K. (Eds.): *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Kluwer Academic Publishers, 179–208.
- Fabricius J. C. (1776): *Genera insectorum eorumque characteres naturales, secundum numerum, figuram, situm et proportionem omnium partium oris adjecta mantissa specierum nuper detectarum*. Litteris Mich. Friedr. Bartschii, Chilonii.
- Faccoli M., Stergulc F. (2008): Damage reduction and performance of mass trapping devices for forest protection against the spruce bark beetle, *Ips typographus* (*Coleoptera Curculionidae Scolytinae*). *Annals of Forest Science*, 65(3): 309.
- Faflák J. (2010): Problematika lýkožrouta smrkového v NP Šumava – aplikace do geografického vzdělávání. *Bakalářská práce*, Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, pp. 66.
- Fargues J., Goettel M. S., Smith N., Ouedraogo A., Rougier M. (1997): Effect of temperature on vegetative growth of *Beauveria bassiana* isolates from different origins. *Mycologia*, 83(3): 383–392.
- Fargues J., Rougier M., Goujet R., Smits N., Coustere C., Itier B. (1997): Inactivation of conidia of *Paecilomyces fumosoroseus* by near-ultraviolet (UVB and UVA) and visible radiation. *Journal of Invertebrate Pathology*, 69: 70–78.
- Faria M., Wraight S. P. (2007): Mycoinsecticides and mycoacaricides: A comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types. *Biological Control*, 43(3): 237–256.



- 
- Feng M. G., Poprawski T. J., Khachatourians G. G. (1994): Production, formulation and application of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* for insect control: Current status. *Biocontrol Science and Technology*, 4: 3-34.
- Fernandes, É. K. K., Rangel, D. E. N., Moraes, Á. M. L., Bittencourt, V.R.E.P., Roberts, D. W. (2008). Cold activity of *Beauveria* and *Metarhizium*, and thermotolerance of *Beauveria*, *J Invertebr Pathol.* 98(1): 69–78.
- Figuroa-Teran R., Welch W. H., Blomquist G. J., Tittiger C. (2012): Ipsdienol dehydrogenase (IDOLDH): A novel oxidoreductase important for *Ips pini* pheromone production. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 42: 81–90.
- Flamm R. O., Pulley P. E., Coulson R. N. (1993): Colonization of disturbed trees by the southern pine bark beetle guild (*Coleoptera, Scolytidae*). *Environ. Entomol.*, 22: 62–70.
- Follett P. A., Kawabata A., Nelson R., Asmus G., Burt J., Goschke K., Ewing C., Gaertner J., Brill E., Geib S. (2016): Predation by flat bark beetles (*Coleoptera: Silvanidae* and *Laemophloeidae*) on coffee berry borer (*Coleoptera: Curculionidae*) in Hawaii coffee. *Biological control*, 101: 152-158.
- Folorunso E. A., Roy K., Gebauer R., Bohata A., Mraz J. (2020): Integrated pest and disease management in aquaponics: A metadata-based review. *Reviews in Aquaculture, Early Access*, 13(2): 971-995.
- Forsse E., Solbreck C. (1985): Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. *Z. angew. Entomol.*, 100: 47–57.
- Franklin A. J., Grégoire J.-C. (1999): Flight behaviour of *Ips typographus* L. (*Col., Scolytidae*) in an environment without pheromones. *Ann. For. Sci.*, 56: 591–598.
- Franklin A. J., Debruyne C., Grégoire J.-C. (2000): Recapture of *Ips typographus* L. (*Col., Scolytidae*) with attractants of low release rates: localized dispersion and environmental influences. *Agric. For. Entomol.*, 2: 259–270.
- Fraser C. I., Brahy O., Mardulynn P., Dohet L., Mayer F., Grégoire J.-C. (2014): Flying the nest: male dispersal and multiple paternity enables extrafamilial matings for the invasive bark beetle *Dendroctonus micans*. *Heredity*, in press.
- Furniss M. M. (1995): Biology of *Dendroctonus punctatus* (*Coleoptera, Scolytidae*). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 88: 173–182.
- Furniss R. L., Carolin V. M. (1977): Western forest insects. U.S.D.A. Forest Service Misc. Publ., 1339: pp.654.
- Furniss M. L., Carolin V. M. (1992): Western forest insects: United States Department of Agriculture Forest Service Miscellaneous Publication, No., 1339. Washington, DC.
- Grégoire J. C. (1988): The greater European spruce beetle. *In: Berryman, A.A. (Ed.), Dynamics of Forest Insect Populations: Patterns, Causes, and Implications.* Plenum Press, New York, pp., 456–478.
- Grégoire J. C., Evans F.H. (2007): Damage and control of BAWBILT organisms an overview, pp., 19-37. *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.* Springer, Dordrecht.
- Grucmanova S., Holusa J. (2013): Nematodes Associated with Bark Beetles, with Focus on the Genus *Ips* (*Coleoptera: Scolytinae*) in Central Europe. *Acta Zoologica Bulgarica*, 65(4): 547–556.
- Haidler B., Wegensteiner R., Weiser R. (2003): Occurrence of microsporidia and other pathogens in associated living spruce bark beetles (*Coleoptera: Scolytidae*) in an Austrian forests. *IOBC-WPRS Bulletin*, 26: 257-260.

- 
- Hajek A. E., Bauer L. S. (2007): Microbial kontrol of wood-boring insects attacking forest and shade trees, pp., 505-526. *In*: Lacey L.A., Kaya H.K. (Eds.) Field manual of techniques in invertebrate pathology. Springer, Dordrecht.
- Harrington T. C. (2005): Ecology and evolution of mycetophagous beetles and their fungal partners. *In*: Vega, F.E., Blackwell, M. (Eds.), Insect Fungal Associations, Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford, pp., 257–291.
- Händel U., Wegensteiner R., Weiser J., Žižka Z. (2003): Occurrence of pathogens in associated living bark beetles (*Coleoptera*, *Scolytidae*) from different spruce stands in Austria. *Journal of Pest Science*, 76: 22-32.
- Hedgren, P. O., Schroeder, L. M. (2004): Reproductive succes of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) and occurrence of associated species: a comparison between standing betlekilled trees and cut trees. *Forest Ecology and Management*, 203: 241 - 250.
- Hofstetter R. W., Moser J. C., Blomquist S. R. (2013): Mites associated with bark beetles and their hyperphoretic ophiostomatoid fungi. *In*: Seifert K.A., de Beer Z.W., Wingfield M.J. (Eds.), Ophiostomatoid Fungi: Expanding Frontiers. *In*: CBS Biodiversity Series, 12, pp., 165–176
- Holecová M. (2012): Parazitoidy a ich životné stratégie. AQ-BIOS, Bratislava, pp., 47
- Holuša J., Lukášová K. (2016): Pathogen's level and parasitism rate in *Ips typographus* at high population densities: importance of time. *Journal of Applied Entomology*, 141: 768-779.
- Holuša J., Weiser J., Žižka Z. (2009). Pathogens of the spruce bark beetles *Ips typographus* and *Ips duplicatus*. *Central European Journal of Biology*, 4(4): 567–573.
- Holuša J., Lubojacký J., Knížek M. (2010): Distribution of the double-spined spruce bark beetle *Ips duplicatus* in the Czech Republic: spreading in 1997 – 2009. *Phytoparasitica*, 38: 435-443.
- Hopping G. R. (1963a): Generic characters in the tribe *Ipini* (*Coleoptera: Scolytidae*), with a new species, a new combination, and new synonymy. *Can. Entomol.*, 95: 61–68.
- Hopping G. R. (1963b): The North American species in group I of *Ips DeGeer* (*Coleoptera: Scolytidae*). *Can. Entomol.*, 95: 1091–1096.
- Hougardy E., Grégoire C.-J. (2001): Bark-beetle parasitoids population surveys following storm damage in spruce stands in the Vosges region (France). *Integrated Pest Management Reviews*, 6: 163-168.
- Huber D. P. W., Aukema B. H., Hodgkinson R. S., Lindgren B. S. (2009): Successful colonization, reproduction and new generation emergence in live interior hybrid spruce, *Picea engelmannii* x *glauca*, by mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae*. *Agric. For. Entomol.*, 11: 83–89.
- Hughes P. R. (1974): Myrcene: a precursor of pheromones in Ips beetles. *J. Insect Physiol.*, 20: 1271–1275.
- Hulcr J., Dunn R. R. (2011): The sudden emergence of pathogenicity in insect – fungus symbioses threatens naive forest ecosystems. *Proc. R. Soc. B*, 278: 2866–2873.
- Hunt D. W. A., Borden J. H. (1989): Conversion of verbenols to verbenone by yeasts isolated from *Dendroctonus ponderosae* (*Coleoptera: Scolytidae*). *J. Chem. Ecol.*, 16: 1385–1397.
- Chansler J. F. (1964): Overwintering habits of *Ips lecontei* Sw. and *Ips confusus* (Lec.) in Arizona and New Mexico: United States Department of Agriculture Forest Service Research Note RM–27, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, CO.

- 
- Chararas C. (1962): Etude biologique des scolytides des conifers. Encyclopedie Entomologique, Ser. A, Nr., 38: Paul Lechevalier, Paris.
- Inglis G. D., Goettel M. S., Butt T. M., Strasser H. (2001): Use of hyphomycetes fungi for managing insect pests In: Butt T.M., Jackson C., Magan N. (Eds): Fungi as biocontrol agents: progress, problems and potential. CAB International, Wallingford, UK, 23-69.
- Jackson P. L., Straussfogel D., Lindgren B. S., Mitchell S., Murphy B. D. (2008): Radar observation and aerial capture of mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopk. (*Coleoptera: Scolytidae*) in flight above the forest canopy. Can. J. For. Res., 38: 2313–2327.
- Jactel H. (1993): Individual variability of the flight potential of *Ips sexdentatus* Boern. (*Coleoptera: Scolytidae*) in relation to day of emergence, sex, size, and lipid content. Can. Entomol., 125: 919–930.
- Jakuš R., Blaženec M. (2011): Treatment of bark beetle attacked trees with entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin. Folia Forestalia Polonica, 53: 150-155.
- Jassim H. K., Foster H. A., Fairhurst C. P. (1990): Biological control of Dutch elm disease: *Bacillus thuringiensis* as a potential control agent for *Scolytus scolytus* and *S. multistriatus*. J. Appl. Bacteriol., 69: 563–568.
- Jeniš J. & Vrba M. 2007: Srovnání účinnosti lapáků, otrávených trojnožek a lapačů. Lesnická práce, 86 (9): 586/26.
- Jordal B. H., Cognato A. I. (2012): Molecular phylogeny of bark beetles reveals multiple origins of fungus farming during periods of global warming. BMC Evol. Biol., 12: 133.
- Jordal B. H., Beaver R. A., Kirkendall L. R. (2001): Breaking taboos in the tropics: inbreeding promotes colonization by wood-boring beetles. Glob. Ecol. Biogeogr., 10: 345–358.
- Jordal B., Normark B. B., Farrell B. D. (2000): Evolutionary radiation of an inbreeding haplodiploid beetle lineage (*Curculionidae, Scolytinae*). Biol. J. Linn. Soc., 71: 483–499.
- Jordal B. H., Beaver R. A., Normark B. B., Farrell B. D. (2002): Extraordinary sex ratios and the evolution of male neoteny in sib-mating *Ozopemon* beetles. Biol. J. Linn. Soc., 75: 353–360.
- Kalinová B. (2009): Projekt terpeny, voda a *Ips typographus*. Ms. depon., USBE AV ČR, České Budějovice, 13 s.
- Kavková M., Čurn V. (2005): *Paecilomyces fumosoroseus* (*Deuteromycotina: Hyphomycetes*) as a potential mycoparasite on *Sphaerotheca fuliginea* (*Ascomycotina: Erysiphales*). Mycopathologia, 159(1): 53–63.
- Kaya H. K., Lacey L. A. (2000): Field manual of techniques in invertebrate pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and other Invertebrate Pests. Springer, Dordrecht, pp., 735-750.
- Kenis M., Wermelinger B., Gregoire C. J. (2007): Research on parasitoids and predators of Scolytidae – a review In: Lieutier F., Battisti A., Grégoire J.-C., Day K.R., Evans H.F. (Eds.): Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis, Dordrecht: Springer Netherlands, 237-290.
- Kielczewski B., Moser J. C., Wiśniewski J. (1983): Surveying the acarofauna associated with Polish *Scolytidae*. Bulletin de la Société des Amis des Science et des Lettres de Poznan, 22: 1–10.

- 
- Kirchhoff J. F., Führer E. (1990): Experimentelle Analyse der Infection und des Entwicklungszyklus von *Malamoeba scolyti* in *Dryocoetes autographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Entomophaga*, 34: 537-544.
- Kirisits T. (2004): Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on ophiostomatoid fungi. 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, Dordrecht, pp., 181–236.
- Kirkendall L. R., Faccoli M. (2010): Bark beetles and pinhole borers (*Curculionidae*, *Scolytinae*, *Platypodinae*) alien to Europe. *ZooKeys*, 56: 227–251.
- Kirkendall L. R., Faccoli M., Ye H. (2008): Description of the Yunnan shoot borer, *Tomicus yunnanensis* Kirkendall and Faccoli sp. n. (*Curculionidae: Scolytinae*), an unusually aggressive pine shoot beetle from southern China, with a key to the species of *Tomicus*. *Zootaxa*, 1819: 25–39.
- 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.
- Knee W., Forbes M. R., Beaulieu F. (2013): Diversity and host use of mites (*Acari: Mesostigmata, Oribatida*) phoretic on bark beetles (*Coleoptera: Scolytinae*): global generalists, local specialists? *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 106: 339–350.
- Knížek M. (2011): Scolytinae. In: Löbl I., Smetana A. (eds.): *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 7, Curculionoidea I*. Apollo Books, pp. 86-87, 204-251.
- Knížek M. Beaver R. (2004): Taxonomy and Systematics of Bark and Ambrosia Beetles. In: Lieutier F., Battisti A., Grégoire J.-C., Day K.R., Evans H.F. (Eds.): *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*, Dordrecht: Springer Netherlands, 41–54.
- Koppenhöfer A. M. (2000): Nematodes. In: Lacey L.A., Kaya H.K. (Eds.): *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Kluwer Academic Publishers, 283-301.
- Kreutz J., Zimmermann G., Vaupel O. (2004b): Horizontal transmission of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* among the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in the laboratory and under field conditions. *Biocontrol Science and Technology*, 14: 837-848.
- Krokene P., Solheim H. (1998): Pathogenicity of four blue-stain fungi associated with aggressive and nonaggressive bark beetles. *Phytopathology*, 88: 39–44.
- Křístek J. (1997): Škůdci primární a sekundární. *Lesnická práce*. 76(5): 166-167.
- Křístek J., Urban J. (2004): *Lesnická entomologie*. Nakladatelství Akademie věd České republiky, Praha 2, 445 s.
- Křístek J. a kol. (2002): *Ochrana lesů a přírodního prostředí*. Matice lesnické společnosti s.r.o. Písek, 386 s.
- Kudela M. (1970): *Atlas lesního hmyzu: škůdci na jehličnanech*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 287 s.
- Lacey A. L., Frutos R., Kaya K. H., Vails P. (2001): Insect pathogens as biological Control Agents: Do They have a Future? *Biological Control* 21: 230-248.
- Landa Z., Horňák P., Osborne L., Nováková A., Bursová E. (2001): Entomogenous fungi associated with spruce bark beetle *Ips typographus* L. (*Coleoptera, Scolytidae*) in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta* 6: 259-272.
- Landa Z. (2002): Biologická ochrana zahradních rostlin proti chorobám a škůdcům v polních podmínkách, ve sklenicích a fóliovnících. In: Demo M., Hričovský I. (Eds.): *Trvalo udržatelné technologie v záhradnictve Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre*, 225-280.

- 
- Landa Z., Křenová Z., Vojtěch O. (2007): Využití houby *Beauveria bassiana* v ochraně proti lýkožroutusmrkovému, Lesnická práce, 10: 14-15.
- Landa Z., Bohatá A., Kalista M., (2008): Záměrné využívání autochtonních kmenů vybraných druhů entomopatogenních hub, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, 47 s.
- Landa Z., Bielikova L., Osborne L. S., Bobkova P. (2001a): Assessment of isolation of entomogenous fungi collected from spruce bark beetle *Ips typographus* L. (*Coleoptera, Scolytidae*) in Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 6: 259-272.
- Landa Z., Hornak P., Osborne L. S., Novakova A, Bursova E. (2001b): Entomogenous fungi associated with spruce bark beetle *Ips typographus* L. (*Coleoptera, Scolytidae*) in Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 6: 273-286.
- Landa Z., Bohatá A., Šimková J., Skalický A., Doul L., Kalista M. 2010: Potential of local strains of entomopathogenic fungi as components of ecologically based program of protective treatments against spruce bark beetle *Ips typographus*. Aktual-ity šumavského výzkumu IV, Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk, s. 61-65.
- Lanier G. N. (1966): Interspecific matings and cytological studies of closely related species of *Ips* and *Orthotomicus Ferrari* (*Coleoptera: Scolytidae*). *Can. Entomol.*, 98: 175–188.
- Lanier G. N. (1967): *Ips plastographus* (*Coleoptera: Scolytidae*) tunneling in sapwood in lodgepole pine in California. *Can. Entomol.*, 99: 1334–1335.
- Lanier G. N. (1972): Biosystematics of the genus *Ips* (*Coleoptera: Scolytidae*) in North American: Hopping's groups IV and X. *Can. Entomol.*, 104: 361–388.
- Latreille P. A. (1802): Histoire Naturelle, Générale et Particulière, des Crustacés et des Insectes. Ouvrage faisant suite aux Oeuvres de Leclercq de Buffon, et partie du Cours complet d'Histoire naturelle rédigé par C. S. Sonnini, membre de plusieurs Sociétés Savantes. Vol. 3, Dufart, Paris.
- Latreille P. A. (1806): Genera Crustaceorum et Insectorum, secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata Vol. 2. Parisiis et Argentorati, Koenig.
- Långström B. (1983): Life cycles and shoot-feeding of the pine shoot beetles. *Studia Forestalia Suecica*, 163: 1–29.
- Lee S., Kim J. J., Breuil C. (2006): Diversity of fungi associated with the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* and infested lodgepole pines in British Columbia. *Fungal Divers.*, 22: 91–105.
- Lekander B. (1968): Scandinavian bark beetle larvae: descriptions and classification. Department of Forest Zoology, Royal College of Forestry, Stockholm. *Res. Notes*, 4: 1–186.
- Lewis E. E., Cane J. H. (1992): Inefficacy of courtship stridulation as a premating ethological barrier for *Ips* bark beetles. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 85: 517–524.
- Li J., Shi J., Luo Y., Heliovaara K. (2013): Responses of Monophagous *Ips Subelongatus* Motschulsky (*Coleoptera: Curculionidae*) and Polyphagous *Lymantria Dispar* L. (*Lepidoptera: Lymantriidae*) to Tree Species Mixture. *Entomological News*, 123(1): 5–14.
- Lieutier F. (2007): Host resistance to bark beetles and its variations, pp., 135-180. 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*. Springer, Dordrecht.
- Lieutier F., Vouland G., Pettinetti M., Garcia J., Romary P., Yart A. (1992): Defence reactions of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) to artificial insertion of *Dendroctonus micans* Kug. (*Col., Scolytidae*). *J. Appl. Entomol.*, 114: 1–5.

- 
- Lindquist E. E. (1969): Review of holarctic tarsonemid mites (*Acarina: Prostigmata*) parasitizing eggs of ipine bark beetles. Mem. Entomol. Soc. Can., 60: 1–111.
- Lindquist E. E. (1970): Relationships between mites and insects in forest habitats. Can. Entomol., 102: 984–987.
- Lipták B., Novotný J., Kozánek M. (2013): Pathogens, parasitoids and predators of the spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) and their potential use in biological control – a review. Entomofauna Carpathica, 25(2): 69–82.
- Lobinger G. (1994): Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (*Col., Scolytidae*). Anz. Schädlingskde, Pflanzensch. Umweltsch., 67: 14–17.
- Løyning M. K., Kirkendall L. R. (1996): Mate discrimination in a pseudogamous bark beetle (*Coleoptera: Scolytidae*): male *Ips acuminatus* prefers sexual to clonal females. Oikos, 77: 336–344.
- Lukášová K., Holuša J. (2011): *Gregarina typographi* (*Eugregarinoida: 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: 230–240.
- MacGuidwin A. E., Smart G. C. (1979): Effect of the bark beetle nematode *Contortylenchus brevicomi* on gallery construction and fecundity of *Dendroctonus frontalis*. Journal of Nematology, 4: 306–307.
- Mamontov S. N. (2009): Raspredelenie po stvolu dereva koroeda-tipografa (*Ips typographus*, *Coleoptera, Scolytidae*) i ego entomofagov [Distribution of the bark beetle (*Ips typographus*) and its entomophages along tree trunk]. Zoologicheskij Zhurnal, 88: 1139–1145.
- Marshall T. (1802): Entomologia Britannica, sistens insecta Britanniae indigena, secundum methodum *Linnaeanum disposita*. J. White, London.
- Martin D., Bohlmann J., Gershenson J., Francke W., Seyobold S. J. (2003): A novel sex-specific and inducible monoterpene synthase activity associated with a pine bark beetle, the pine engraver, *Ips pini*. Naturwissenschaften, 90: 173–179.
- Martikainen P., Siitonen J., Kaila L., Punttila P., Rauh J. (1999): Bark beetles (*Coleoptera, Scolytidae*) a associated beetle species in mature managed a old-growth boreal forests in southern Finland. Forest Ecology a Management, 116: 233–245.
- Martín-Hernández R., Botías C., Bailón E. G., Martínez-Salvador A., Prieto L., Meana A., Higes M. (2012): Microsporidia infecting *Apis mellifera*: coexistence or competition. *Is Nosema ceranae* replacing *Nosema apis*? Environ. Microbiol., 14: 2127–38.
- Massey C. L. (1966): The nematode parasites and associates of *Dendroctonus adjunctus* (*Coleoptera: Scolytidae*) in New Mexico. Ann. Entomol. Soc. Am., 59: 424–440.
- Massey C. L. (1974): Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. U.S. Department of Agriculture, Washington, pp., 233.
- McNee W. R., Wood D. L., Storer A. J. (2000): Pre-emergence feeding in bark beetles (*Coleoptera: Scolytidae*). Environ. Entomol., 29: 495–501.
- Meyling V. N., Eilenberg J. (2007): Ecology of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in temperate agroecosystems: Potential from conservation biological control. Biological Control, 43: 145–155.

- 
- Michalková V., Krascšenitsová E., Kozánek M. (2012): On the pathogens of the spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytinae) in the Western Carpathians. *Biologia*, 67: 217-221.
- Moser J. C. (1985): Use of sporothecae by phoretic *Tarsonemus* mites to transport ascospores of coniferous bluestain fungi. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 84: 750-753.
- Moser J. C., Roton L. M. (1971): Mites associated with southern pine bark beetles in Allen Parish, Louisiana. *Can. Entomol.*, 103: 1775-1798.
- Moser J. C., Macías-Sámano J. E. (2000): Tarsonemid mite associates of *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae): implications for the historical biogeography of *D. frontalis*. *Can. Entomol.*, 132: 765-771.
- Moser J. C., Wilkinson R. C., Clark E. W. (1974): Mites associated with *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Scolytidae: Coleoptera) in Central America and Mexico. *Turrialba*, 24: 379-381.
- Muratoğlu H., Sezen K., Demirbag Z. (2011): Determination and pathogenicity of the bacterial flora associated with the spruce bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). *Turkish Journal of Biology*, 35: 9-20.
- Novák V., Zahradník P. 1986: Některé poznatky o účinnosti inovovaných kůrovcových lapačů, 36-42. In: Zborník referátov z konferencie „Uplatňovanie výsledkov výskumu v ochrane lesov“, 11.-12. júna 1986 vo Zvolene. Zvolen: Výskumný ústav lesného hospodárstva, 206 pp
- Nedelchev S., Takov D., Pilarska D. (2008): Parasitic and Associated Nematodes of Bark Beetles in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, Supplement 2: 83-90.
- Nicolai, V., 1995: Bark beetles and their natural enemies at lowland stands of beech forests and of spruce forests in Central Europe, *Zool. Beitr.* 37 (1996), pp. 135-156.
- Nilssen A. C. (1984): Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland. *Ann. Entomol. Fenn.*, 50: 37-42.
- Normark B. B., Jordal B. H., Farrell B. D. (1999): Origin of a haplodiploid beetle lineage. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. Bull. Am. Meteorol. Soc.*, 266: 2253-2259.
- Osborne L.S., Bolckmans K., Landa Z., Peña J. (2004): Kinds of natural enemies. In: Heinz K.M., van Driesche R.G., Parrella P. (Eds.): *Biocontrol in protected culture*. Ball Publishing, Batavia, 95-128.
- Pausch M., Zizka Z., Wegensteiner R. (2018): Ultrastructural details of *Ips typographus* entomopoxvirus spheroids and spindles. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 21: 113-116.
- Pesson P., Toumonoff C., Chararas C. (1955): Étude des épizooties bactériennes observées dans les élevages d'insectes xylophages. *Annales Épiphyties*, 6: 315-328.
- Pettersson E. M. (2001a): Volatile attraction of three *Pteromalid* parasitoids attacking concealed spruce bark beetle. *Chemoecology*, 11: 89-95.
- Pettersson E. M. (2001b): Volatiles from potential hosts of *Rhopalicus tutela* a bark beetle parasitoid. *Journal of Chemical Ecology*, 27: 2219-2231.
- Pettersson E. M., Birgersson G., Witzgall P. (2001): Synthetic attractants for the bark beetle parasitoid *Coeloides bostrichorum* Giraud (Hymenoptera: Braconidae). *Naturwissenschaften*, 88: 88-91.
- Pfeffer A., 1952: Kůrovec lýkožrout smrkový a boj proti němu. *Lesnická knihovna* 12. Praha: Brázda: 45.
- Pfeffer, A. 1954: Kůrovec lýkožrout smrkový *Ips typographus* L. a boj proti němu. II vyd. Praha: 622.

- 
- Pollet M., Germann C., Bernasconi V.M. (2011): Phylogenetic analyses using molecular markers reveal ecological lineages in *Medetera* (Diptera: Dolichopodidae). *The Canadian Entomologist*, 143(6), 662–673.
- Popa V., Déziel E. Lavallée R., Bauce E., Guertin C. (2012): The complex symbiotic relationships of bark beetles with microorganisms: a potential practical approach for biological control in forestry. *Pest Management Sciences*, 68:963-975.
- Postner M. (1974): *Scolytidae (Ipidae)*, Borkenkäfer. In: Schwenke, W. (Ed.), *Die Forstschadlinge Europas*, Vol. 2.Hamburgund, Berlin, pp., 334–487.
- Pultar O. (2003): Základní metodiky použití biologické ochrany rostlin v temperovaných prostorách. In: Honěk A., Martinková Z., Stejskal V. (Eds.): *Predátoři a parazitoidi v biologické ochraně polních kultur, skleníků, a skladovaných komodit*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha, 18-35.
- Purrini K., Weiser J. (1984): Light - and electron microscopic studies of *Chytridiopsis typographi* (Weiser 1954), Weiser 1970 (*Microspora*), parasitizing the bark beetle *Hylastes cunicularius* Er. *Zool. Anz.*, 212: 369–376.
- Reeve D. J. (1997): Predation and bark beetle dynamics. *Oecologia*, 112: 48-54.
- Reeve D. J., Rojas M. G., Morales-Ramos A. J. (2003): Artificial diet and rearing methods for *Thanasimus dubius* (Coleoptera: Cleridae), a predator of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Biological control*, 27: 315-322.
- Reid M. L., Roitberg B. D. (1994): Benefits of prolonged male residence with mates and brood in pine engravers (Coleoptera: Scolytidae). *Okios*, 70: 140–148.
- Reitter E. (1895): Bestimmungs-Tabelle der Borkenkäfer (*Scolytidae*) aus Europa und den angrenzenden Ländern. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*, [1894] 33: Abhandlungen, pp., 36–97.
- Roberts W. D. (1989): World picture of biological control of insects by fungi. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 84: 89-100.
- Ruiz-Cárdenas R., Baker P. (2010): Life table of *Hypothenemus hampei* (Ferrari) in relation to coffee berry phenology under Colombian field conditions. *Scientia Agricola*, 67(6): 658–68.
- Ryker L. C., Rudinsky J. A. (1976): Sound production in *Scolytidae*: aggressive and mating behavior of the mountain pine beetle. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, (69): 677–680.
- Saati-Santamaría Z., López-Mondéjar R., Jiménez-Gómez A., Díez-Méndez A., Vetrovský T., Igual J.M., Velázquez E., Kolarik M., Rivas R., García-Fraile P. (2018): Discovery of phloeophagus beetles as a source of pseudomonas strains that produce potentially new bioactive substances and description of pseudomonas bohemika sp. nov. *Front. Microbiol.*, 9: 913.
- Samarasekera G. D., Bartell N. V., Lindgren B. S., Cooke J. E., Davis C. S., James P. M., et al. (2012): Spatial genetic structure of the mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) outbreak in western Canada: historical patterns and contemporary dispersal. *Mol. Ecol.*, 21: 2931–2948.
- Salom S. M., McLean J. A. (1989): Influence of wind on the spring flight of *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Coleoptera: Scolytidae) in a secondgrowth coniferous forest. *Can. Entomol.*, 121: 109–119.
- Sandstrom P., Welch W. H., Blomquist G. J., Tittiger C. (2006): Functional expression of a bark beetle cytochrome P450 that hydroxylates myrcene to ipsdienol. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 36: 835–845.
- Sauvard D. (2007): General biology of bark beetles, pp., 63-88. 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*. Springer, Dordrecht.



- 
- Scott J. J., Oh D.-C., Yuceer M. C., Klepzig K. D., Clardy J., Currie C. R. (2008): Bacterial protection of beetle-fungus mutualism. *Science*, 322: 63.
- Seybold S. J. (1992): The role in the olfactory-directed aggregation behavior of pine engraver beetles in the genus *Ips* (Coleoptera: Scolytidae). Ph. D. dissertation, University of California, Berkeley.
- Seybold S. J., Tittiger C. (2003): Biochemistry and molecular biology of de novo isoprenoid pheromone production in the Scolytidae. *Annu. Rev. Entomol.*, 48: 425–453.
- Seybold S. J., Quilici D. R., Tillman J. A., Vanderwel D., Wood D. L., Blomquist G. L. (1995): De novo biosynthesis of the aggregation feromone components ipsenol and ipsdienol by the pine bark beetle, *Ips paraconfusus* Lanier and *Ips pini* (Say) (Coleoptera: Scolytidae). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 92: 8393–8397
- Shadid A. A., Rao Q. A., Bakhsh A., Husain T. (2012): Entomopathogenic fungi as biological controllers: new insights into their virulence and pathogenicity. *Archives of Biological Sciences*, 64: 21-42.
- Shah A. P., Pell K. J. (2003): Entomopathogenic fungi as biological control agents. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 61: 413-423.
- Schlyter F., Cederholm I. (1981): Separation of the sexes of living spruce bark beetles *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 92: 42-47.
- Schroeder M. L., Lindelöw Å. (2002): Attacks on living spruce trees by *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agr. Forest Entomol.*, 4: 47–56.
- Schroeder L. M., Weslien J. (1994): Reduced offspring production in the bark beetle *Tomicus piniperda* in pine bolts baited with ethanol and  $\alpha$ -pinene which attract antagonistic insects. *J. Chem. Ecol.*, 20: 1429–1444.
- Schwerdtfeger F. 1948: Die Ursachen von Borkenkäfer-Epidemien in Fichtenwäldern. *Zeitschrift für Weltforstwirtschaft* 12: 57–61.
- Siegel J. P. (2000): Nematodes. In: Lacey L.A., Kaya H.K. (Eds.): *Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology*. Kluwer Academic Publishers, 209-230.
- Six D. L. (2012): Ecological and evolutionary determinants of bark beetle-fungus symbioses. *Insects*, 3: 339–366.
- Six D. L., Klepzig K.D. (2004): Dendroctonus bark beetles as model systems for the study of symbiosis. *Symbiosis*, 37: 207–232.
- Six D. L., Wingfield M.J. (2011): The role of phytopathogenicity in bark beetle – fungus symbioses: a challenge to the classic paradigm. *Annu. Rev. Entomol.*, 56: 255–272.
- Skrodenytee-Arbaciauskiene V., Radziute S., Stunzenas V., Buda V. (2012): *Erwinia typographi* sp. nov., isolated from bark beetle (*Ips typographus*) gut. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 62: 942–948.
- Skuhravý V. (2002): *Lýkožrout smrkový a jeho kalamity*. Agrospoj, Praha, 196 s.
- Solter L. F., Becnel J. J. (2007): Entomopathogenic *microsporidia*, pp., 199-222. In: Lacey L.A., Kaya H.K. (Eds.) *Field manual of techniques in invertebrate pathology*. Springer, Dordrecht.
- Stadelmann G., Bugmann H., Meier F., Wermalinger B., Bigler C. (2013): Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. *For. Ecol. Manage.*, 305: 273–281.
- Steinwender M. B., Krenn W. H., Wegensteiner R. (2010): Different effects of the insectpathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Deuteromycota) on the bark beetle

- 
- Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae) and on its predator *Thanasimus formicarius* (Coleoptera: Cleridae). *Journal of Plant Diseases and Protection*, 117: 33-38.
- Stenseth N. C., Kirkendall L. R., Moran N. (1985): On the evolution of pseudogamy. *Evolution*, 39: 294–307.
- Stoszek K. J., Rudinsky J. A. (1967): Injury of Douglas-fir trees by maturation feeding of the Douglas-fir hylesinus, *Pseudohylesinus nebulosus* (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Entomol.*, 99: 310–311.
- Swaine J. M. (1909): Catalogue of the described *Scolytidae* of America, north of Mexico. 24th Report of the State Entomologist on Injurious and other Insects of the State of New York 1908, Appendix B. Education Department Bulletin no. 455, Museum Bulletin, New York State Museum, 134: 76–159.
- Swaine J. M. (1918): Canadian bark-beetles, Part 2. A preliminary classification with an account of the habits and means of control. Dominion of Canadian Department of Agriculture, Entomological Branch. Technical Bulletin, 14: 1–143.
- 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.
- Teskey, H. J. (1981). Chapter 5. Key to families—larvae. In *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. 1. Coordinated by J.F. McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth and D.M. Wood. Agriculture Canada Monograph, 27. pp. 125–147.
- Thong C. H. S., Webster J. M. (1983): Nematode parasites and associates of *Dendroctonus* spp. and *Trypodendron lineatum* (Coleoptera, Scolytidae), with a description of *Bursaphelenchus varicauda* n. sp. *J. Nematol.*, 15: 312–318.
- Tommeras B. A., Mustaparta H. (1987): Chemoreception of host volatiles in the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Comparative Physiology A-Sensory, Neural and Behavioral Physiology*, 161(5): 705-710.
- Tillman J. A., Holbrook G. L., Dallara P. L., Schal C., Wood D. L., Blomquist G. J., Seybold S. J. (1998): Endocrine regulation of de novo aggregation pheromone biosynthesis in the pine engraver, *Ips pini* (Say) (Coleoptera: Scolytidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 28: 705–715.
- Uma Devi, K., Sridevi, V., Mohan, CH. M., Padmavathi, J. (2005). Effect of high temperature and water stress on in vitro germination and growth in isolates of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuillemin. *J Invertebr Pathol.* 88(3): 181–189.
- Vacek S., Podrázský V. (2008): Stav, vývoj a management lesních ekosystémů v průběhu existence NP Šumava. Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy, 110 s.
- Valigurová A. (2007): Comparative morphology of developmental stages of gregarines and cryptosporidia with an emphasis on host-parasite interactions. Ph.D. Thesis. Masaryk University, pp., 293.
- Valigurová A. (2012): Sophisticated adaptations of *Gregarina cuneata* (Apicomplexa) feeding stages for epicellular parasitism. *PLoS ONE*, 7: e42606.
- Valigurová A., Michalková V., Koudela B. (2009): Eugregarine trophozoite detachment from the host epithelium via epimerite retraction: Fiction or fact? *International Journal of Parasitology*, 39: 1235-1242.
- Vasanthakumar A., Delalibera Jr., I., Handelsman J., Klepzig K.D., Schloss P.D., Raffa K.F. (2006): Characterization of gut-associated bacteria in larvae and adults of the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis*

- 
- Vaupel O., Zimmermann, G. 1996. Preliminary trials on the combination of pheromone traps with the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Bals) Vuill. Against the bark beetle species *Ips typographus* L. (*Col., Scolytidae*). Anzeiger für Schadlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz. 69(8), 175-179.
- Vávra J. (2017): Mikrosporidie: houby, co nevypadají jako houby, aneb Sestry říše Fungi? Živa, 5: 257-261.
- Vänninen I., Tyni-Juslin J., Hokkanen H. (2000): Persistence of augmented *Metarhizium anisopliae* and *Beauveria bassiana* in Finnish agricultural soils. Biocontrol, 45: 201-222.
- Vega F., Hofstetter R. (2014) Bark Beetles. Academic Press. ISBN 9780124171565.
- Wegensteiner R. (2007): Pathogens in bark beetles, pp., 291-314. 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. Springer, Dordrecht.
- Wegensteiner R., Weiser J. (1994): A new entomopoxvirus in the bark beetle *Ips typographus* (*Coleoptera: Scolytidae*). Journal of Invertebrate Pathology 65: 203-205.
- Wegensteiner R., Weiser J., Führer E. (1996): Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (*Col., Scolytidae*). Journal of Applied Entomology, 120: 199–204.
- Wegensteiner R., Weiser J. (2004): Annual variation of pathogens occurrence and pathogen prevalence in *Ips typographus* (*Coleoptera, Scolytidae*) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. Journal of Pest Science, 77: 221-228.
- Wegensteiner R. (2007): Pathogens in bark beetles, pp., 291-314. 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. Springer, Dordrecht.
- Wegensteiner R., Dedryver A.-C., Pierre S.-J. (2010): The comparative prevalence and demographic impact of two pathogens in swarming *Ips typographus* adults: a quantitative analysis of longterm trapping. Agricultural and Forest Entomology, 12: 49-57.
- Wegensteiner R., Wermelinger B., Herrmann M. (2015): Natural Enemies of Bark Beetles, In: Vega F.E., Hofstetter R.W. (Eds.): Bark Beetles, Biology and Ecology of Native and Invasive Species. Elsevier, pp. 247–304.
- Weiser J., Wegensteiner R., Žižka Z. (1997): Ultrastructures of *Nosema typographi* Weiser 1955 (*Microspora: Nosematidae*) of the Bark Beetle *Ips typographus* L. (*Coleoptera; Scolytidae*). Journal of Invertebrate Pathology, 70: 156–160.
- Weiser J., Wegensteiner R., Žižka Z. (1998): *Unikaryon montanum* sp. n. (*Protista: Microspora*), a new pathogen of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (*Coleoptera: Scolytidae*). Folia Parasitologica, 45(3): 191-195.
- Weiser J., Pultar O., Žižka Z. (2000): Biological protection of forest against bark beetle outbreaks with poxvirus and other pathogens. Proceedings of the 12th Regional central European conference IUAPPA and 4th International conference on environmental impact assessment, September 11-14th, Prague, section B: 168-172.
- Wermelinger, B., Duelli, P., Obrist, M. K. (2002): Dynamics of saproxylic beetles (*Coleoptera*) in windthrow areas in alpine spruce forests. For. Snow Landsc. Res. 77,1/2: 133–148
- Wermelinger B. (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* — a review of recent research. Forest Ecology and Management. 202: 67-82.

- 
- Wermelinger B., Obrist M.K., Baur H., Jakoby O., Duelli P. (2013): Synchronous rise and fall of bark beetle and parasitoid populations in windthrow areas. *Agricultural and Forest Entomology*, 15: 301-309.
- Weslien, J. 1992: Monitoring *Ips typographus* (L.) populations a forecasting damage. *J. Appl. Entom.*, 114: 228–232.
- Weslien J., Regnander J. (1992): The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col. Scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col. Cleridae). *Entomophaga*, 37: 333-342.
- Weslien J., Schroeder M.L. (1999): Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 115: 267-275.
- Wichmann L., Ravn H. P. (2001): The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *For. Ecol. Manage.*, 148: 31–39.
- Wilkinson R. C., McClelland W. T., Murillo R. M., Ostmark E. O. (1967): Stridulation and behavior in two southeastern *Ips* bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Fla. Entomol.*, 50: 185–195.
- Williams A. P., Allen C. D., Millar C. I., Swetnam T. W., Michaelsen J., Stilla C. J., Leavitt S. W. (2010): Forest responses to increasing aridity and warmth in the southwestern United States. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 107: 21289–21294.
- Wood S.L. (1982): The bark and ambrosia beetles of North America (Coleoptera: Scolytidae), A Taxonomic Monograph. *Great Basin Nat. Mem.*, 6: 1–1359.
- Wood S. L. (1982): The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annu. Rev. Entomol.*, 27: 411–446.
- Wood S. L., Bright D. E. (1992): A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic Index. *Great Basin Nat. Mem.*, 13: 1–1553.
- Wood S. L. (2007): Bark and Ambrosia Beetles of South America (Coleoptera: Scolytidae). Brigham Young University, Provo. Wood, S.L., Bright, D.E., 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic Index. *Great Basin Nat. Mem.*, 13: 1–1553.
- Wraight S. P., Inglis G. D., Goettel M. S. (2007): Overview of pathogen groups: *Fungi*, pp., 223-248. In: Lacey L.A., Kaya H.K. (Eds.) *Field manual of techniques in invertebrate pathology*. Springer, Dordrecht.
- Yaman M., Baki H. (2011): First Record of Entomopoxvirus of *Ips typographus* (Linnaeus) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) for Turkey. *Acta Zoologica Bulgarica*, 63(2): 199-202.
- Ye H. (1998): Life cycle of *Thanasimus formicarius* (Coleoptera, Cleridae) in southern Norway. *Insect Science*, 5(1): 55–62.
- Zahradník P. (2004): Ochrana smrčín proti kůrovčům. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 39 str.
- Zahradník, P., Knížek, M. (2007): Kůrovcová kalamita – otázky a odpovědi. Lesnická práce - příloha 4: I – VIII
- Zayed A., Constantin S. A., Packer L. (2007): Successful biological invasion despite a severe genetic load. *PLoS One*, 2: e868.
- Zimmermann G. (2008): The entomopathogenic fungi *Isaria farinosa* (formerly *Pae-cilomyces farinosus*) and the *Isaria fumosorosea* species complex (formerly *Pae-cilomyces fumosoroseus*): biology, ecology and use in biological control. *Biocontrol Science and Technology*, 18: 865-901.
- Zimmermann. *Environ. Entomol.*, 35:1710–1717.

- 
- Zimmermann G. (2007a): Review on safety of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii*. *Biocontrol Science and Technology*, 17: 553-596.
- Zimmermann G. (2007b): Review on safety of the entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae*. *Biocontrol Science and Technology*, 17: 879-920.
- Zumr V. (1982): Podklady pro prognózu rojení hlavních druhů kůrovců (*Coleoptera*, *Scolytidae*) na smrku ztepilém (*Picea excelsa* L.). Sborník Československé akademie zemědělských věd. *Lesnictví*, 28: 941–960.
- Zumr V. (1985): Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) a ochrana proti němu – Academia, Praha, 124 s.
- Zumr V. (1992): Dispersal of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (*Col.*, *Scolytidae*) in spruce woods. *J. Appl. Entomol.*, 114: 348–352.
- Zumr V. (1995): Lýkožrout smrkový – biologie prevence a metody boje. 1. vyd. Písek, Matice lesnická, 131 s.

### Internetové zdroje

- Anonym 1: Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), Lesnický význam a rozšíření, [online], [cit. 20.04.2021] Dostupné z: <https://www.kurovcoveinfo.cz/lykozrout>
- Anonym 2: *Chytridiopsis typographi* Weiser (1954), [online], [cit. 20.04.2021] Dostupné z: <https://www.mycobank.org/page/Simple%20names%20search>
- Fisher J. M., Gibb K. S. (1986): Co-Ordination of the Life-Cycle of *Contortylenchus Grandicollis* (Nematoda: Allantonematidae) With That of Its Host *Ips Grandicollis* (*Scolytidae*). *Nematol.*, 32: 222–233. Dostupné z: <https://doi.org/10.1163/187529286X00192>
- Kula E. (2014): Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) kalamitní škůdce smrkových ekosystémů střední Evropy. Skripta MENDELU, pp. 69. [cit. 25. 4. 2021] Dostupné z: [https://akela.mendelu.cz/~xcepl/inobio/skripta/Ochrana\\_lesa.pdf](https://akela.mendelu.cz/~xcepl/inobio/skripta/Ochrana_lesa.pdf)
- Peral-Aranega, E., Saati-Santamaría, Z., Kolařík, M., Rivas, R., García-Fraile, P. (2020): Bacteria Belonging to *Pseudomonas typographi* sp. nov. from the Bark Beetle *Ips typographus* Have Genomic Potential to Aid in the Host Ecology. *Insects* 11, 593. Dostupné z: <https://doi.org/10.3390/insects11090593>
- Romón P., Zhou X., Iturrondobeitia J.C., Wingfield M.J., Goldarazena A. (2007): *Ophiostoma* species (*Ascomycetes: Ophiostomatales*) associated with bark beetles (*Coleoptera: Scolytinae*) colonizing *Pinus radiata* in northern Spain. *Can. J. Microbiol.* 53, 756–767. Dostupné z: <https://doi.org/10.1139/W07-001>
- Suková I. (2012): Vyhláška o obecných zásadách integrované ochrany rostlin, Ministerstvo zemědělství, [online], [cit. 25. 2. 2021] Dostupné z: <https://www.bezpecnostpotravin.cz/vyhlaska-o-obecných-zasadach-integrované-ochrany-rostlin.aspx>
- Thong C. H. S., Webster J. M. (1975): Effects of *Contortylenchus reversus* (Nematoda: Sphaerulariidae) on hemolymph composition and oocyte development in the beetle *Dendroctonus pseudotsugae* (*Coleoptera: Scolytidae*). *Journal of Invertebrate Pathology*, 26: 91–98. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(75\)90173-1](https://doi.org/10.1016/0022-2011(75)90173-1)