

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Excelentní tým pro mitigaci



Česká zemědělská
univerzita v Praze

**Testování prostorového dosahu repelentní aktivity směsi anti-
atraktantů na odchytů lýkožrouta smrkového (*Ips
typographus*) do feromonových lapačů**

Diplomová práce

Autor: Bc. Karolína Erbanová

Vedoucí práce: Ing. Anna Jirošová, Ph.D.

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Karolína Erbanová

Lesní inženýrství

Název práce

Testování prostorového dosahu repelentní aktivity směsi anti-atraktantů na odchyty lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) do feromonových lapačů.

Název anglicky

Testing the spatial range of the anti-attractant activity for catches of *Ips typographus* to pheromone traps.

Cíle práce

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je ekonomicky významný škůdce, který napadá smrky. Plošné kalamitní rozšíření lýkožrouta v České Republice bylo zaznamenáno v letech 2018 až 2020 a v některých regionech je stále vážným problémem. Vedle tradičních metod ochrany lesa se vyvíjí i alternativní způsoby např. s použitím tzv. semiochemikálií, biologicky aktivních látek z přirozené ekologické niky lýkožrouta smrkového jako anti-atraktanty, které snižují efekt agregačního feromonu a repelují kůrovce. Směs funkčních anti-atraktantů původem z ne-hostitelských stromů, hub, či z hostitelského smrku samotného byla na základě laboratorních a polních pokusů optimalizována na nejúčinnější složení a dávku a testována pro ochranu stromů. Dalším krokem je zjištění prostorového dosahu repelentní aktivity optimalizovaného odparníku v reálných podmínkách v polním pokusu, aby bylo možné určit optimální hustotu aplikace při praktickém použití. Cílem této diplomové práce je provést polní experiment a na základě výsledků statisticky vyhodnotit dosah repelentní aktivity testovaných dispenserů s anti-atraktanty a diskutovat jejich praktické rozmístění pro potencionální ochranu smrků. Dalším cílem diplomové práce je shrnutí poznatků ze současné vědecké literatury na dané téma.

Metodika

Experiment bude proveden v dospělých smrkových lesích v lokalitě Frýdlant v severních Čechách. Na dvou pasekách budou umístěny v dostatečných rozestupech tři dvojice feromonových lapačů ve vzdálenosti 25 metrů navnaděné feromonem lýkožrouta smrkového. Na pomyslné spojnici lapačů se bude do série předem daných vzdáleností umísťovat dispenser s repelentem na tyče 1,3 metrů nad zem. Pro každou vzdálenost dispenseru budou brouci z lapačů vyprázdněni a posuzován bude repelentní efekt na odchyty lýkožroutů do lapačů. Bude posouzen i vliv směru větru, kolným umístěním lapačů.

Květen-červenec 2023, polní pokus s feromonovými lapači, červenec-říjen 2023, třídění odchyťů, zpracování výsledků, září-prosinec 2023, literární rešerše na dané téma. Leden-duben 2024, kompilace diplomové práce.

Doporučený rozsah práce

40-60

Klíčová slova

Ips typographus, anti-atraktanty, integrovaná ochrana lesa, feromonové lapače, repelent

Doporučené zdroje informací

- Binyameen, M., Jankuvová, J., Blaženec, M., Jakuš, R., Song, L., Schlyter, F., and Andersson, M.N. (2014). Co-localization of insect olfactory sensory cells improves the discrimination of closely separated odour sources. *Funct. Ecol.*, 28: 1216–1223. doi: 10.1111/1365-2435.12252.
- BORDEN JOHN H.; CHONG LESLIE J.; GRIES GERHARD; GRIES REGINE; HUBER DEZENE P. W.; PIERCE, JR. HAROLD D.; WILSON IAN M. (2001) Non-host volatiles as repellents for conifer-infesting bark beetles, patent, US6217891B1-2001-04-17
- Jakuš R., Blaženec M., Vojtech O., (2011) Use of anti-attractants in specific conditions of protected areas, *FOLIA OECOLOGICA* 38, 1, ISSN 1336-5266
- Jakuš, R., Schlyter, F., Zhang, Q.-H., Blaženec, M., Vaverčák, R., Grodzki, W., Brutovský, D., Lajzová, E., Turčáni, M., Bengtsson, M., Blum, Z. and Gregoire, J.-C. (2003), Overview of development of an anti-attractant based technology for spruce protection against Ips typographus: From past failures to future success. *Anzeiger für Schädlingkunde*, 76: 89-99. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0280.2003.03020.x>
- Jirošová, A., Jakuš R., Modlinger R., Turčani, M., Schlyter F., (2022)* Přípravek pro repelenci lýkožrouta smrkového Patent CR 2022, 309426 Úřad průmyslového vlastnictví, CR
- Jirošová, A., Kalinová B., Modlinger R., Jakuš R., Blaženec M., Schlyter F., (2022). Anti-Attractant Activity Of (+)-Trans-4-Thujanol For Eurasian Spruce Bark Beetle Ips typographus: Novel Potency For Females. *Pest Management Science*, doi: 10.1002/ps.6819
- Kalinová, B., Břízová, R., Knížek, M. et al. Volatiles from spruce trap-trees detected by Ips typographus bark beetles: chemical and electrophysiological analyses. *Arthropod-Plant Interactions* 8, 305–316 (2014). <https://doi.org/10.1007/s11829-014-9310-7>
- Lindmark, M., Wallin E., Jonsson B.G (2022). Protecting forest edges using trap logs – Limited effects of associated push-pull strategies targeting Ips typographus. *Forest Ecology and Management*. 505. doi:10.1016/j.foreco.2021.119886
- Schiebe, C.; Blaženec, M.; Jakuš, R.; Unelius, C.R.; Schlyter, F. (2011): Semiochemical diversity diverts bark beetle attacks from Norway spruce edges. *Journal of Applied Entomology* 135 (10): 726-737, <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2011.01624>.
- Schlyter F., (2012) Semiochemical Diversity in Practice: Antiattractant Semiochemicals Reduce Bark Beetle Attacks on Standing Trees—A FirstMeta-Analysis) *Psyche*, 268621, doi:10.1155/2012/268621

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Anna Jirošová, Ph.D.

Garantující pracoviště

Excelentní tým pro mitigaci

Konzultant

Helge Löcken, MSc.

Elektronicky schváleno dne 7. 6. 2023

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Vedoucí ústavu

Elektronicky schváleno dne 28. 7. 2023

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 02. 04. 2024

1906

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma: Testování prostorového dosahu repelentní aktivity směsi anti-atraktantů na odchyty lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) do feromonových lapačů vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila, a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědoma, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

Ve Frýdlantu

Dne 4.4.2024

Podpis autora

Poděkování

Ráda bych touto formou poděkovala paní Ing. Anně Jirošové, Ph.D. a panu Helge Löcken, MSc. za odborné vedení a pomoc s vypracováním práce. Také bych chtěla poděkovat kolegům z lesní správy Frýdlant za pomoc s praktickou částí.

Testování prostorového dosahu repelentní aktivity směsi anti-atraktantů na odchvy lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) do feromonových lapačů

Abstrakt

Experiment probíhal na dvou plochách ve frýdlantském výběžku na revírech Bulovka a Raspenava v termínu od 15.5.2023 do 6.9.2023. Byl testován účinek vzdálenosti působení směsi antiatraktantů o obsahu látek *trans*-4-thujanol, 1,8-cineol, *trans*-konoforin, nehostitelské těkavé látky (NHV) -hexanol, 1-okten-3-ol, 3-oktanol.

Odparný sáček se směsí byl umístěn ve třech řadách mezi dva lapače s feromonem a dle randomizačního schématu koloval ve vzdálenostech, 0m, 1m, 10m, 15m, 24m a 25m od lapačů. Účinek směsi na vzdálenost 0 metrů od lapače byl nejvyšší a dosahoval 88%. Na vzdálenost 1 metru klesl účinek na 58,9% oproti vzdálenosti 25 metrů od antiatraktantu. Na vzdálenost 10 metrů pak účinek dosahoval 41% účinnosti. Účinek byl nižší oproti předpokladům, kdy se očekávalo, že dosáhne 95% a více. Možný vliv na účinek mohlo mít počasí, kdy v hlavní sezóně byl vyšší úhrn srážek než předešlé roky.

Praktické využití směsi lze najít v parcích či arboretech, případně při ochraně zbytků porostů. V případě ochrany větší plochy je třeba využít více odparníků s antiatraktanty.

Klíčová slova: *Ips typographus*, anti-atraktanty, integrovaná ochrana lesa, feromonové lapače, repelent

Testing the spatial reach of repellent activity of a mixture of anti-attractants on catches of the spruce bark beetle (*Ips typographus*) in pheromone traps

Abstract

The experiment took place in two areas within the Frýdlant region, specifically in the Bulovka and Raspenava forest section, from May 15, 2023, to September 6, 2023. The efficacy of the repellent mixture containing *trans*-4-thujanol, 1,8-cineol, *trans*-conophthorin, non-host volatile compounds (NHV) -hexanol, 1-octen-3-ol, 3-octanol was tested.

A vapor bag containing the mixture was placed in three rows between two pheromone traps and circulated at distances of 0m, 1m, 10m, 15m, 24m, and 25m from the traps according to a randomization scheme. The efficacy of the mixture at a distance of 0 meters from the trap was the highest, reaching 88%. At a distance of 1 meter, the efficacy decreased to 58.9% compared to a distance of 25 meters from the anti-attractant. At a distance of 10 meters, the efficacy reached 41%. The efficacy was lower than expected, as it was anticipated to reach 95% or higher. Weather conditions, with higher rainfall during the main season than in previous years, may have influenced the efficacy.

Practical applications of the mixture can be found in parks or arboretums, or in protecting remaining forest stands. For protecting larger areas, it is necessary to utilize multiple vaporizers with anti-attractants.

Keywords: *Ips typographus*, anti-attractants, integrated forest protection, pheromone traps, repellent

1 Obsah

2	Úvod.....	11
3	Cíle práce	12
4	Lýkožrout smrkový (<i>Ips typographus</i>)	13
4.1	Způsob života	13
4.2	Role kůrovců.....	14
5	Rozšíření a úroveň kalamity	15
5.1	Současný stav	15
6	Kontrolní metody.....	18
6.1	Pochůzková metoda.....	18
6.2	Metoda využívající feromonové lapače	18
6.3	Alternativní metody	19
6.3.1	Vyhledávání psem	19
6.3.2	Vyhledávání dronem	19
6.3.3	Antiatraktanty	20
7	Semiochemikálie.....	20
7.1	Semiochemikálie relevantní pro kůrovce.....	21
8	Agregační feromony <i>Ips typographus</i>	22
9	Antiatraktanty.....	25
9.1	Non-Host Volatile– nehostitelské těkavé látky.....	26
9.1.1	Redundance a synergismus NHV.....	27
9.2	Těkavé látky zelených listů.....	28
9.3	Účinné látky.....	30
9.3.1	1-okten-3-ol.....	30
9.3.2	3-oktanol	30
9.3.3	1-hexanol.....	30
9.3.1	<i>Trans</i> -konoftorin	30
9.3.2	<i>Trans</i> -4-thujanol.....	31
9.3.3	1,8-cineol (Ci)	32
9.3.4	Veбенon (Vn)	33
9.4	Pokusy s antiatraktanty.....	34
9.4.1	Využití Zeolitu k Ochranným Účelům na polomech ve Švédsku a v Belgii v roce 1992	34

9.4.2	Dispenséry pro Vn a tC, Slovensko 1998–1999.....	35
9.4.3	Terénní pokusy v oblasti ochrany lesů před škůdci na Slovensku a ve Švédsku: Studie z let 2006 a 2007	36
9.4.4	Experimenty s Trans-4-thujanolem v Česku a Slovensku 2017.....	37
9.4.5	Patent – Přípravek pro repelenci lýkožrouta smrkového 2022.....	38
10	Čich.....	38
10.1	Olfactory Sensory Neuron (OSN)	40
10.2	ORN - Olfactory receptor neurons	41
11	Push-pull strategie	43
12	Switch efekt	44
13	Metodika	45
14	Statistické metody	48
15	Výsledky	49
	52
16	Diskuse	53
17	Závěr	55
18	Citace	56

2 Úvod

Nejrozšířenější hmyzí škůdce Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*, *Curculionidae*, *Scolytinae*) je druhotný škůdce, který obvykle napadá pouze oslabené smrky. Suché a teplé roky přispěly k jeho rozšíření na úroveň kritického stavu, což mělo za následek oslabení smrků. Hurikán v roce 2017 a následná nezpracovaná dřevní hmota vzniklá při této větrné katastrofě měla za následek přemnožení lýkožrouta a jeho následné napadání i vitálních stromů. Objem těžeb dosáhl vrcholu v roce 2020, v následujících letech objem těžeb klesal. Lze tedy předpokládat, že v české republice jsme již za vrcholem kalamity nelze ale vyloučit vznik kalamit v budoucnu.

Jako obranná opatření proti kůrovci jsou využívány lapáky - otrávené i neotrávené, insekticidní sítě a chemické postřiky. Alternativní metodou, která je předmětem vývoje a ověřování, je využití antiatraktantů, látek které odpuzují lýkožrouta smrkového. Velkým pozitivem této metody je její ekologická hodnota, využití látky jsou čistě přírodního původu.

Směs antiatraktantů, která byla využita při experimentu je výsledkem dlouholetého vývoje a následně byla v roce 2022 patentována (Přípravek pro repelenci lýkožrouta smrkového, n.d.). Byla využita směs o složení 1,8-cineol; *trans*-4-thujanol; NHV - hexanol, 3-oktanol, 2-okten-3-ol a *trans*-konoftorin Směs je unikátní, protože na rozdíl od předchozích pokusů, kde byla používána látka verbenon, tato směs obsahuje místo ní 1,8-cineol a byl přidán *trans*-4-thujanol. Pomocí soustavy feromonových lapačů a odparnickových sáčků obsahujících směs antiatraktantů byla zkoumána vzdálenost, na jakou antiatraktant funguje. Soustavy lapačů byly testovány na dvou plochách ve frýdlantském výběžku. První plocha se nacházela na revíru Bulovka, druhá na revíru Raspenava. Sáčky s antiatraktanty byly přesouvány dle randomizačního schématu mezi feromonovými lapači ve třech řadách.

3 Cíle práce

Diplomová práce byla vytvořena s cílem otestování vzdálenosti účinku směsi antiatraktantů a navazuje na bakalářskou práci při které byla směs optimalizována. Testovaná směs obsahovala *trans*-konofthorin, 1-okten-3-ol, 3-oktanol, 1-hexanol, 1,8-cineol a *trans*-4-thujanol. Koeficienty odparu byly pro jednotlivé látky následující: *trans*-konofthorin od 0,3 do 0,6 mg/den, 1-okten-3-ol od 15 do 25 mg/den, 3-oktanol od 15 do 25 mg/den, 1-hexanol od 15 do 25 mg/den, 1,8-cineol od 25 do 50 mg/den a *trans*-4-thujanol od 1 do 30 mg/den.

Dílčím cílem bylo vytvořit rešeršní část, která shrnuje poznatky o antiatraktantech lýkožrouta smrkového.

4 Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*)

Náleží do čeledi kůrovcovití (*Scolytidae*) a patří do skupiny šesti druhů rodu *Ips*, které se vyskytují v České republice. *Ips typographus* je hlavním škůdcem starších smrkových lesů v Evropě, s výjimkou Britských ostrovů a Středomoří.

Jeho zbarvení je lesklé tmavě hnědé až černé se zlatavými chloupky, a dosahuje velikosti kolem 4,5 mm. Tělo má useknutou zád' krovek, která je pro druh typická a charakteristické zoubky na zádi.

Lýkožrout smrkový je klasifikován jako sekundární škůdce. V období, kdy jeho populace nedosahuje přemnožení, napadá především nedávno odumřelé stromy, jako je dřevo po těžbě nebo stromy po vyvrácení či zlomení, stejně jako stromy odumírající v důsledku sucha a dalších faktorů. Při jeho přemnožení dochází k napadání i zdravých stromů.

Pokud jde o poškození stromů, jedná se o fyziologického škůdce, který žírem v oblasti lýka způsobuje odumření postiženého jedince. Avšak pokud jsou napadené stromy zpracovány včas, nemá vliv na kvalitu dřeva (Wermelinger, 2004).

4.1 Způsob života

V jednom roce se mohou vyskytnout až tři rojení, avšak závisí na poloze. Ve vyšších oblastech dochází maximálně ke dvěma, v nižších polohách se mohou vyskytnout za příznivých podmínek pro vývoj lýkožrouta i tři v jednom roce. První rojení v daném roce se obvykle odehrává na přelomu dubna a května, ale za příznivých podmínek může vypuknout už na začátku dubna. Ve vyšších nadmořských polohách se začátek posouvá na konec května kvůli nízkým teplotám. Druhé rojení probíhá mezi polovinou června a začátkem srpna, tedy 8-10 týdnů po prvním rojení. Pokud dochází ke třetímu rojení tak nastává za teplot vhodných pro vývoj lýkožrouta na začátku září.

Sesterské rojení probíhá současně s každým generačním vylétnutím. Samice přelétají na jiný strom (probíhá 2-3 týdny po začátku rojení), kde kladou vajíčka bez kopulace a bez vytvoření snubní komůrky.

Na oslabený strom se nejprve dostávají samečci, kteří produkcí agregačních feromonů přilákají další jedince. Pokud je překonána obranyschopnost napadeného stromu, dochází k rychlému obsazování stromu dalšími lýkožrouty. Sameček se většinou páří s jednou až třemi samicemi, po čemž každá samička vyhlodá matečnou chodbu a naklade vajíčka. Vajíčka jsou kladena po obou stranách matečné chodby a v průměru dochází ke kladení přibližně 60 kusů. Larvy se líhnou po 6-18 dnech a jejich vývoj trvá 7-50 dní, přičemž délka vývoje je přímo závislá na teplotě. Po dokončení vývoje se larvy zakuklí a po vylíhnutí mají bílou barvu, která se postupně mění na žlutou, světle hnědou, a nakonec tmavne s pohlavním dozráváním. Pohlavní zrání trvá 2-3 týdny a jedinci v tomto období provádějí zralostní žír. Poměr pohlaví vylíhnutých jedinců v rámci požerku je 1:1.

Zimování závisí na počasí a může probíhat ve stádiu larvy, kukly i dospělé. Larvy se mohou vyvíjet už při dosažení teploty 7 °C, z tohoto důvodu při jarním rojení jsou jedinci převážně ve stádiu imága. Zimování závisí na dokončeném vývoji a na počasí, proto mají jedinci rozdílná místa pro přečkání zimního období. někteří jedinci zimují v hrabance a někteří pod kůrou stromů (Křístek, 2013).

4.2 Role kůrovců

Kůrovec má svou nezastupitelnou roli v mnoha ekologických procesech, které jsou nezbytné pro fungování lesních ekosystémů. Přispívají například ke koloběhu živin tím, že iniciují proces rozkladu. Často jsou prvními kolonizátory odumírajících, odumřelých nebo přestárých stromů, které poškodí žírem a naočkují mikroorganismy. Počáteční kolonizace spustí fázi rozkladu, která zahrnuje bohatou rozmanitost dřevokazných brouků, much, vos a dalších členovců. Ptačí a jiné druhy obratlovců se jimi živí a staví si hnízda v trouchnivějších stromech. Úmrtnost sporadických stromů v krajině podporuje ztenčování korun, tvorbu mezer a strukturální rozvrstvení porostu. Během epidemí kůrovci přispívají k sukcesním procesům v krajinném měřítku.

Lýkožrout smrkový rovněž způsobuje značné socioekonomické problémy. Stromy poskytují pro člověka cenný zdroj stavebních materiálů, ale i paliva. Jsou investovány velké částky do jejich pěstování, výchovy, ochrany a následně i do těžby a zpracování. Ekonomické komplikace vyplývající ze zvýšené úmrtnosti stromů často neúměrně

dopadají na komunity přímo vázané na lesnický sektor. Socioekonomické problémy a také vznikající environmentální problémy, které kůrovci představují, se zvyšují v důsledku antropogenních činností, které mění klima, strukturu lesů a rozšíření druhů. Nedávné klimatické změny vedly k častějším epidemiím i větším ohniskům výskytu. Současné zvyšující se teploty prospívají kůrovcům tím, že zkracují dobu jejich vývoje, snižují jejich úmrtnost při přezimování a zvyšují transpirační stres na stromech, což vede ke snížení jejich obranyschopnosti. Extrémní sucho snižuje odolnost stromů tím, že narušuje včasnou obrannou reakci stromu a následný transport obranných chemikálií pryskyřičnými kanály. Nedávné epidemie způsobené klimatem se vyskytly v tak velkém měřítku, že přeměnily rozsáhlé oblasti z úložišť uhlíku na zdroje uhlíku, což potenciálně přispělo k dalšímu oteplování. Rozsáhlé dopady byly pozorovány například v Severní Americe. Zvyšující se teploty také umožnily několika druhům rozšířit svůj areál rozšíření do vyšších nadmořských výšek a šířek.

Rozšiřování kůrovců a jejich mikrobiálních symbiontů podpořil také obchod na celosvětové úrovni. Jakmile dojde v rozšíření brouků do nové oblasti, setkají se s nepřizpůsobenými stromy a mohou vykazovat mnohem ničivější dynamiku než ve svém přirozeném areálu. Velkoplošné kůrovcové kalamity mají za následek přebytek dřeva, které je potřeba zpracovat a převyšuje tak zpracovatelské kapacity jednotlivých oblastí. Dřevo je tedy převezeno do dalšího regionu nebo státu. Tím dojde ke zvýšení pravděpodobnosti šíření do dalších oblastí (Raffa, 2016).

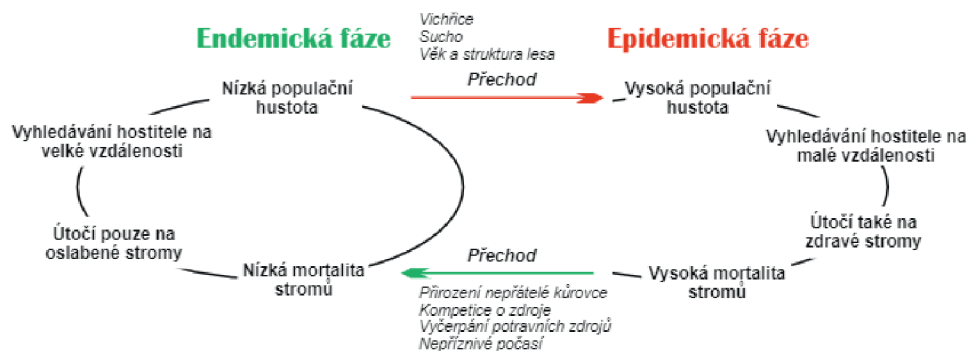
5 Rozšíření a úroveň kalamity

5.1 Současný stav

Stav lýkožrouta smrkového je určován dle vyhlášky Ministerstva zemědělství ČR č. 101/1996 Sb., v § 3 podle které je řazen mezi kalamitní škůdce. Příloha č.2 stanovuje, že pro kalamitní stav je třeba, aby v předchozí roce objem kůrovcového dřeva přesáhl hodnotu 5 m³ na 5 ha porostů *Picea abies* a je způsobováno rozsáhlé poškození lesních porostů (Vyhláška Ministerstva zemědělství č. 101/1996 Sb., kterou se stanoví

podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní stráže, 1996).

Přemnožení lýkožroutů je cyklický jev, ve kterém dochází ke kalamitním obdobím, která jsou kratší (fáze epidemická) a střídají je dlouhá období normálního stavu (endemická). Hlavním faktorem pro dosažení epidemických hodnot je dostatek vhodných stromů pro napadení stromu a počasí příznivé pro vývoj brouka. Popis jednotlivých fází viz Obr.č.1 (Hlásný, 2019).

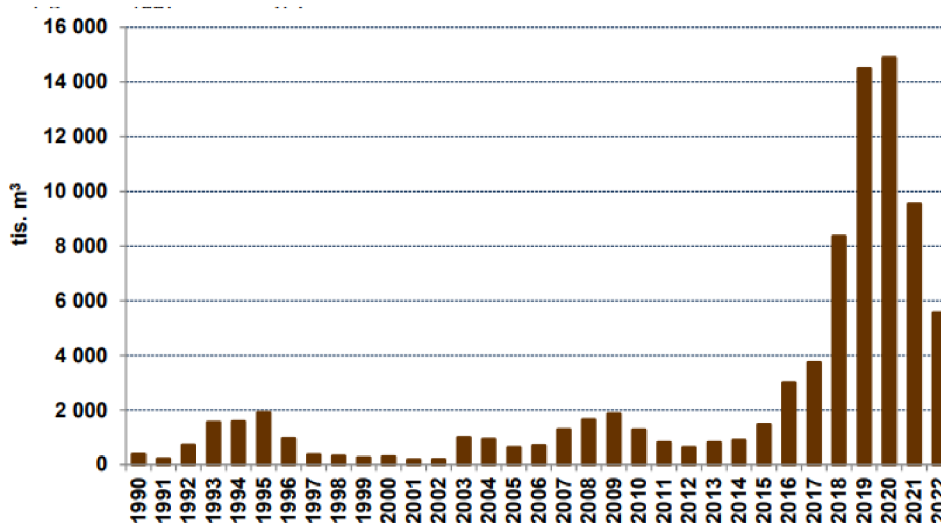


Obr.č.1: Fáze stavu populací kůrovce (Hlásný, 2019)

Počasí v roce 2022 bylo teplotně nadprůměrné (odchylka +0,9 °C) a srážkově mírně podprůměrné (93 % normálu) v porovnání s dlouhodobými trendy. Letová aktivita podkorního hmyzu byla mezi květnem a srpnem poměrně příznivá díky nadprůměrným teplotám v každém měsíci, ale toto období bylo ohraničeno chladnými a srážkově bohatšími měsíci dubnem a zářím. Úvodní i závěrečná čtvrtina roku měly nadprůměrné teploty a podnormální srážky. Ochrana lesa dosahovala v roce 2022 lepších výsledků než v předchozích letech, což je patrné i z evidence výskytu lesních škodlivých činitelů.

Z hlášení obdržených Lesní ochrannou službou za rok 2022, byl vykázán meziroční pokles objemu poškození o přibližně čtvrtinu (z 13,8 mil. m³ na 10,2 mil. m³). Objem nahodilých těžeb po přepočtu na celou rozlohu lesů v České republice po čtyřech letech nepřekročil odvozený roční etát. V roce 2022 bylo zaznamenáno více než 5,6 mil. m³ vytěženého smrkového kůrovcového dříví, což představuje již druhý meziroční pokles po osmi letech permanentního nárůstu. Oproti předchozímu roku, kdy bylo zaznamenáno

přibližně 9,5 mil. m³ kůrovcového dříví, se jedná o pokles o přibližně 3,9 mil. m³. V roce 2020 bylo zaznamenáno přibližně 14,9 mil. m³ a v roce 2019 přibližně 14,5 mil. m³. Evidovaný objem vytěženého smrkového kůrovcového dříví v letech 1990-2022 je obsahem Grafu č.1.



Graf č.1. Evidovaný objem vytěženého smrkového kůrovcového dříví v letech 1990–2022(Lubojacký, 2023)

Letová aktivita lýkožroutů v roce 2022 začala na většině území na začátku května, což bylo o 1–2 týdny dříve než v roce 2021, ale později ve srovnání s předchozími lety, kdy kalamita dosahovala svého vrcholu. Kulminace jarní letové aktivity nastala již v polovině měsíce. Období vysokých teplot v červnu v určité míře předznamenávaly založení také sesterských pokolení. Letová aktivita dceřiné generace započala v první polovině července a dosáhla vrcholu v jeho druhé polovině. Ke třetímu rojení v roce 2022 nedošlo, protože deštivý a chladnější charakter počasí od poloviny srpna a v září nebyl příznivý pro vývin další generace lýkožroutů. Vzhledem teplotnímu u srážkovému vývoji situace byl dokončen vývin dvou generací podpořený sesterským pokolením. Průběh počasí v době letové aktivity lýkožroutů v roce 2022 omezil toto období na necelé čtyři měsíce. Vývoj pod kůrou byl sice možný v širším rozpětí měsíců, ale vývojová stadia lýkožroutů trpěla zvýšenou mortalitou v požercích, způsobenou současně vnitropopulační konkurencí a také vnějšími biotickými i abiotickými faktory.

V posledních letech příznivý průběh povětrnostních podmínek zpomalil rychlost kůrovcové kalamity na našem území. Nicméně došlo k poškození téměř celého území Česka, takže i přes další meziroční pokles těžby kůrovcem napadeného dříví není stále možné hovořit o opětovném získání kontroly nad jejich populacemi, a tedy o zastavení kalamity. K lepší situaci ohledně přemnoženého podkorního hmyzu přispívá také stabilizace cen dřevní hmoty a postupné zvyšování těžebních, odvozních a zpracovatelských kapacit. Může tedy docházet k včasnému zpracování a asanaci kůrovcem napadeného dříví. Komplikací může být u státních lesů systém veřejných zakázek, který v období biotických kalamitních těžeb může značně zpomalovat včasné (Lubojacký, 2023).

6 Kontrolní metody

6.1 Pochůzková metoda

Během základní nebo latentní fáze je výskyt kůrovce monitorován prostřednictvím pochůzek přímo v porostech, doplněných použitím lapáků a monitoračních feromonových lapačů. Současně je nutné systematicky prohledávat a včas zpracovávat napadené kůrovcové dřevo a pravidelně odstraňovat dřevo přitažlivé pro kůrovce.

Během fáze zvýšeného výskytu zůstává povinnost důsledně prohledávat porosty, včas asanovat napadené kůrovcové dřevo a průběžně odstraňovat přitažlivé dřevo pro lýkožrouta (vývraty, zlomy). Pro smrkového kůrovce je doporučeno intenzivní vyhledávání ve všech porostech starších 60 let s podílem smrku nejméně 20 %, pro menší druhy kůrovce v porostech starších 40 let a pro lesklého kůrovce především v porostech ve stáří 20-40 let (Zahradník, 2004).

6.2 Metoda využívající feromonové lapače

Pro kontrolu hustoty populace kůrovců ve smrkových porostech starších 60 let se využívají různé typy lapačů, jako jsou bariérové, štěrbinové nebo přistávací trubicové. Tyto lapače jsou umístěny na strategických místech, jako jsou porostní stěny a holiny, s minimálním počtem jednoho lapače na 5 hektarů a s minimální vzdáleností od porostu 10 metrů (Zahradník, 2004).

Lapače se instalují do porostů před začátkem očekávaného rojení, alespoň 14 dní předem. Feromonové sáčky jsou vyvěšeny při začátku rojení, kdy obsažené agregační feromony lákají obě pohlaví kůrovce. Lapače jsou poté kontrolovány každých 10 dní.

Úspěšnost odchyty závisí také na typu lapače. Nejméně účinné jsou trubicové lapače. Naopak jako účinnější se ukázali bariérové a štěrbinové. Vliv na úspěšnost odchyty má také barva lapače. Jako nejspolehlivější se ukázala černá barva se ukázala jako nejspolehlivější, ale také červená a zelená také dosahují vysokých počtů. Naopak bílé nebo žluté lapače mají nižší účinnost. Ideální výška pro umístění lapačů je 1,5 metru nad zemí, přičemž výrazně nižší nebo vyšší umístění má za následek nižší odchyt. Nejvhodnější vzdáleností od porostu je 20 metrů, což zajišťuje nejvyšší úspěšnost odchyty. Tato opatření pomáhají monitorovat a regulovat populaci kůrovců, což může vést k efektivnější ochraně smrkových porostů před škodami způsobenými těmito škůdci (Chen, 2010).

6.3 Alternativní metody

6.3.1 Vyhledávání psem

Psi, kteří podstoupí cílený výcvik, jsou schopni identifikovat napadené stromy ještě před vylíhnutím generace lýkožrouta. To umožňuje včasnou asanaci a zabraňuje šíření tohoto škůdce. Výcvik probíhá mimo období rojení, především v zimních měsících, v laboratoři, kde jsou psi trénováni na rozpoznání čtyř druhů feromonových sloučenin. Během výcviku byla prokázána jejich schopnost reagovat na různé koncentrace těchto látek. V sezóně pak psi dokáží identifikovat napadené stromy v průběhu několika hodin od infekce, a to na vzdálenostech až okolo 100 metrů. Tato metoda má nepopiratelnou výhodu v rychlosti a efektivitě prohledávání dané oblasti a poskytuje spolehlivější detekci napadených stromů než metoda pochůzková, kde je kontrola stromů založena pouze na vizuálním hodnocení (Johansson, 2019).

6.3.2 Vyhledávání dronem

Napadený strom začíná vykazovat vizuální změny i změny spektrálních charakteristik již brzy po napadení. Tyto spektrální změny mohou být zaznamenány pomocí technik dálkového průzkumu Země (DPZ), tj. satelitů, letadel nebo bezpilotních vzdušných prostředků (Klouček, 2019). Vyhledávat napadené stromy je tedy možné

bezpilotními letadly – drony. Obraz je rozložen na pixely a ty jsou dále analyzovány dle prahových pravidel. Systémem je jednotlivým pixelům je podle fáze napadení přiřazena barva – zdravá, bez napadení (zelená), raná fáze (žlutá), pozdní fáze (červená) a mrtvá (bezlistá). Předností této metody je velké množství plochy, kterou je možno zkontrolovat (Schaeffer, 2021).

6.3.3 Antiatraktanty

Pro ochranu proti lýkožroutu se využívají specifické látky, které mají odpudivý účinek na tyto škůdce. To může zahrnovat signály naznačující, že strom je již vyčerpán, nebo přirozené obranné látky obsažené v samotném hostitelském druhu, jako jsou látky produkované přímo smrky. Kromě toho se používají určité C6 a C8 alkoholy a další nehostitelské těkavé látky, jako jsou látky z listnatých stromů. Tyto látky mohou být efektivní při odpuzování nežádoucích škůdců a chránění lesního porostu (Xie, 2013).

7 Semiochemikálie

Jedná se o chemické látky vylučované jedním organismem, a které mohou ovlivnit chování jiného organismu. Semiochemikálie působící v rámci druhu, se nazývají feromony. Ty, které působí mezi druhy, se označují jako alelochemikálie. Allelochemikálie, které prospívají vysílajícímu organismu, se nazývají alomony a ty, které prospívají přijímajícímu organismu, se nazývají kairomony. Jako značení pro ty, které jsou přínosem jak pro odesílatele, tak pro příjemce, se používá pojem synomony.

Určité charakteristiky semiochemikálií jsou důležité při zvažování jejich aplikací v integrovaném hospodaření s kůrovcem. Za prvé, většina semiochemikálií má multifunkční charakter; fungují jako atraktanty při uvolňování do vzduchu v nízkých až středních koncentracích a jako antiatraktanty při uvolňování ve vysokých koncentracích. Za druhé, většina semiochemikálií funguje v rámci složitých směsí, kde jednotlivé složky mohou být sice elektrofyziologicky aktivní, ale reakci druhu vyvolají až v kombinaci (tzv. behaviorální synergismus). Některé směsi mohou obsahovat příspěvky jednoho nebo obou pohlaví lýkožrouta, nebo i hostitele a kůrovce. Za třetí, specifickost semiochemikálií může záviset na směsích optických nebo geometrických izomerů složek. V některých případech je k vyvolání plného behaviorálního účinku potřeba značného množství obou izomerů (enantiomeru a antipodu) nebo *cis*- a *trans*-izomerů, zatímco v

jiných případech může být jeden z izomerů neaktivní. U některých druhů kůrovce může antipod přerušit reakci na enantiomer. Za čtvrté, u druhů s rozsáhlým geografickým rozšířením může docházet k variabilitě v produkci a reakci na semiochemikálie mezi populacemi, což znamená existenci jakýchsi "čichových dialektů" v různých částech rozšíření (Seybold, 2018).

7.1 Semiochemikálie relevantní pro kůrovce

Kůrovci využívají feromony, kairomony, alomony a synomony při hledání a kolonizaci hostitelských stromů, páření a interakci s konkurenty a mutualisty. Například agregační feromony vytvořené jedním nebo oběma pohlavími poskytují velmi silný signál pro výběr hostitele při relativně nízkých koncentracích ve vzduchu (uvolňovací rychlosti 0,1 až 10 mg/den). Agregační feromony kůrovce mohou také fungovat jako synomony, odrazující potenciální druhy konkurentů a tím prospívají jak prvním jedincům iniciujícím útok, tak konkurentům, kteří se vyhnou soutěži o omezené prostředky v dřevní kůře. Pravidelné rozmístění vstupních otvorů do galerií v dřevní kůře naznačuje přítomnost epideiktického feromonu (feromon ovlivňující blízkostní rozestupy). Během pozdějších fází kolonizace hostitele mohou kůrovci produkovat látky, které odrazují další jedince od přistání a kolonizace hostitele, což odráží to, že epideiktický feromon působí na delší vzdálenost. Takové signály mohou způsobit, že přicházející kůrovci přistávají na nedalekých hostitelských stromech, které jsou ve stádiu kolonizace dříve (Byers, 1984).

U mnoha druhů kůrovců hrají monoterpeny z hostitelských stromů důležitou roli jako atraktivní kairomony nebo společné lákadlo s feromony. Další skupinou kairomonů jsou nehostitelské těžké látky (NHV), které naznačují, že stromy, které obsahují tyto látky, nejsou vhodnými hostiteli pro brouky. Tyto látky mohou sloužit také jako synomony, čímž brouky chrání před nevhodnými interakcemi s hostitelskými stromy. Kombinace látek, které působí jako kairomony nebo ty, které lákají, vyžadují větší množství uvolňování než feromony, aby ovlivnily chování kůrovce.

Složitá společenstva kůrovců a ambróziových brouků na jehličnatých stromech jsou pravděpodobně ovlivněna behaviorálními interakcemi řízenými alomony a synomony. Tyto interakce byly pozorovány v komunitách kůrovců na různých typech jehličnatých

stromů. Takové vlivy mohou nabídnout možnosti využití semiochemikálií k regulaci chování škůdců při hledání hostitelů.

Semiochemikálie mohou ovlivnit chování kůrovce různými způsoby, například ovlivňují přitažlivost (vyvolaná agregačními feromony a/nebo hostitelskými kairomony) a nebo odpuzení (vyvolaná antiagregačními feromony, alomony a/nebo NHV) (Seybold, 2018).

8 Agregační feromony *Ips typographus*

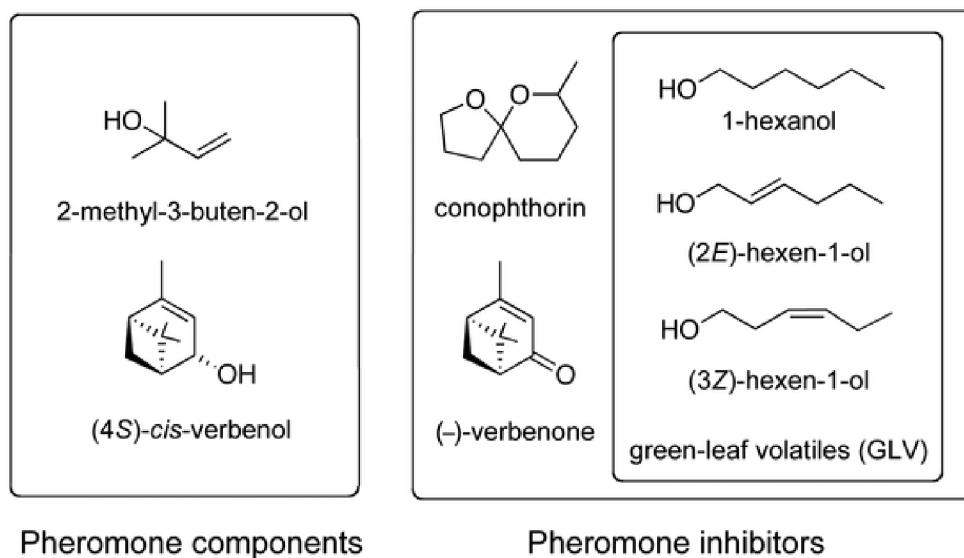
Feromony jsou látky které vylučuje jedinec a ty vyvolávají specifickou reakci u jiného jedince stejného druhu. Řadí se mezi semiochemikálie (molekuly, které přenášejí signály mezi organismy) a u hmyzu jsou v rámci druhu klíčovým komunikačním systémem. Vnímání feromonů může ovlivňovat inhibiční či repelentní účinek jednotlivých látek. (Zhang, 2000). Rod *Ips* při napadení cílového hostitelského stromu je schopen přeměňovat terpen α -pinen na výsledný produkt *cis*-verbenol. Ve střevech samců pak dochází k tvorbě další složky agregačního feromonu a tou je 2-methyl-3-buten-2-ol (Ramakrishnan, 2022). V případě uvolňování hostitelských kairomonů (chemické látky uvolňované z organismu jednoho druhu, které vyvolávají adaptačně příznivou reakci jedince jiného druhu) uvolňovány v kombinaci současně s agregačními feromony, dojde k synergickému nebo aditivnímu účinku (Zhang, 2000).

Monoterpen α -pinen je vylučován smrky a při využití ve feromonových pastech, zvyšuje množství odchytu brouka. Ovšem v rané fázi napadení může vysoká hodnota tohoto monoterpenu naopak snížit přitažlivost jedinců lýkožrouta k již vylučovaným feromonům (Erbilgin, 2007).

Strategie napadení kůrovce také využívá spolupráce s fytopatogenními houbami z rodů *Grosmannia*, *Ophiostoma* a *Endoconidiophora*, které a blokují transport vody v bělovém dřevě stromu a metabolizují chemické obranné látky, které strom vylučuje (Hlásný, 2019). Houby s vazbou na kůrovce jsou schopné v delším časovém horizontu produkovat značné množství 2-methyl-3-buten-2-olu (Zhao, 2015). Jedinci *Grosmannia penicillata* a *Endoconidiophora polonica*, dva nejběžnější houboví symbionti *Ips typographus*, vytváří velké nekrotické léze ve floému napadeného jedince smrku ztepilého (*Picea abies*) a jsou schopni účinně metabolizovat chemickou obranu smrku,

což je výhodné pro kůrovce, jelikož některé fenoly a pryskyřice obsažené se smrku jsou pro různá životní stádia lýkožrouta toxické. Houba *Endoconidiophora polonica* využívá fenolů v obsažených v kůře, které jsou produkovány stromem na obranu proti kůrovcům. Tyto fenoly umí metabolizovat a následně využít pro svou výživu. Plísňový symbionti mohou také pro larvy kůrovce poskytovat výhody z nutričního hlediska, a to díky zvýšení hladin dusíku ve floému. Fytopatogenní houby mimo jiné vyčerpávají obranyschopnost stromů a znemožňují stromům aktivní vytváření obrany (např. tvorba pryskyřice). Při výběru stromů ovlivňuje preference kůrovce také přítomnost těchto symbiotických hub, což vede k tomu, že stromy osídlené houbou jsou napadány dříve (Tanin, 2021).

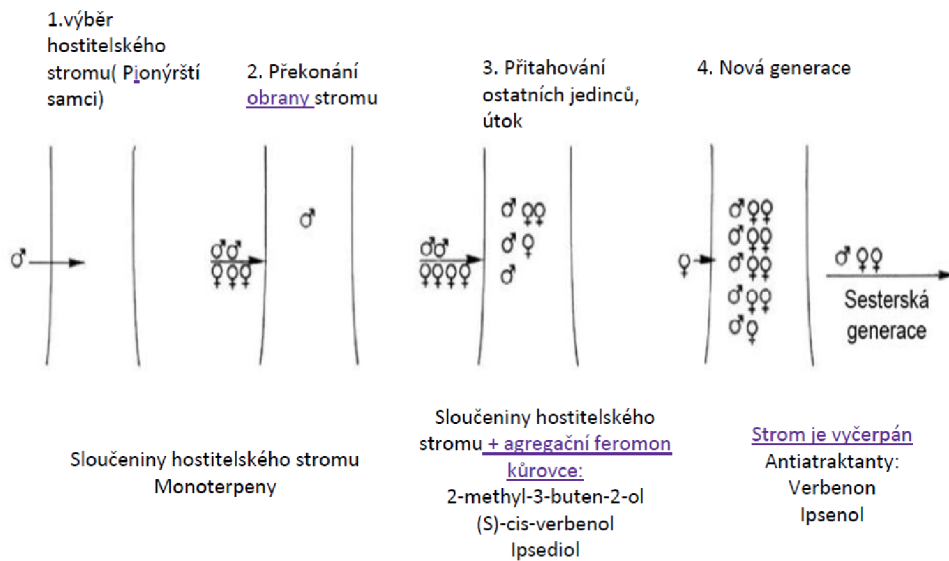
Ve směsích používaných pro lákání a odchyt *Ips typographus* jsou základními používanými látkami 2-methyl-3-buten-2-ol a *cis*-verbenol (Obr.č.2), které jsou agregačními feromony kůrovce. 2-methyl-3-buten-2-ol, je produkován zadní částí střeva samců při iniciaci útoku (Xie, 2013).



Obr.č.2: Vzorce atraktantů a antiatraktantů pro *Ips typographus* (Unelius, 2014)

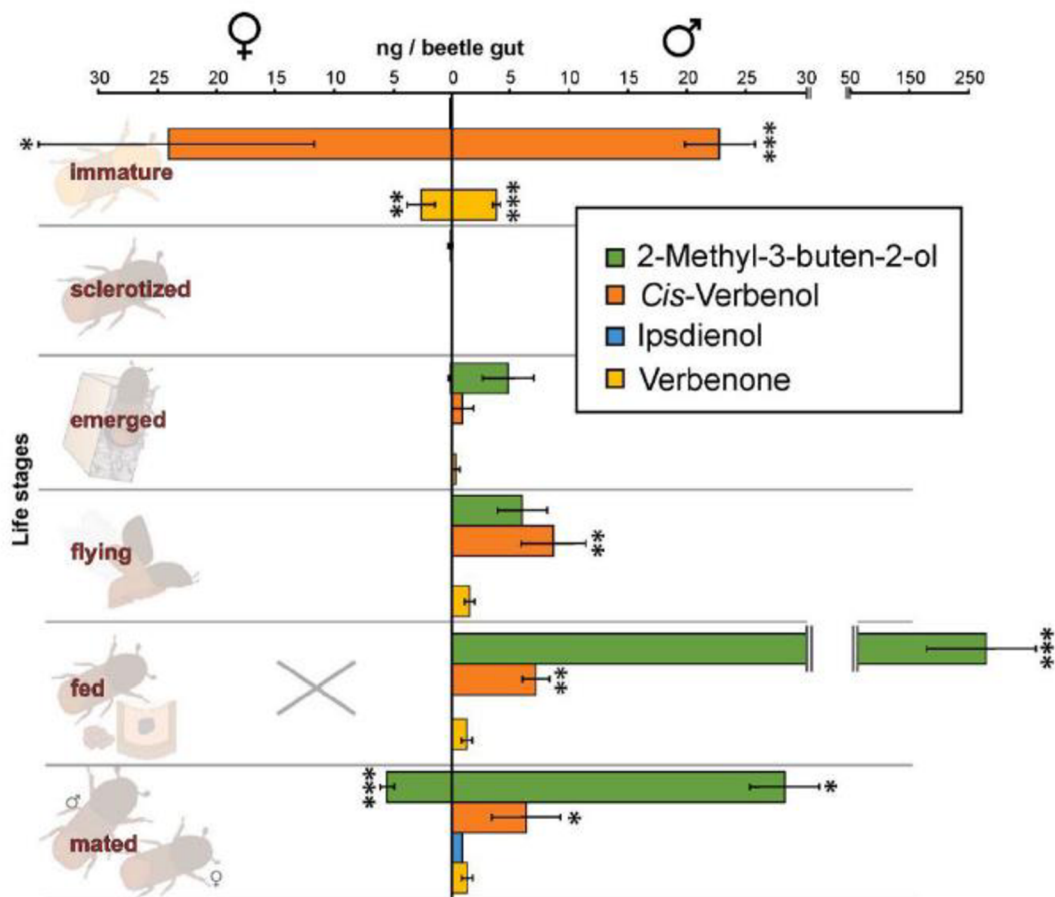
Při napadení vypouští smrk ztepilý monoterpeny, které synergicky působí s feromonem a podporují napadení dalšími jedinci *Ips typographus*. Při jejich indikaci lýkožrouty dojde k napadení stromu velkým množstvím zástupců rodu. Při samotném útoku jsou uvolňovány kůrovcové agregační feromony, jako 2-methyl-3-buten-2-ol, *cis*-

verbenol a ipsdienol. Po konci toku pryskyřice a celkovém vyčerpání stromu dojde k produkci antiatraktantů – verbenonu a ipsenolu (obr.č.3).



Obr.č.3: Dynamika útoku a vylučované látky

2-Methyl-3-buten-2-ol a *cis*-verbenol jsou monoterpenové alkoholy, vytvářené v zadní části střeva samců *Ips typographus*. Jsou produkovány při kolonizaci stromů nebo při tvorbě snubní komůrky. Jedná se o primární agregační feromony a sloučeniny, které s touto směsí působí synergicky se využívají pro zvýšení účinku feromonových pastí. Využitá směs přitahuje více samce než samice. 2-methyl-3-buten-2-ol iniciuje přistání lýkožrouta a má tedy orientační funkci a jeho množství se po páření snižuje (Obr.č.4) (Ramakrishnan, a další, 2022). Produkují ho také brouci v zadní části střeva, nalézá se v jehličí některých druhů borovic ze Severní Ameriky i v kůře osiky či břízy a jsou ho schopné produkovat i některé druhy hub (Zhao, 2015).



Obr.č.4 Množství feromonových sloučenin ze střevní tkáně samců a samic *I. typographus* v různých životních fázích (Ramakrishnan, 2022)

9 Antiatraktanty

Proti *Ips typographus* bylo vyvinuto několik strategií ochrany lesa. Kromě tradičních metod, jako je kácení napadených stromů, se uplatňují i modernější přístupy, jako jsou feromonové pastě. Použití feromonových pastí k regulaci populací kůrovců, s cílem významně snížit populace *Ips typographus*, může představovat ekologičtější alternativu k používání syntetických insekticidů. Nicméně, biologická a ekonomická účinnost této metody má své limity. Jedním z omezení feromonových pastí je tzv. efekt přelévání. Komerční dávkovače jsou navrženy tak, aby byly velmi atraktivní, což může způsobit, že přilákají mnohem více kůrovců, než kolik pasti skutečně zachytí, a tím dojde k napadení okolních stromů. Nové přístupy zahrnují také využití anti-atraktantů, které mají

odstrašovat lýkožrouty od zdravých stromů, čímž minimalizují škody a snižují potřebu pesticidů (Borden, 1997).

Ačkoli použití anti-atraktantů nabízí potenciálně ekologičtější alternativu k chemickým insekticidům, existují určitá omezení a rizika spojená s touto metodou. Efekt přelévání a "switch efekt" může vést ke zvýšené mortalitě stromů mimo ošetřené oblasti. Negativní účinky mohou být také spojeny s použitím verbenonu jako klíčové složky antiatraktantů.

Pro *I. typographus* bylo identifikováno několik aktivních antiatraktantů. První sloučeninou je verbenon. Druhá kategorie zahrnuje nehostitelské těkavé látky (NHV), jako je *trans*-konoftorin, těkavé látky zelených listů (GLV; 1-hexanol; (Z)-3-hexen-1-ol; (E)-2-hexen-1-ol) a C8 alkoholy (3-oktanol; 1-okten-3-ol). Relativně novou antiatraktantní sloučeninou je 1,8-cineol, nahrazující se využití verbenon. V poslední době bylo popsáno několik dalších okysličených monoterpenů a to *trans*-4 thujanol (Jakuš, 2003).

9.1 Non-Host Volatile– nehostitelské těkavé látky

Jako Non-Host Volatile (NHV) neboli nehostitelské těkavé látky jsou označovány látky, které jsou obsaženy v rostlinách, na které není cíleno napadení. Pro *Ips typographus* se jedná hlavně o stromy listnaté, především o druh *Betula pendula* nebo rod *Alnus* a jsou obsaženy především v listech nebo kůře. Kombinované signály NHV ve směsích vykazovaly jak redundanci, tak synergismus ve svých inhibičních účincích. Koexistence redundance a synergismu v negativních signálech NHV může značit například stanoviště s nehostitelskými druhy či nevhodné hostitele v procesu výběru napadení či osídlení cílového druhu. Ve vztahu k pohlaví nebyly zjištěny žádné významné rozdíly v síle odpovědí na NHV. V případě stresu způsobeném fyzickým zraněním, chemikáliemi, patogeny nebo hmyzem dochází k silnému ovlivnění vylučování těkavých látek ze stromů. Napadení hmyzem vede k uvolňování rozdílných látek než mechanické poškození (Paré, 1996).

U jehličnanů (hostitelé) jsou dominantní těkavé látky hlavně monoterpenoidy, zatímco krytosemenné stromy uvolňují relativně velké množství těkavých látek ze zelených listů (GLV). Hlavní sloučeniny řazené mezi nehostitelské těkavé látky (NHV) jsou

kategorizovány jako alkoholy, terpenoidy, aldehydy, estery, ketony, aromáty a pyraziny. Ve vztahu mezi stromem a hmyzem se pak nejčastěji vyskytují alkoholy, aldehydy a ketony $\leq C_{16}$, kyseliny a estery $\leq C_{14}$, fenypropanoidy $< C_{12}$ a terpenoidy $\leq C_{15}$, jelikož vonné semiochemické látky, které jsou detekovány hmyzem, jsou obecně omezeny na sloučeniny s molekulovou hmotností < 250 a body varu < 340 °C. Rychlost emisí těkavých látek je ovlivněna mnoha denními i sezónními proměnnými, včetně vlivů intenzity světla, teploty, a i zralostí listů (Zhang, 2004).

9.1.1 Redundance a synergismus NHV

NHV jsou identifikovány jako klíčové inhibitory, které mohou výrazně snížit přitažlivost lýkožroutů smrkových k feromonovým pastím, což naznačuje jejich schopnost ztížit lokalizaci vhodných hostitelských stromů škůdci. Konkrétně bylo zjištěno, že aplikace jednotlivých NHV jako *trans*-konoftorin, 3-oktanol, 1-okten-3-ol z nehostitelské kůry a 1-hexanol a (Z)-3-hexen-1-ol z listů i kůry vedla k signifikantní redukci odchytů lýkožroutů o 50-70 %. Tento efekt poukazuje na potenciál NHV jako prostředku pro biologickou ochranu lesa. Analýza chemických struktur těchto NHV a jejich interakcí odhaluje, že mohou působit jak redundatně, tak synergisticky. Redundance se projevuje v přítomnosti více chemických sloučenin s podobnými inhibičními účinky, které však neoslabují celkovou efektivitu směsi. Naopak synergismus mezi určitými kombinacemi NHV poukazuje na zvýšení inhibičního účinku, kdy kombinace specifických těkavých látek vede k výraznějšímu snížení přitažlivosti pastí (Zhang, 1999).

Při kombinování různých NHV do směsí se stejnou celkovou rychlostí uvolňování byla zjištěna jak redundance, tak synergismus v inhibiční účinnosti. Redundance mezi jednotlivými GLV-alkoholy, C8-alkoholy (oktan-3-ol a 1-okten-3-ol) Na druhou stranu *trans*-konoftorin z nehostitelské kůry a Verbenon z nevhodných hostitelských stromů vykazují synergické účinky v kombinaci s GLV-alkoholy nebo C8-alkoholy. Redundance mezi zmíněnými dvěma skupinami mohou být způsobeny například podobností v jejich chemických strukturách, a tedy vazbou na stejná vazebná místa na membráně receptorů nebo vazbou na různá receptorová místa na stejných receptorových neuronech. Možností je také, že jsou přijímány různými receptorovými neurony, integrace stejnými centrálními neurony buď v tykadlovém laloku (AL) nebo v protocerebru, které jsou

zodpovědné za modulaci chování. Synergismus může být způsoben také rozdíly v chemických strukturách, v receptorových neuronech na tykadlech nebo v integračních místech v centrálním nervovém systému (Hansson, 2000).

Koexistence redundance a synergismu by mohla naznačovat rozdíl ve funkčních hladinách nehostitelských těkavých látek v procesu výběru hostitele lýkožrouta jehličnanů. GLV emitovaná z listů krytosemenných stromů indikuje nehostitelská stanoviště, specifické sloučeniny z kůry nehostitelských stromů (jako je *trans*-konoftorin) signalizují nesprávný hostitelský druh, zatímco Verbenon vysílá signál o starých nebo plně kolonizovaných hostitelských stromech by poskytl informaci o nevhodnosti jednotlivého hostitelského stromu. Synergické účinky, které jsou zde uvedeny, se vyskytují většinou mezi negativními signály z různých úrovní, zatímco mezi jednotlivými sloučeninami na stejné úrovni existuje redundance (Zhang, 2003).

U *Ips typographus* čidla v tykadlech konzistentně reagují na *trans*-konoftorin, 1-hexanol (*Z*)-3-hexenol, 3-oktanol a 1-okten-3-ol. Tyto látky jsou indikátorem výskytu nehostitelských stromů, které nejsou kůrovci vyhledávány a nedosedají na ně. Vnímáním těchto sloučenin může kůrovec zamezit vlétnutí na stanoviště s necílovými druhy a kde není hostitel v dominantním postavení. Tímto způsobem dochází ke snížení pravděpodobnosti neúspěchu osídlení cílového stromu a minimalizaci predačního tlaku, kterému je během přeletu vystaven (Zhang, 2004).

9.2 Těkavé látky zelených listů

Green leaf volatiles, neboli těkavé látky zelených rostlin jsou označovány zkratkou GLV. Jedná se o skupinu těkavých šesti uhlíkových alkoholů, acetátů nebo také aldehydů, které se vyskytují ve všech bylinách a listnatých stromech a jsou produkovány rostlinami v důsledku oxidační degradace povrchových lipidů, které mají vliv na chování určitých hmyzích druhů. Ve stopových množstvích se nacházejí také u stromů jehličnatých (Zhang, 2004). Těkavé látky rostlin mohou mít také repelentní nebo inhibiční účinky, které přerušují reakce hmyzu na feromony a jsou lákadlem pro predátory a parazitoidy k druhům, které napadají rostlinu po jejím poranění. Například rostlina při napadení mšicemi uvolní methylsalicylát, lákající predátory mšic a tímto způsobem se rostlina

snaží o likvidaci škůdce. U mnoha druhů *Coleoptera* a *Lepidoptera* těkavé látky rostlin stimulují uvolňování feromonů.

GLV mohou také vést k synergismu. Určité druhy hmyzu reagují na pohlavní feromony, které jsou uvolňovány ve spojení s rostlinou, která jim slouží jako hostitel. Při kombinaci feromonů a rostlinných těkavých látek dochází k e zvýšení odezvy což může vést ke kladnému vlivu na chování hmyzu. Synergismus mezi rostlinnými semiochemikáliemi a feromony má nezanedbatelný vliv na reprodukci, jelikož má vliv na úspěšnější hledání partnera.

Hostitelské sloučeniny, kromě toho, že působí jako primární atraktanty, feromonový synergisté a feromonové prekurzory, mají také inhibiční nebo repelentní účinek. Nedostatečný repelentní účinek může mít za následek také napadení. Často se stává, že těkavé sloučeniny uvolňované z listů kvůli poškození hmyzem umožňují parazitoidům a predátorům hmyzu rozpoznat rozdíl mezi rostlinami napadenými a nepoškozenými, což jim pomáhá lokalizovat potenciální hostitele nebo kořist.

GLV obsažené v rostlinách, které nejsou cílovými hostiteli, mohou působit jako signály stanoviště nevhodného pro kůrovce, kteří jsou specializováni na jehličnaté stromy. Pro tyto brouky je strategicky výhodnější, když jsou schopni rozpoznat a vyhnout se obecnému těkavému signálu, který je vysílán širokou škálou nehostitelských listnatých dřevin než rozpoznávat přesné druhově specifické těkavé látky pro každý nehostitelský druh. Vnímáním částečně se překrývajících složení směsí běžných těkavých sloučenin se mohou snadno vyhýbat mnoha druhům nehostitelských dřevin (V.P.Reddy, 2004).

Green leaf volatiles, kterým se *Ips typographus* přirozeně vyhýbá, zahrnují *trans*-konoforin, 1-okten-3-ol, 3-oktanol a 1-hexanol, jejichž vysoká koncentrace se nachází v nehostitelské dřevině *Betula pendula*. Bříza je častou složkou smrkových lesů, a proto je důležité, aby lýkožrout dokázal rozlišit tuto dřevinu od svého cílového stromu. Tím se předejde pokusům o napadení nehostitelského stromu, které by vedly k vyčerpání nebo úhynu jedince (Zhang, 2000).

9.3 Účinné látky

9.3.1 1-okten-3-ol

Je součástí kairomonové složky, která se vyskytuje u mouchy tse-tse, u dřevokazných brouků a u mykofágního hmyzu. Dále se vyskytuje v listech a v kůře rodu *Betula* a v nižší koncentraci u *Populus tremula*. V kombinaci s 3-oktanolem jsou hlavními těkavými složkami mnoha druhů hub a plísní a také jsou součástí agregační feromonové složky u zástupců čeledi *Cucujidae* (Zhang, 2000). 1-Okten-3-ol je také produkován některými kůrovci a zjevně slouží jako antiagregační signál (Zhang, 2004).

9.3.2 3-oktanol

Stejně jako 1-okten-3-ol se vyskytuje v listech a kůře rodu *Betula* a u *Populus tremula* a u mnoha druhů hub a plísní a také u čeledi *Cucujidae*. Kromě toho je také feromonovou složkou mandibulárních žláz u mravenců rodu *Myrmica* (Zhang, 2000).

9.3.3 1-hexanol

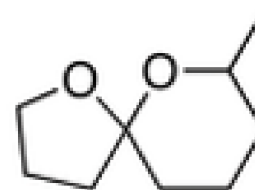
Při jeho využití jako antiatraktantu lýkožrouta smrkového je možné využitím pouze 1-hexanolu nahradit dosud používanou tříložkovou směs slouženou z látek 1-hexanol, (3Z)-hexen-1-ol a (2E)-hexen-1-ol (Unelius, 2014).

9.3.1 *Trans*-konoftorin

Sloučenina se vzorcem (E)-7-methyl-1,6-dioxaspiro[4.5]dekan (Obr.č.5), která se nachází v kůře listnatých stromů, ve větší koncentraci hlavně v bříze.

(Unelius, a další, 2014). Spiroacetal *Trans*-konoftorin je také produkován několika druhy kůrovců. (Miller, 2000).

Působí také synergicky se směsí aktivních GLV alkoholů a verbenonu a působí jako obecný varovný zápach. Mimo *Ips typographus* vyvolal *trans*-konoftorin anténní odezvy i u pěti druhů severoamerických kůrovců, *Dendroctonus ponderosae*, *Dendroctonus pseudotsugae*, *Dendroctonus rufipennis*, *Ips pini* a *Dryocoetes confusus* (Zhang, 2004).



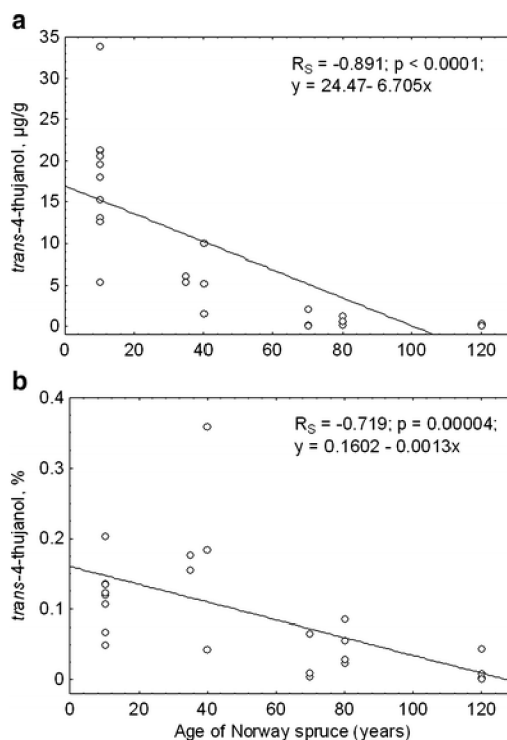
Obr.č.5 Vzorec *Trans*-konophthorin (Unelius, 2014)

U *Ips sexdentatus* jeho využití zároveň s agragačními feromony na lapácích nebo v lapačích snižuje množství zachycených brouků až o 45 %. Přítomnost *trans*-konoftorinu indikuje nehostitele na úrovni druhů stromů, zatímco těkavé látky zelených stromů indikují nehostitele na úrovni stanoviště (Etxebeste, 2011).

9.3.2 *Trans*-4-thujanol

Je bi-cyklický monoterpenní alkohol s chemickým vzorcem $C_{10}H_{18}O$ a molární hmotností 154,2493g/mol. Tato sloučenina se vyskytuje v rostlinách s léčivými vlastnostmi, jako je například majoránka zahradní (*Origanum majorana*), jejíž olej má fungicidní účinky. Podobně se hojně vyskytuje i u smrku ztepilého (*Picea abies*).

Studie ukázala, že mladší smrky do věku 40 let obsahují významně vyšší koncentraci *trans*-4-thujanolu, který funguje jako antiatraktant pro lýkožrouta smrkového (Obr.č.6). U smrků ve věku 10 let bylo zjištěno množství *trans*-4-thujanolu $18,1 \pm 2,4 \mu\text{g/g}$, což je třikrát více než u smrků ve věku 35-40 let ($5,6 \pm 1,4 \mu\text{g/g}$). Rozdíl je ještě větší u stromů starých 120 let - až 200krát.



Obr.č.6: Vztah mezi stářím smrku ztepilého a koncentrací ($\mu\text{g/g}$ sušiny kůry), jakož i relativním množstvím (%), vztaženo na 13 monoterpenu *trans*-4-thujanolu (Blažytě-Čereškienė, a další, 2016)

Výzkum naznačuje, že samice kůrovce reagují na nižší koncentrace látky než samci, což může ovlivnit výběr stromů pro napadení. Samci kůrovce obsadí strom a začnou uvolňovat feromony. Pokud samice zaznamená vyšší koncentraci *trans*-4-thujanolu, nevletí na strom, což zabraňuje úspěšnému napadení. Naopak na látku 1,8-cineol samice reagují méně. Olej z bylin obsahující tuto látku působí také jako fungicid. Předpokládá se, že má stejný účinek i u smrků (Jirošová, 2022).

Jelikož jsou samice citlivější na *trans*-4-thujanol než samci, mohly by odmítnout některé stromy, které již byly vybrány pionýrskými samci, čímž by se snížila šance na

úspěšný útok. Dvojitá volba může zvýšit pravděpodobnost kolonizace pouze nevhodnějších stromů. Vzhledem k tomu, že vhodný výběr smrku samicemi určuje přežití potomstva, je pro potomstvo rozhodující výběr správného místa pro kladení vajíček. Vzhledem k tomu, že houby v chodbách vyhrabaných kůrovcem jsou důležité pro krmení larev *I. typographus* přítomnost určité koncentrace *trans*-4-thujanolu může být pro larvy nepříznivá. Vyšší citlivost samic na repelentní sloučeninu *trans*-4-thujanol by tak mohla zajistit výběr nevhodnějších míst pro kladení vajíček (Blažyté-Čereškienė, 2016).

9.3.3 1,8-cineol (Ci)

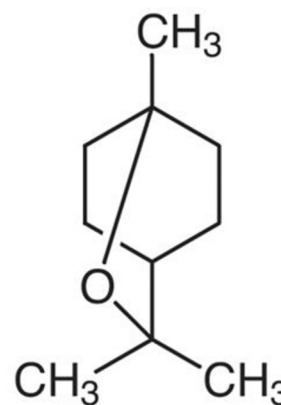
Tekutá látka s vzorcem C₁₀H₁₈O (Obr.č.7), známá také jako eukalyptol, je monoterpen nalezený v mnoha aromatických rostlinách, včetně rozmarýnu a eukalyptu. Tato látka má silné inhibiční účinky pro *Ips typographus*.

Eukalyptol se nachází jak v kůře napadených, tak i zdravých stromů, s rozdílem v množství. Čím více je strom napaden, tím vyšší je obsah 1,8-cineolu, přičemž tento poměr stále roste se zhoršujícím se napadením.

Po útoku lýkožrouta smrkového dochází ke zvýšení koncentrace, která pak má inhibiční účinky na další kůrovce. Vyšší koncentrace tohoto látky může naznačovat, že strom byl úplně vyčerpán a ztrácí na atraktivitě pro další škůdce.

Infekce smrku patogenní houbou *Heterobasidion parviporum* může vést ke zvýšení obsahu eukalyptolu v kůře. Tento proces může být důležitým faktorem ve vzájemných interakcích mezi škůdci a patogeny, které ovlivňují zdraví a odolnost stromů vůči dalším útokům.

Obsah eukalyptolu v kůře smrku může být indikátorem jeho zdravotního stavu a odolnosti vůči škůdcům a patogenům (Andersson, 2010). 1,8-cineol je přítomen ve významně vyšším množství u *P. abies*, které byly odolné vůči napadení kůrovcem (tj.

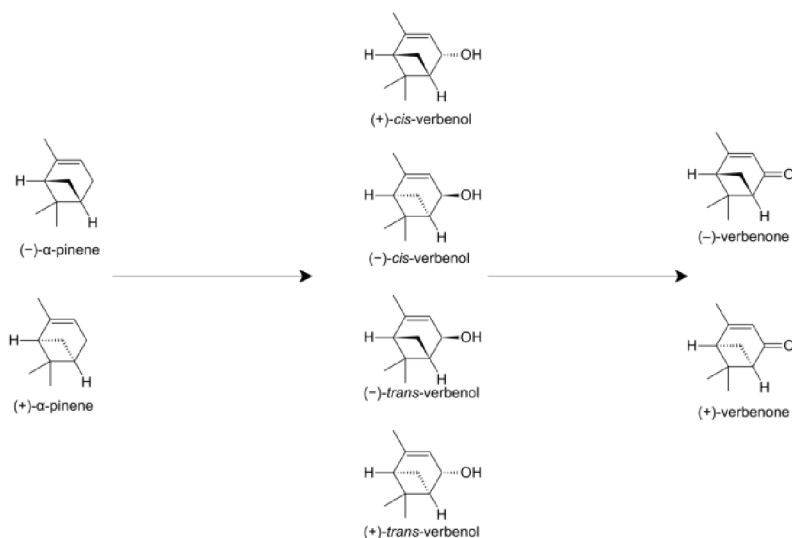


Obr.č.7: 1,8-cineol (1,8-cineole, 2022)

stromy, ve kterých byli pionýrští jedinci neúspěšní), ve srovnání s těmi, které byly úspěšně napadeny a usmrceny. Vyšší obsah látky v kůře vede tedy větší pravděpodobnosti úspěšného přežití útoku (Raffa, 2016).

9.3.4 Veбенon (Vn)

Jinak také 4,6,6-trimethylbicyklo[3.1.1]hept-3-en-2-oní, který vzniká při degradaci α -pinenu. Terpenu, který se nachází téměř ve všech jehličnanech a je často považován za obecný repelent kůrovce. Je také označován jako indikátor starého dřeva, a tedy nevhodného hostitelského materiálu. Většina biosyntézy verbenonu může pocházet z mikrobů uvnitř nebo vně těl brouků, a příspěvky hmyzu oproti mikrobům k biosyntéze verbenonu jsou stále nejasné. U některých druhů kůry tak může být verbenon skutečným "signálem", který je záměrně uvolňován odesílatelem – a proto by se nazýval feromon – zatímco u jiných druhů to může být pasivní "podnět" emitovaný mikroorganismy (Leonhardt, 2016).



Obr.č.8 Chemická syntéza verbenonu z jeho prekurzoru α -pinenu a jeho prekurzoru verbenolu se všemi existujícími izomery (Frühbrodt, 2024)

Syntéza verbenonu (Obr.č.8) probíhá v aerobním prostředí, když jsou přítomni jeden nebo oba ze dvou prekurzorů, tedy α -pinen, hlavní složka pryskyřice nebo verbenol, oxidační produkt prvně jmenovaného. K přeměně verbenolu na verbenon může dojít spontánně autooxidací, ale až při delších časových úsecích. Oxidace verbenolu na verbenon je nevratná a bez vzniku vedlejších produktů. Kromě

autooxidace zvyšují produkci verbenonu samotní brouci nebo přidružené mikroorganismy. Patří mezi ně modré houby *Ascomycete* spojené s brouky, kvasinky a bakterie. Také bylo prokázáno, že basidiomycety, které rozkládají dřevo, biotransformují α -pinen na verbenol, stejně jako saprofyty. Zdá se, že schopnost přeměnit verbenol na verbenon je běžná u mikroorganismů asociovaných s kůrovcem: bylo nalezeno šest druhů kvasinek ze střev *Ips typographus*, které jsou schopné přeměnit *cis*-verbenol na verbenon. Ve skutečnosti mohou být mikroorganismy nejen schopné biosyntetizovat verbenon, ale mohou být dokonce hlavními zodpovědnými činiteli (Frühbrodt, 2024).

9.4 Pokusy s antiatraktanty

9.4.1 Využití Zeolitu k Ochranným Účelům na polomech ve Švédsku a v Belgii v roce 1992

Dřevokazní brouci představují vážnou hrozbu pro lesní porosty v Evropě, a tak se vědci zaměřili na nové metody ochrany stromů. Jednou z těchto inovativních technik bylo využití zeolitů a verbenonu, které se ukázaly jako potenciálně účinné látky.

V roce 1992 provedla skupina vědců sérii experimentů v Belgii a ve Švédsku s cílem zkoumat účinnost zeolitů jako ochranných látek. Na borovicích ve Švédsku (*Pinus sylvestris* L.) s *Tomicus piniperda* L. a v Belgii na smrku ztepilém (*Picea abies*) s druhem *Ips typographus*. Zeolity byly aplikovány ve formě prášku, smíchaného s roztokem verbenonu, na kůro polomů stromů. Tato metoda měla potenciál poskytnout stálý a dlouhodobý zdroj verbenonu.

Předchozí testy absorpce prostřednictvím fáze plynu při sníženém tlaku nebyly dostatečně účinné, a proto vědci přešli k metodě rozpouštění prášku zeolitu ve směsi s roztokem verbenonu. Tři různé syntetické zeolity byly testovány: Silikalit, Mordenit a Zeolit Y. Po laboratorních testech byl vybrán zeolit Y, který vykazoval nejlepší uvolňovací vlastnosti. Experimenty se zaměřily na testování účinnosti různých dávek verbenonu a různých průměrů polomů hostitelských stromů. Testy byly prováděny v lese v Belgii a ve Švédsku, kde byly vystaveny různým podmínkám prostředí a útokům brouků. Výsledky

experimentů však neprokázaly významný účinek verbenonu na ochranu stromů. To bylo pravděpodobně způsobeno silnou konkurencí v oblasti, kde byly provedeny experimenty, a přítomností syntetických feromonů v okolním prostředí.

I přesto, že výsledky experimentů neprokázaly úspěch, tato studie přinesla důležitý poznatek pro další výzkum v oblasti ochrany lesů. Ukázala, že i přes slibné vlastnosti zeolitů a verbenonu, jejich aplikace na ochranu stromů před *Tomicus piniperda* a *Ips typographus* vyžaduje další studium a zdokonalení technik (Jakuš, 2003).

9.4.2 Dispenséry pro Vn a tC, Slovensko 1998–1999

Na jaře 1998 připravil Fytofarm dispenser proti atraktivním látkám nazvaný SYNREP. Jednalo se o dispenser podobný IT-REP. Rozdíl spočíval v přidavku *trans*-konoftorinu do směsi.

Aby se zabránilo přílišnému rychlému uvolňování konoftorinu smíchaného s verbenonem ve stejném odparníku, tak byly testovány oddělené dispenséry pro verbenon a pro konoftorin. Testovaly se různé modifikace knotu z hliníkové fólie a různé směsi proti atraktivním látkám. Pro experimenty provedené v létě 1998 byl vyvinut odparník pro *trans*-konoftorin nazvaný CONOMPLMx. Konstrukce byla podobná komerčnímu dispenseru IT ECOLURE. Rozdíl spočíval v šířce knotu: 10 mm u CONOMPLMx. Další pole testování dispenserů v létě ukázalo, že nejnovější odparník nazvaný CONOMPLMi měl nejvyšší účinek. CONOMPLMi byla modifikace CONOMPLMx, se šířkou knotu 5 mm.

Byly spojeny IT-REP a CONOMPLMx, aby byl získán složený dispenser nazvaný KYSUCE-1999. Dispenséry byly spojeny PVC páskou a sponkami.

Pilotní terénní experiment pro optimalizaci složení směsí proti agregačním feromonům byl proveden v lese ve městě Spišská Nová Ves. Během srpna a září 1999 byly testovány, spolu s výzkumnými odparníky ze Švédska, verbenon, *trans*-konoftorin, GLV a C8-alkoholy a všechny jejich možné kombinace. Předběžné výsledky ukázaly potřebu použití směsi všech NHV sloučenin s verbenonem (Jakuš, 2003).

9.4.3 Terénní pokusy v oblasti ochrany lesů před škůdci na Slovensku a ve Švédsku: Studie z let 2006 a 2007

Studie terénních pokusů provedených na Slovensku a ve Švédsku v letech 2006 a 2007 poskytla cenné poznatky o účinnosti opatření na ochranu lesů před škůdci. Výzkum se zaměřil na porosty smrku ztepilého v různých lokalitách se zvýšeným rizikem napadení, především brouky jako je *Ips typographus*.

Experimenty na Slovensku:

V roce 2006 a 2007 proběhly terénní pokusy v lokalitách Batizovce, Výborná, Hnilčák a Belá na Slovensku. Studie se zaměřila na účinnost použití dávkovačů antiatraktantů se složením kombinace NHV; *trans*-konoftorin, GLV (1-hexanol), C8 alkoholy v kůře (1-okten-3-ol, 1-oktanol) a verbenon k ochraně lesních porostů před napadením kůrovci. Všechny porosty byly staré 70 až 100 let a měly orientaci na jihovýchod, jih a jihozápad. Stromy napadené brouky byly odstraněny před zahájením experimentu.

V rámci experimentů byly použity tři úrovně ošetření, přičemž každá úroveň měla jinou dávku dávkovačů antiatraktantů. Ošetření bylo provedeno v randomizovaném blokovém designu, kde ošetřená zóna byla spárována s neošetřenou zónou, aby byla snížena prostorová variabilita hustoty brouků. Výsledky experimentů ukázaly, že míra napadení stromů v ošetřených zónách byla o více než 50 % nižší než v kontrolních zónách. Tato účinnost ošetření byla pozorována v obou letech a ve všech lokalitách.

Experimenty ve Švédsku:

V roce 2007 byly provedeny podobné terénní pokusy ve Švédsku v krajinné oblasti Småland. Studie se zaměřila na účinnost opatření na ochranu lesních okrajů před lýkožroutem smrkovým. Experimenty byly prováděny na čistě smrkových porostech ve třech lokalitách. V rámci experimentů byly použity dva typy dávkovačů antiatraktantů a byly sledovány útoky kůrovce na stromy v ošetřených a kontrolních zónách. Výsledky

studie ukázaly, že aplikace dávkovačů antiatraktantů vedla k významnému snížení míry napadení stromů na ošetřených plochách ve srovnání s kontrolními plochami.

Terénní pokusy provedené na Slovensku a ve Švédsku v letech 2006 a 2007 potvrdily účinnost opatření na ochranu lesů před kůrovcem smrkovým. Použití dávkovačů antiatraktantů vedlo k významnému snížení míry napadení stromů a představuje perspektivní metodu pro ochranu lesních porostů před škůdci (Schiebe, 2011).

9.4.4 Experimenty s Trans-4-thujanolem v Česku a Slovensku 2017

V uvedeném experimentu byly zkoumány enantiomery *trans*-4-thujanolu ve smrku ztepilém a jejich vliv na chování kůrovce *Ips typographus*. Získané vzorky kůry byly podrobeny extrakci a následně analyzovány pomocí jednokvadrupólového plynového chromatografu (GC)/hmotnostního spektrometru (MS). Enantiomerní složení *trans*-4-thujanolu bylo určeno jako čisté (1R,4S)-(+)-*trans*-4-thujanol na základě enantioselektivní analýzy.

Pro terénní experimenty bylo navrženo 14 ošetření s plným faktoriálem, které kombinovaly různé dávky *trans*-4-thujanolu a agregačního feromonu. Účinky těchto látek na úlovky kůrovce byly sledovány pomocí lamelových pastí na dvou lokalitách v České republice a na Slovensku. Analytické výsledky odhalily, že *trans*-4-thujanol v kombinaci s agregačním feromonem snižuje celkové úlovky kůrovce, přičemž střední a vysoké dávky této látky vedly k výrazně nižším úlovkům než dávky nízké. Naopak, účinky agregačního feromonu samotného vedly ke zvýšeným úlovkům kůrovce.

Ukázalo se, že *trans*-4-thujanol má specifický vliv na úlovky samiček kůrovce, a to tím, že snižuje jejich podíl v celkových úlovech. Porovnání účinků středních dávek *trans*-4-thujanolu a 1,8-cineolu ukázalo, že 1,8-cineol vede k vyššímu podílu odchycených samiček.

V závěru bylo zjištěno, že účinky *trans*-4-thujanolu na chování kůrovce *Ips typographus* jsou komplexní a závisí na dávce této látky a její kombinaci s agregačním

feromonem. Zajímavé je, že (+)-*trans*-4-thujanol snižuje přitažlivost agregačního feromonu ve stejné míře jako verbenon (Jirošová, 2022).

9.4.5 Patent – Přípravek pro repelenci lýkožrouta smrkového 2022

V roce 2022 byl schválen patent číslo 309426 na přípravek pro repelenci lýkožrouta smrkového. Majitelem patentu je Česká zemědělská univerzita v Praze.

Podstata vynálezu je v obsažení všech anti-atraktantů ze skupiny: *trans*-konoftorin, 1-okten-3-ol, 3-oktanol, 1-hexanol, 1,8-cineol a že přípravek dále obsahuje *trans*-4-thujanol v množství odpovídajícím koeficientu odparu od 1 do 30 mg/den. Přidání právě takového množství *trans*-4-thujanolu zabezpečuje zvýšený efekt inhibičního účinku přípravku proti lýkožroutovi. Předmětem vynálezu je i způsob aplikace přípravku, při kterém se přípravek obsahující směs anti-atraktantů umístí do odparníku, nebo jednotlivé anti-atraktanty ze sady anti-atraktantů určených ke společnému použití se umístí do jednotlivých odparníků tvořících sadu odparníků. Odparník nebo sada odparníků se následně umístí na povrch kmenů individuálních stromů čeledi borovicovité. Výhody tohoto přípravku pro odražení lýkožrouta spočívají v jeho inovativním složení, které využívá anti-atraktanty a speciální přísadu pro zlepšení účinnosti *trans*-4-thujanolu, přičemž není obsažen verbenon. Díky této kombinaci má přípravek širší dosah v porovnání s předchozími testovanými variantami, což umožňuje působit i na okolní stromy, aniž by došlo ke snížení jeho účinku na odpuzení lýkožrouta (Přípravek pro repelenci lýkožrouta smrkového, *n.d.*). Zkoumání vzdálenosti, na kterou antiatraktant působí je praktickou částí této diplomové práce.

10 Čich

Molekuly pachu jsou vnímány receptory, které jsou exprimovány v čichových sensorických neuronech (OSN) v čichových orgánech zvířete. Vazba molekuly pachu na čichový receptor je klíčovou událostí v čichové transdukcii, protože tímto procesem jsou převáděny chemické informace z prostředí na elektrické signály, které mohou být následně interpretovány centrálním nervovým systémem. Hmyz má své OSN seskupené

ve speciálních strukturách, nazývaných senzily, které se nacházejí na anténě. Neurony uvnitř senzily sdílejí stejné extracelulární prostředí a jsou fyzicky izolovány od neuronů v sousední senzile. Toto seskupení je velmi striktní v tom smyslu, že stejná kombinace OSN se vždy nachází ve stejné senzile. Toto seskupování specifických OSN do diskrétních smyslů je rysem, který je přítomen napříč hmyzími řády, což naznačuje funkční význam. Rostlinami jsou emitovány složité směsi všudypřítomných těkavých látek ve specifických poměrech a hmyz často používá tyto informace k lokalizaci svých hostitelů. Je tedy třeba aby čichový systém, který přesně monitoruje poměry sloučenin ekologicky významných směsí, byl schopen je odlišovat od pachů pozadí.

Při pokusu (Binyameen, 2014) byla objevena souvislost mezi 1,8-cineol a verbenonem, což vyvolalo otázku, proč je neuron pro 1,8-cineol párován s neuronem pro *cis*-verbenol, ale ne s neuronem pro verbenon. Zjištění naznačuje, že 1,8-cineol je ve větším množství obsažena v kůře smrků, které útok brouků *I. typographus* nezvládly nebo přerušily a stromy přežily. Tohle může naznačovat, že 1,8-cineol hraje roli v obranné strategii smrků a její vyšší koncentrace může zvyšovat jejich odolnost proti škůdcům.

Dále zjištění ukázala, že 1,8-cineol a verbenon mají odlišné vzorce uvolňování ve vztahu k fázi útoku brouků. Když brouci začínají kolonizovat stromy, 1,8-cineol je přítomen, zatímco verbenon chybí. Později, když se uvolňování verbenonu zvyšuje, uvolňování agregačního feromonu již klesá. Tato prostorová a časová variabilita v uvolňování těchto látek může vysvětlit, proč jsou neurony pro 1,8-cineol a feromonovou složku *cis*-verbenol častěji spojeny. To naznačuje, že tato kolokalizace může být výsledkem evoluční selekce, která preferuje spojení neuronů reagujících na látky s ochrannými funkcemi a látky s informační hodnotou pro komunikaci mezi jedinci téhož druhu. Byl pozorován velký vliv vzdálenosti mezi zdroji pachu na lapání pastí, především u samců. Na krátké vzdálenosti mezi feromonem a zdroji 1,8-cineol bylo patrné zvýšení úlovků pastí, zatímco u verbenonu tento efekt nebyl zjištěn a byla nutná mnohem větší vzdálenost. Celková reakce samic na rozestupy byla podobná jako u samců, ale samice vykazovaly větší variabilitu úlovků, což znemožnilo jasný rozdíl mezi antagonisty. Tento rozdíl mezi pohlavími by mohl mít ekologické vysvětlení, protože samci jsou obecně více inhibováni antagonisty než samice. Samci mají tendenci být "průkopníky", kteří vybírají

neoptimálnější hostitelské stromy a iniciují nálet, zatímco samice jsou přitahovány samčím produkovaným agregačním feromonem. Tento přístup je pravděpodobně spojen s vyššími investicemi samců do reprodukce a obrany před přirozenými nepřáteli během hledání hostitele.

Studie potvrdila, že samci mají vyšší citlivost na kombinovaný feromonový a hostitelský těkavý signál než samice. Naopak bylo zjištěno, že samice mají vyšší přitažlivost k agregačnímu feromonu produkovanému samci. Tento rozdíl mezi pohlavími také naznačuje, že výsledky jsou ovlivněny jinými centrálními mechanismy než pouze kolokalizací čichových sensorických neuronů (Binyameen, 2014).

10.1 Olfactory Sensory Neuron (OSN)

Kůrovcové OSN (specializované sensorické neurony, které přenášejí informace o vnímaných pachových podnětech do mozku hmyzu), které reagují na atraktanty nebo na antiatraktanty jsou obecně vysoce specifické a silně reagují pouze na jednu nebo několik strukturně příbuzných sloučenin. Jsou zaznamenávány elektrické signály metoda SSR (technika zaznamenávání elektrických signálů generovaných jednotlivými sensorickými neurony v těle hmyzu) přímo z jedné sensily, což jsou malé struktury na povrchu hmyzího těla obsahující skupiny sensorických neuronů. Podobná specifičnost je pozorována u většiny OSN, které detekují složky pohlavních feromonů u mūr, což naznačuje, že vysoká receptorová specifičnost byla evolučně upřednostňována jak v pohlavních, tak v agregačních feromonových komunikačních systémech napříč hmyzem (Raffa, 2016). Mnohé terpenoidy ze smrkových lapáků, které vyvolávají tykadlové reakce u *I. typographus*, nejsou specifické výhradně pro smrk, ale jsou přítomny ve vůních mnoha dalších druhů jehličnanů, stejně jako listnatých stromů a rostlin. Je tedy velmi pravděpodobné, že žádná ze sloučenin sama o sobě neslouží jako charakteristická sloučenina pro výběr hostitelské rostliny u *I. typographus*. Přitažlivost a rozpoznání vhodného hostitele pravděpodobně zahrnuje vnímání souboru sloučenin uvolňovaných v určitých poměrech a možná i v konkrétním složení (Kalinová, 2014). Příkladem jsou tři nehostitelské GLV-alkoholy, 1-hexanol, (*E*)-2-hexenol a (*Z*)-3-hexenol, všechny mají tu vlastnost, že snižují přitažlivost *I. typographus* k jeho agregačnímu feromonu. Tyto tři sloučeniny jsou behaviorálně nadbytečné; tj. směs všech tří sloučenin může být nahrazena např. samotným 1-hexanolem se stejným antiatraktivním účinkem za

předpokladu, že celková rychlost uvolňování je udržována konstantní. Tuto behaviorální redundanci lze pravděpodobně vysvětlit skutečností, že tři GLV silně aktivují pouze jednu třídu OSN a tato třída OSN má v podstatě stejnou citlivost na všechny tři sloučeniny.

Kůrovci používají neuronů o různé citlivosti k identifikaci hostitelských stanovišť, hostitelských druhů a vnímavých jedinců v hostitelských populacích. Některé neurony pro negativní signály, jako je NHV, reagují na několik sloučenin s podobnou strukturou, což může být mechanismus, který zvyšuje šance na detekci nehostitelských nebo nevhodných hostitelských a habitatových signálů. Detekce pozitivních i některých negativních signálů zahrnuje neurony s vysokou citlivostí pro převládající hostitelské sloučeniny, vzácné hostitelské sloučeniny a feromony.

Tykadla kůrovců poskytují prostorově strukturované krajiny neuronů, které optimalizují reakce brouků na heterogenní signály vznikající ve složité lesní krajině. Specifická kolokalizace OSN v sensile umožňuje zpracování pachové směsi periferním nervovým systémem a také zlepšuje prostorovou diskriminaci zdrojů pachů, aby se maximalizovala efektivita, s jakou kůrovci provádějí selekci hostitele. Spojení brouků a hostitelů se mění v důsledku klimatických změn, postupů hospodaření a globální dopravy. Míra, do jaké kůrovci zakládají a ovlivňují nové hostitele, je ovlivněna mnoha faktory, ale rozsah hostitelů na úrovni rodu představuje hlavní překážku (Raffa, 2016).

10.2 ORN - Olfactory receptor neurons

V čichovém systému hmyzu představují specifické neurony čichových receptorů (ORN) samostatné vstupní kanály, z nichž každý detekuje sloučeniny z různých chemických a biologických kategorií. Například ORN jsou často excitovány některými sloučeninami a inhibovány jinými a reakce na směsi sloučenin nelze vždy předpovědět na základě odezvy na jednotlivé složky směsi. Neurony reagující na sloučeniny, které společně tvoří ekologicky důležitý signál, by se pak měly často nacházet v páru ve stejné sensile (Larsson, 2002). Dobrým příkladem jsou feromonové ORN, které jsou kolokalizovány s ORN, které reagují na feromonové antagonisty. Z SSR je známo, že několik tříd ORN u *I. typographus* je vnímavých na hostitelské monoterpeny. Velké množství hostitelských monoterpenově selektivních ORN na tykadlech *I. typographus* naznačuje, že brouci jsou schopni rozlišit smrky na základě jejich pachových profilů,

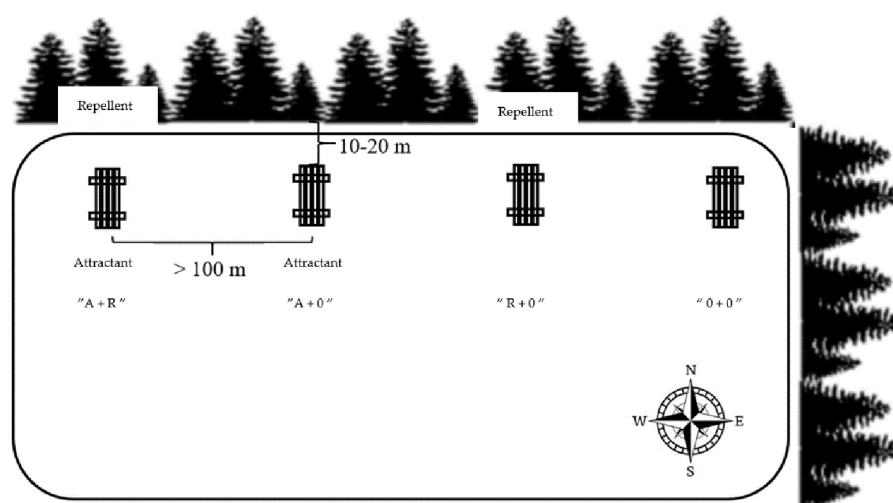
které se liší mezi stromy různých genotypů a fyziologických stavů. Terpenoidní sloučeniny se podílejí na konstitutivní a indukované obraně jehličnanů i krytosemenných rostlin. rozhodování hmyzu při výběru hostitele je otázkou zvažování relativních poměrů různých rostlinných sloučenin, pravděpodobně z různých zdrojů.

Kompartmentalizace neuronů v senzile (oddělení neuronů do různých částí) pravděpodobně preferuje koincidenční detekci (schopnost neuronů reagovat na současnou aktivaci z více vstupů současně), což by zase zlepšilo přesnost rozlišování směsí pachových směsí složeným poměrem. Behaviorální data kolokalizace neuronů naznačují, že binární směs představuje ekologicky významný signál, za předpokladu, že selektivní párování ORN je adaptivní a není způsobeno náhodou. Kolokalizace jednoho ORN reagujícího na feromony s jiným, který reaguje na rostlinný zápach, se také liší od té, kterou vykazuje většina ostatního hmyzu. Feromonové ORN se typicky nacházejí ve specifických morfologických typech sensil, zatímco ORN reagující na rostlinné pachy se nacházejí v odlišných sensilách. Párování ORN reagujících na pachové pachy a feromony hostitele u *I. typographus* naznačuje, že lokalizace hostitele, zahrnující jak feromon, tak sloučeniny odvozené od hostitele, je integrovaný systém, který nesegreguje mezi různými třídami semiochemikálií (Andersson, 2010).

Na základě silných odpovědí při pokusu (Andersson, 2009) bylo identifikováno 17 tříd ORN. Kromě ORN reagujících na feromony bylo zaznamenáno velké množství ORN reagujících na sloučeniny asociované se smrkem, což naznačuje, že pachy hostitele jsou důležité v procesu výběru hostitele. Bylo zjištěno, že téměř jedna čtvrtina silně reagujících neuronů reagovala na NHV, což posiluje představu, že vnímání těkavých látek krytosemenných rostlin je důležité pro hmyz živící se jehličnany. Většina ORN je ve svých odpovědích velmi selektivní a specifčnost odezvy jednotlivých tříd neuronů může vysvětlit velkou část behaviorální redundance a synergismu pozorovaného mezi odpuzujícími nehostitelskými těkavými látkami (Andersson, 2010).

11 Push-pull strategie

Strategie push-and-pull je metoda behaviorální manipulace založená na integrovaném použití repelentních (push) a atraktivních (pull) podnětů k ovlivnění a usměrnění pohybu a šíření škůdců s cílem snížit schopnost hmyzu najít a identifikovat potenciální hostitelské stromy a zvýšit jejich odchyt v pastech. Tuto techniku lze použít k ochraně lesních porostů a kontrole lýkožrouta smrkového, protože repelenty mohou interferovat s mechanismy rozpoznávání hostitele u pionýrských brouků inhibujících první fázi kolonizace hostitele, čímž se mezitím zvyšuje účinnost feromonových lapačů (Deganutti, 2024). Odpuzující účinek anti-atraktantů na stromech se kombinuje se



Obr.č.10: Využití strategie push pull. Atraktant je umístěn na kládách ve vzdálenosti 10-20m od porostu, Repellent přímo na stromech (Lindmark, 2022)

souhrnnými feromonovými pastmi na blízkých odlesněných plochách (Obr.č.10). Tato strategie využívá znalostí o atraktantech a anti-atraktantech pro konkrétní druhy hmyzu. Anti-atraktanty se používají k vytvoření ochranné linie, obvykle kolem okraje lesa, který chceme ochránit před kůrovcem. V blízkosti lesa umístíme pasti s feromonovými návnadami na vhodná místa. Útok kůrovce je tak zaměřen na místa s feromonem a odrážen od vybraných částí lesa, což omezuje jeho vstup. Tím dochází k ovlivnění a směrování pohybu brouků. Tato metoda však není účinná v heterogenních lesích, protože nedokáže ochránit celý les. Přesto byla prokázána účinnost pro jednotlivé stromy. Metoda není ideální pro hospodaření v lesních porostech, ale může být užitečná například v arboretech či parcích (Lindmark, 2022). Biologicky efektivního využití push a pull systémů bylo dosaženo pouze v případě masivního využití feromonových lapačů v

systemu feromonových bariér. V případě lokálního použití několika pastí na experimentálních plochách s aplikací "push and pull" byla stále poměrně vysoká mortalita stromů způsobená switch efektem (Jakuš, 2024).

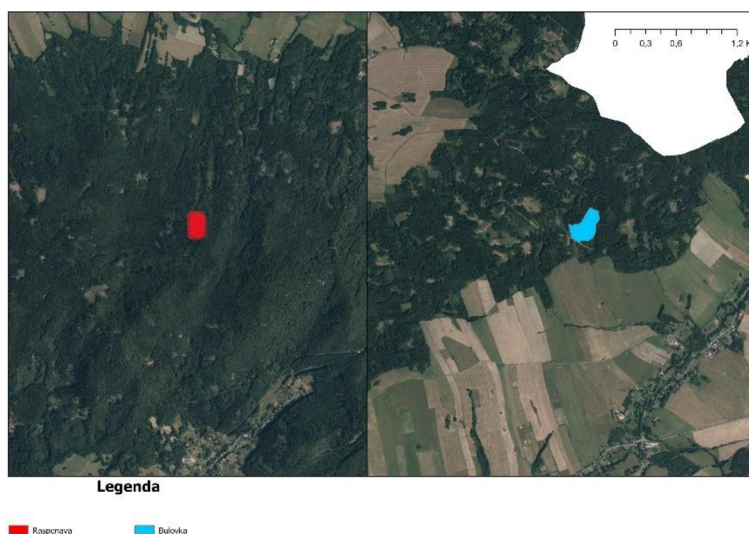
12 Switch efekt

V kalamitním stavu *Ips typographus* napadá nejen oslabené stromy, ale i ty zdravé. Agregáčnící feromony řídí nálet a zaměřují se na jednotlivé stromy, které jedinci vylučují. Když je strom napaden, dochází k "switch efektu", kdy se kůrovci přesunou i na nenapadené stromy v okolí. Útok se tak rozšíří na sousední stromy a s ním i agregáčnící ohnisko. Za větrného počasí se agregáčnící feromon šíří i na delší vzdálenosti, což může způsobit napadení stromů v nitrech porostů, kam by se kůrovec za normálních podmínek nedostal. Samice přistávají dál od ohniska ve směru větru, zatímco samci iniciují útok a usilují o kolonizaci stromu. Antiagregáčnící feromony hrají klíčovou roli při "switch efektu", protože odrážejí kůrovce od vyčerpaných stromů a usměrňují je k novým vhodným cílům. Například verbenon zvyšuje "switch efekt", zejména u samců, kteří jsou méně ovlivněni jeho inhibičními účinky. Tyto inhibitory pomáhají přesunout útoky na nové stromy, ale současně snižují pravděpodobnost úspěšné kolonizace (SALLÉ, 2007).

Experimenty s aplikací verbenonu na stromy za účelem ochrany před kůrovcem měly rozporuplné výsledky. Nedostatečná účinnost byla pravděpodobně způsobena složitostí procesů hledání a výběru hostitele, které zahrnují mnoho dalších faktorů jako vliv hostitele, nehostitele a konkurenčních druhů hmyzu, které jsou často přehlíženy. To naznačuje, že různorodá škála chemických signálů může více ovlivnit hledání a/nebo výběr hostitele než jedna semiochemická látka nebo směs látek, jako je verbenon. Ačkoli aplikace verbenonu může snížit napadení ošetřených stromů až o 78%, na neošetřené stromy nemá takový vliv, což může vést k "switch efektu" (Fettig, 2020).

13 Metodika

Experiment byl prováděn ve dvou lokalitách na Frýdlantsku v severních Čechách (Obr.č.11). Obě lokality jsou největšími holinami vzniklými na území Lesní správy Frýdlant. Na každé z nich byl v předchozích letech zaznamenán pomocí feromonových lapačů



Obr.č.11 Mapový zakres ploch (Autor)

značný výskyt kůrovce a ročně byly vytěženy stovky m³ smrkového dřeva.

První plocha, na které se pokus prováděl se nachází nedaleko obce Bulovka, na stejnojmenném revíru ve správě Lesů České republiky s. p. - Lesní správy Frýdlant. Revírnicí je zde Ing. Irena Pomezná. Plocha se nachází ve výšce 450 metrů nad mořem a má rozlohu 3,7 ha. Okolní porostní stěny tvoří porosty etází 12, 11 a 06, 03b a 01b, převážně smrkové druhové skladby. V etáži 01b se nachází kombinace smrku buku ve věku 1 rok. Plocha je rovinatého charakteru. Souřadnice místa jsou 50.9730064N, 15.1798151E. V místě začalo odlesnění vlivem kůrovcové kalamity a rozšiřovalo se od roku 2019. Největší plocha byla vytěžena v roce 2022. V roce 2021 se začalo s postupným zalesňováním sazenicemi buku a borovice.



Obr.č.12 Odparný sáček se směsí antiatraktantů

Druhá plocha se nachází v blízkosti města Frýdlant na revíru Raspenava, který je také ve správě Lesů České republiky s. p. - Lesní správy Frýdlant. Revírníkem je zde Oldřich Kober. Nadmořská výška plochy je 500 metrů nad mořem a velikost holiny 3,1 ha. Plocha leží v mírném sklonu. Okolní porostní stěny tvoří etáže 11, 5a a 01a. Etáže 11 a 5a jsou tvořeny smrkem a 01a bukem ve věku 1 rok. Souřadnice jsou 50.8763807N,

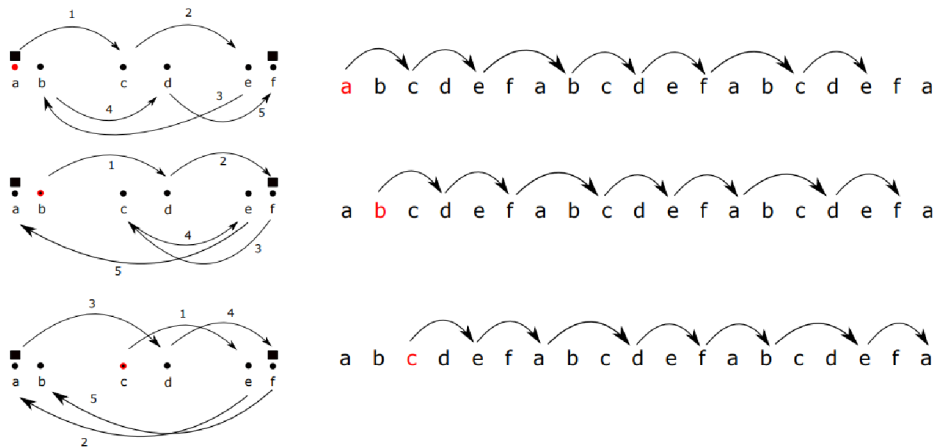


Obr.č.13 Použitý feromonový lapač

15.0809128E. První stromy byly vytěženy v roce 2020, v letech 2021 a 2022 byla výše těžeb srovnatelná. Obnova započala v roce 2022 sazenicemi buku, který ale odrůstá pomalu, kvůli škodám zvěří.

Pokus probíhal od 15.5.2023 do 6.9.2023, kdy byl pro malý záchyt lýkožroutů ukončen. Na každé ploše byly postaveny 3 řady po dvou bariérových štěrbínových lapačích (Obr.č.13) a do nich umístěn feromonový odparník Pheroprax. Každá řada byla od sebe vzdálena 50 metrů a mezi dvěma lapači v jedné řadě byla vzdálenost 25 metrů. Mezi lapači se ve vzdálenostech 0, 1, 10, 15 a 25 metrů pohybovala lať s antiatraktantem v odparném sáčku (Obr.č.12). Celkem proběhlo 13 rotací. Rotace byly prováděny dle randomizačního schématu viz Obr.č.14. Dle schématu proběhla dvě neúplná kola randomizací. Při prvním pokusu proběhlo 8 rotací. Každý pokus začínal na stejném postavení antiatraktantu, tedy v první řadě na pozici **a**, ve druhé řadě na pozici **b** a ve třetí řadě na pozici **c**. Pozice **a** označuje vzdálenost antiatraktantu od feromonu = 0 metrů, pozice **b** = 1 metr, pozice **c** = 10 metrů, pozice **d** = 15 metrů, pozice **e** = 24 metrů a pozice **f** = 25 metrů. Jako výchozí uvažujeme levý lapač. Poslední sběr lýkožroutů v prvním pokusu proběhl 17.8. Druhý pokus byl ukončen po 5 rotaci 6.9.2023, kdy se záchyty blížily nulové hodnotě a nebylo tedy možné provést zbývající 3 rotace. První pokus byl postaven pro směr větru sever-jih, druhý pro vítr ze směru východ-západ.

Lapače byly umístěny ve výšce 1,5 metru nad zemí. Odparník Pheroprax byl zavěšen přímo v lapači pod jeho vrchní stěnou. Odparník s antiatraktantem byl zavěšen přímo na samostatné lati, bez jakéhokoli zakrytí.



Obr.č. 14 Randomizační schéma (▪ lapač s feromonem, • pozice antiatraktantu)

Při vybírání jednotlivých lapačů byli nachytaní jedinci vloženy do zkumavky s lihem a zkumavka označena datumem, místem a pozicí v randomizaci. Cílem bylo, aby v každém lapači bylo při vybírání lýkožroutů i při nízkém záchytu alespoň v jednom z lapačů v řadě 40-50 kusů. Sběr byl prováděn v intervalech 3-10 dní především v ranních a dopoledních hodinách. Rozmezí dnů se řídilo množstvím zachycených jedinců a počasím, které ovlivnilo letovou aktivitu hmyzu. Následně byli všichni jedinci spočítáni a zapsáni do tabulky. Po každém sběru byly latě s antiatraktanty přesunuty ve své řadě na další pozici dle schématu. Dne 17.8.2023 byly vyměněny feromony v lapačích dle pokynů výrobce, současně byly vyměněny i antiatraktanty za nové. Pokus byl ukončen 06.09.2023 na 5 pozici druhého kola rotací. Tedy v 1. řadě na pozici **d**, 2.řadě na pozici **e** a ve 3.řadě na pozici **f**. Řady byly číslovány dle vzdálenosti od porostní stěny. První řada byla nejbliže, třetí nejdále.

Odparný sáček obsahoval směs anti-atraktantů ze skupiny: *trans*-konoftorin, 1-okten-3-ol, 3-oktanol, 1-hexanol, 1,8-cineol a *trans*-4-thujanol. Koeficienty odparu byly pro jednotlivé látky následující: *trans*-konoftorin od 0,3 do 0,6 mg/den, 1-okten-3-ol od 15 do 25 mg/den, 3-oktanol od 15 do 25 mg/den, 1-hexanol od 15 do 25 mg/den, 1,8-cineol od 25 do 50 mg/den a *trans*-4-thujanol od 1 do 30 mg/den. I při výměně odparníku 17.8.2023 bylo stále cítit charakteristické aroma vylučované směsí. Při silném větru 10.6.2023 v dopoledních hodinách odletěl v druhé řadě ploše Raspenava odparník s antiatraktanty do vzdálenosti přibližně 2 metrů od latě. Díky všímavosti revírnicka byl kolem poledne stejného dne zavěšen zpět. Nedošlo tedy k ohrožení pokusu.

14 Statistické metody

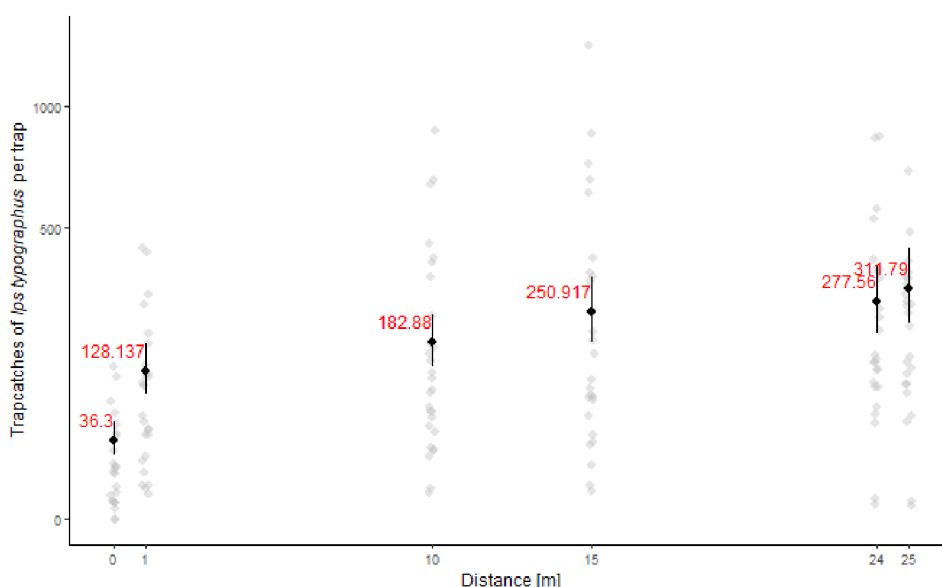
Pro předpověď úlovků pastí podle vzdálenosti od odparníku GLV jsme použili balíček `glmmTMB` (Brooks, 2017) k sestavení zobecněného lineárního smíšeného modelu (GLMM; tweedie family with log link). Model také zahrnoval expozici pastí (např. její prostorovou orientaci) a offset založený na logaritmickém součtu chycených brouků ve všech pastech ve sběrovém datu (vzorec: úlovky pastí \sim vzdálenost + expozice + `offset(log(denní úlovek))`). Model zahrnoval kolo rotací a datum jako náhodné faktory (vzorec: `list (~1|transekt, ~1|datum)`).

Redukce byly vypočítány pomocí Abbottova vzorce (Abbott, 1925): $\text{Redukce} = (C - T) \times C^{-1}$, kde C a T jsou očekávané průměry příslušné kontrolní a experimentální skupiny.

15 Výsledky

Za dobu trvání pokusu bylo celkem chyceno ± 29181 jedinců lýkožrouta smrkového a ± 2089 jedinců lýkožrouta lesklého. Nejvyšší počet brouků byl zachycen v lapači, pokud od něj byl antiatraktant vzdálen 25 m. Tedy největší možnou vzdálenost. Naopak nejnižší záchyt byl, pokud se antiatraktant nacházel přímo v lapači.

Medián byl pro vzdálenost 0 metrů 36,3 jedinců v lapači, pro 1 metr 128,137 jedinců, pro 10 metrů 182,88 jedinců, pro 15 metrů 250,917 jedinců, pro 24 metrů 277,56 jedinců a pro 25 metrů 311,79 jedinců.



Graf. č. 2 Záchyty v lapačích pro jednotlivé vzdálenosti

Pro vzdálenosti Distance0, Distance1 a Distance10 byla statisticky prokázána účinnost antiatraktantu na odchyt. Pro větší vzdálenosti není hodnota statisticky významná.

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	
(Intercept)	-1.9740	0.1678	-11.766	< 2e-16	***
Distance24	-0.1163	0.1492	-0.780	0.435584	
Distance15	-0.2172	0.1465	-1.483	0.138119	
Distance10	-0.5335	0.1520	-3.510	0.000449	***
Distance1	-0.8892	0.1624	-5.475	4.38e-08	***
Distance0	-2.1505	0.1983	-10.846	< 2e-16	***
ExpositionNorth	0.0169	0.1458	0.116	0.907718	
ExpositionSouth	-0.1346	0.1483	-0.908	0.364015	
Expositionwest	-0.2029	0.1783	-1.138	0.255240	

Na vzdálenost pasti 0 metrů od antiatraktantů je směs účinnější o 88 % na 1 metr poté o 58.9 % než na vzdálenost 25 metrů. Na vzdálenost 24 a 25 metrů mezi antiatraktantem a feromonem je účinek statisticky zanedbatelný.

Statisticky zanedbatelný je také směr větru při postavení experimentu, který byl také zahrnut do výpočtů. Jeho vliv tedy nebyl prokázán.

Množství odchyť v jednotlivých lapačích při každém výběru je zaznamenáno v tabulkách č.1, č.2, č.3 a č.4. Při sčítání jedinců byly zaznamenány i počty *P. Chalcographus*, ale při výpočtech se s nimi nepracovalo.

Position A - Bulovka						
1. round of rotation - north-south						
	Position	South		North		Date
		I. Typographus	P. Chalcographus	I. Typographus	P. Chalcographus	
1.line	a	112	12	11	30	19.V
	c	82	5	21	3	28.V
	e	45	48	138	40	01.VI
	b	529	29	112	24	09.VI
	d	151	89	393	115	19.VI
	f	15	0	143	31	30.VI
	c	84	12	26	10	07.VIII
e	52	4	129	21	17.VIII	
2.line	b	393	67	185	26	
	d	176	49	252	51	
	f	54	3	352	29	
	c	688	36	672	24	
	e	137	29	268	78	
	a	264	54	22	4	
	d	27	36	84	58	
f	1	0	312	42		
3.line	c	322	72	447	54	
	e	115	21	332	41	
	a	308	19	68	4	
	d	674	32	1335	52	
	f	39	20	332	12	
	b	361	24	104	8	
	e	62	9	96	11	
a	287	13	12	12		

Tabulka č.1 První pokus – záchyty v jednotlivých lapačích. Plocha Bulovka.

Position B - Raspenava						
1. round of rotation - north-south						
	Position	South		North		Date
		I. Typographus	P. Chalcographus	I. Typographus	P. Chalcographus	
1.line	a	152	8	18	16	19.V
	c	342	2	155	16	28.V
	e	296	15	359	12	01.VI
	b	874	31	424	21	09.VI
	d	401	19	726	25	19.VI
	f	114	6	315	4	30.VI
	c	44	6	64	6	07.VIII
	e	39	2	142	9	17.VIII
2.line	b	571	19	268	17	
	d	131	15	94	8	
	f	36	12	382	16	
	c	623	24	891	11	
	e	424	12	860	21	
	a	471	4	14	2	
	d	56	9	242	13	
	f	128	9	266	16	
3.line	c	352	15	391	11	
	e	195	11	362	10	
	a	129	4	7	0	
	d	391	4	862	17	
	f	1	0	723	9	
	b	217	3	101	2	
	e	4	0	124	4	
	a	53	0	13	0	

Tabulka č.2 První pokus – záchyty v jednotlivých lapačích. Plocha Raspenava.

Position A - Bulovka						
2. round of rotation east-west						
	Position	West		East		Date
		I. Typographus	P. Chalcographus	I. Typographus	P. Chalcographus	
1.line	a	254	4	24	3	28.VII
	c	310	2	342	6	06.VIII
	e	24	0	149	0	15.VIII
	b	62	0	44	0	27.VIII
	d	3	0	5	0	06.IX
	f					
	c					
	e					
2.line	b	162	8	122	2	
	d	75	2	64	4	
	f	1	0	106	0	
	c	117	0	98	0	
	e	4	0	2	0	
	a					
	d					
	f					
3.line	c	85	2	68	5	
	e	7	5	105	4	
	a	61	0	1	0	
	d	44	0	35	0	
	f	0	0	2	0	
	b					
	e					
	a					

Tabulka č.3 Druhý pokus – záchyty v jednotlivých lapačích. Plocha Bulovka.

Position B - Raspenava						
2. round of rotation east-west						
	Position	West		East		Date
		I. Typographus	P. Chalcographus	I. Typographus	P. Chalcographus	
1.line	a	220	0	3	0	28.VII
	c	198	0	234	6	06.VIII
	e	11	0	68	0	15.VIII
	b	54	0	22	0	27.VIII
	d	5	0	6	0	06.IX
	f					
	e					
2.line	b	105	0	125	0	
	d	115	8	180	4	
	f	2	0	123	0	
	c	16	0	27	0	
	e	7	0	2	0	
	a					
	f					
3.line	c	154	0	184	0	
	e	44	3	241	2	
	a	96	0	4	0	
	d	52	0	36	0	
	f	0	0	1	0	
	b					
	a					

Tabulka č.4 Druhý pokus – záchyty v jednotlivých lapačích. Plocha Raspenava.

16 Diskuse

Tato práce se zabývá výzkumem vzdálenosti účinku směsi antiatraktantů, která byla v roce 2023 patentována pod číslem 309426 České zemědělské univerzity. Navazuje na bakalářskou práci s názvem Optimalizace složení směsi antiatraktantů, látek odpuzujících lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) od stejného autora, jako tato práce a pod vedoucí Ing. Annou Jirošovou, Ph.D. Kromě praktické části zkoumající vzdálenost se v rešeršní části věnuje popisu tradičních metod obrany proti lýkožroutu smrkovému, popisu jeho agregačních feromonů, a především popisu antiatraktantů.

V metodice najdeme popis dvou zkusných ploch na území Lesní správy Frýdlant, jedné na revíru Bulovka a druhé na revíru Raspenava. Na těchto plochách v roce 2023 probíhal pokus s třemi dvojicemi feromonových lapačů a třemi odparnými sáčky s naší směsí antiatraktantů.

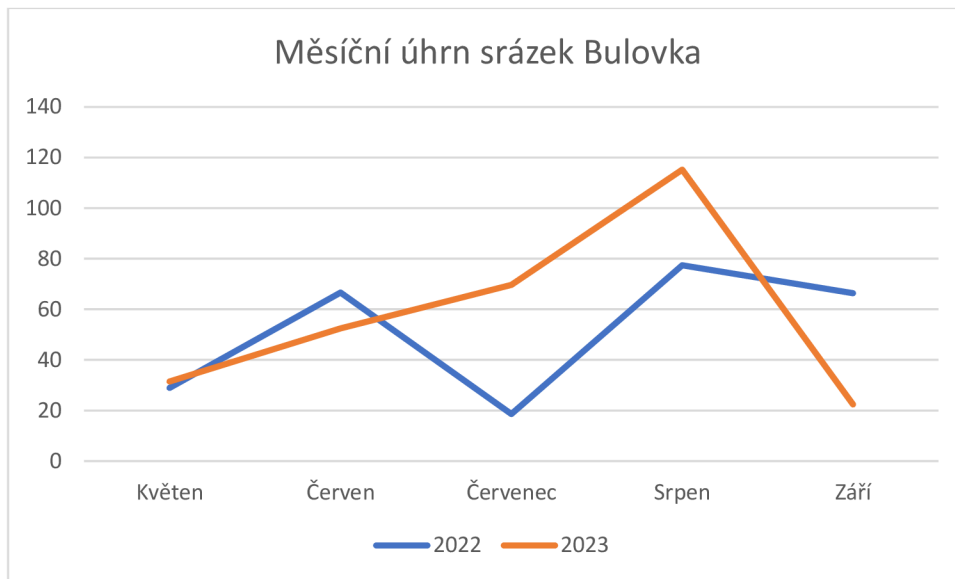
Pokus byl postaven pro dva směry větru – pro směr sever-jih a východ-západ. Směr větru byl zohledněn i při statistickém výpočtu. Jeho vliv se však ukázal jako statisticky zanedbatelný.

Účinek směsi na vzdálenost 0 metrů od lapače dosahoval 88 % ve vzdálenosti 1 metru klesl účinek na 58,9 % oproti vzdálenosti 25 metrů od antiatraktantu. Na vzdálenost 10 metrů pak účinek dosahoval 41% účinnosti. Dosažená procenta účinnosti jsou poněkud nižší, než byl samotný předpoklad, jelikož u dalších studií (Jakuš, 2024) dosahoval účinek více než 95 % při snížení odchytu.

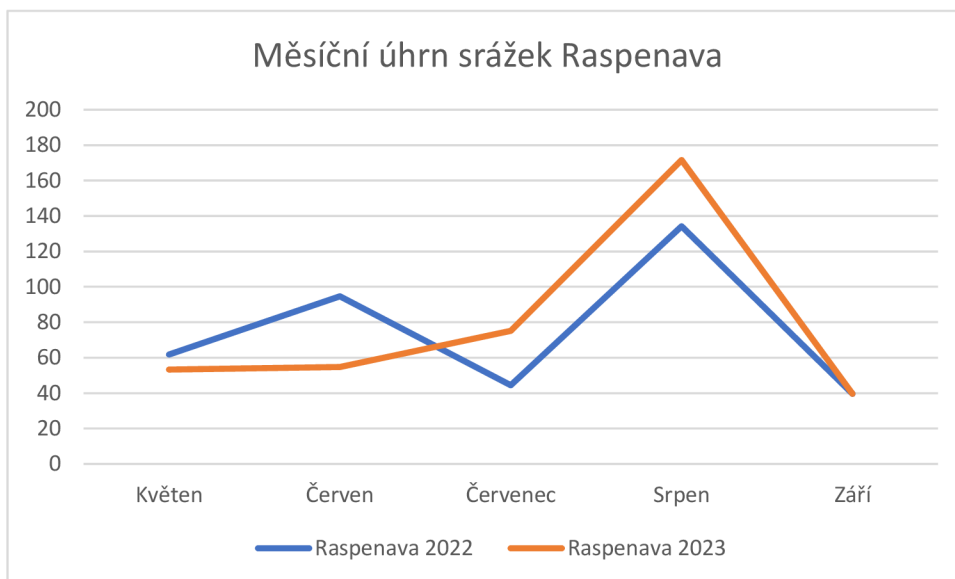
Nezanedbatelným vlivem na nižší účinnost by mohlo být počasí. Při sledování měsíčního úhrnu srážek pro obě plochy a porovnání let 2022 a 2023 je možné pozorovat vyšší podíl srážek v měsících experimentu. Především v měsících červenci a srpnu, tedy v hlavní sezóně výskytu kůrovce je možné pozorovat značný nárůst srážek v roce 2023. Jelikož při deštivém počasí je letová aktivita nižší, byly při vybírání lapačů třeba delší časové úseky k nachytání relevantního množství lýkožroutů. Toto mohlo být jedním z důvodů nenaplnění předpokládaného účinku.

Zajímavým faktem je, že ačkoliv lýkožrouti byly do pastí chytány v nezanedbatelném množství, tak na rozdíl od předchozích let nedošlo k napadení stojících stromů

v okolních porostech ani u jedné z ploch, i když stáří stromů v porostních stěnách přesahovalo 100 let.



Graf č.3 Měsíční úhrn srážek Bulovka



Graf č. 4 Měsíční úhrn srážek Raspenava

Dalším možným vysvětlením je umístění odparného sáčku. Zatímco feromony jsou schovány v pastech a částečně tak ochráněny před počasím, tak samotný antiatraktant byl vlivům počasí vystaven neustále. Existuje tak teoretická možnost snížení jeho účinnosti těmito vlivy. Bylo by jistě přínosem další zkoumání v tomto směru.

Vzhledem ke vzdálenosti, na kterou antiatraktant dle výsledků této studie funguje by bylo vhodné jeho využití především na jednotlivé stromy, například parky

nebo arboreta. U ochrany porostních stěn by bylo třeba jej umístit na každý 2-4 strom v závislosti na jejich rozestupech. Ovšem i tato varianta by byla přínosem pro zachování a ochranu porostních stěn před lýkožroutem.

17 Závěr

Cílem bylo otestovat na jakou vzdálenost patentovaná směs antiatraktatů působí. Při pokusu na dvou plochách byl účinek prokázán do vzdálenosti 10 metrů. Nejúčinnější je však při vzdálenosti 0 metrů, a to při snížení odchyťů o 88 %. Výsledek tedy nenaplnil očekávání, která se pohybovala okolo 95 %.

Sekundárním cílem bylo vytvoření rešerše popisující jednotlivé látky antiatraktantu, postupný vývoj směsí v historii i způsob, jak kůrovci vnímají semiochemikálie.

Využití přípravků jistě najde v arboretech i parcích. Možnost by bylo použití i v porostních stěnách, ale bylo by třeba většího množství odparných sáčků se směsí a jejich častější rozvěšení.

Navazující práce by se mohla věnovat možnostem rozšíření dosahu působení nebo optimalizaci umístění odparného sáčku tak, aby byl minimálně ovlivňován vlivy počasí a zároveň nesnižoval účinnost.

18 Citace

ABBOTT, W. S., 1925. A Method of Computing the Effectiveness of an Insecticide. *Journal of Economic Entomology* [online]. 1925-04-01, **18**(2), 265-267 [cit. 2024-03-17]. ISSN 1938-291X. Dostupné z: doi:10.1093/jee/18.2.265a

ANDERSSON, Martin N., Mattias C. LARSSON a Fredrik SCHLYTER, 2009. Specificity and redundancy in the olfactory system of the bark beetle *Ips typographus*: Single-cell responses to ecologically relevant odors. *Journal of Insect Physiology* [online]. **55**(6), 556-567 [cit. 2024-03-12]. ISSN 00221910. Dostupné z: doi:10.1016/j.jinsphys.2009.01.018

ANDERSSON, Martin N., Mattias C. LARSSON, Miroslav BLAŽENEC, Rastislav JAKUŠ, Qing-He ZHANG a Fredrik SCHLYTER, 2010. Peripheral modulation of pheromone response by inhibitory host compound in a beetle. *Journal of Experimental Biology*. 2010-10-01, **213**(19), 3332-3339. ISSN 1477-9145. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.044396

BINYAMEEN, Muhammad, Júlia JANKUVOVÁ, Miroslav BLAŽENEC, Rastislav JAKUŠ, Liwen SONG, Fredrik SCHLYTER, Martin N. ANDERSSON a Charles FOX, 2014. Co-localization of insect olfactory sensory cells improves the discrimination of closely separated odour sources. *Functional Ecology*. **28**(5), 1216-1223. ISSN 02698463. Dostupné z: doi:10.1111/1365-2435.12252

BLAŽYTĚ-ČEREŠKIENĚ, Laima, Violeta APŠEGAITĚ, Sandra RADŽIUTĚ, Raimondas MOZŪRAITIS, Vincas BŪDA a Dalė PEČIULYTĚ, 2016. Electrophysiological and behavioural responses of *Ips typographus* (L.) to trans-4-thujanol—a host tree volatile compound. *Annals of Forest Science* [online]. **73**(2), 247-256 [cit. 2022-03-01]. ISSN 1286-4560. Dostupné z: doi:10.1007/s13595-015-0494-5

BORDEN, John H., 1997. Disruption of Semiochemical-Mediated Aggregation in Bark Beetles. *Insect Pheromone Research* [online]. Boston, MA: Springer US, 421-438 [cit. 2024-04-02]. ISBN 978-1-4613-7926-3. Dostupné z: doi:10.1007/978-1-4615-6371-6_37

BROOKS, Mollie,E., Kasper KRISTENSEN, Koen,J.,van BENTHEM, et al., 2017. GlmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear

Mixed Modeling. *The R Journal* [online]. **9**(2) [cit. 2024-03-17]. ISSN 2073-4859. Dostupné z: doi:10.32614/RJ-2017-066

BYERS, John A., David L. WOOD, John CRAIG a Larry B. HENDRY, 1984. Attractive and inhibitory pheromones produced in the bark beetle, *Dendroctonus brevicomis*, during host colonization: Regulation of inter- and intraspecific competition. *Journal of Chemical Ecology* [online]. Elsevier, **10**(6), 861-877 [cit. 2024-04-02]. ISBN 9780121071516. ISSN 0098-0331. Dostupné z: doi:10.1007/BF00987969

DEGANUTTI, Luca, Filippo BISCONTIN, Iris BERNARDINELLI a Massimo FACCOLI, 2024. The semiochemical push-and-pull technique can reduce bark beetle damage in disturbed Norway spruce forests affected by the Vaia storm. *Agricultural and Forest Entomology* [online]. **26**(1), 115-125 [cit. 2024-03-17]. ISSN 1461-9555. Dostupné z: doi:10.1111/afe.12600

ERBILGIN, Nadir, Paal KROKENE, Torstein KVAMME a Erik CHRISTIANSEN, 2007. A host monoterpene influences *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) responses to its aggregation pheromone. *Agricultural and Forest Entomology*. **9**(2), 135-140. ISSN 1461-9555. Dostupné z: doi:10.1111/j.1461-9563.2007.00329.x

ETXEESTE, I. a J. A. PAJARES, 2011. Verbenone protects pine trees from colonization by the six-toothed pine bark beetle, *Ips sexdentatus* Boern. (Col: Scolytinae). *Journal of Applied Entomology* [online]. **135**(4), 258-268 [cit. 2024-03-03]. ISSN 09312048. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0418.2010.01531.x

FETTIG, Christopher J. a A. Steven MUNSON, 2020. Efficacy of verbenone and a blend of verbenone and nonhost volatiles for protecting lodgepole pine from mountain pine beetle (Coleoptera: Curculionidae). *Agricultural and Forest Entomology*. **22**(4), 373-378. ISSN 1461-9555. Dostupné z: doi:10.1111/afe.12392

FRÜHBRODT, Tobias, Martin SCHEBECK, Martin N. ANDERSSON, Gerrit HOLIGHAUS, Jürgen KREUZWIESER, Tim BURZLAFF, Horst DELB a Peter H. W. BIEDERMANN, 2024. Verbenone—the universal bark beetle repellent? Its origin, effects, and ecological roles. *Journal of Pest Science* [online]. **97**(1), 35-71 [cit. 2024-03-17]. ISSN 1612-4758. Dostupné z: doi:10.1007/s10340-023-01635-3

HANSSON, B. S. a S. ANTON, 2000. Function and Morphology of the Antennal Lobe: New Developments. *Annual Review of Entomology* [online]. **45**(1), 203-231 [cit. 2024-04-02]. ISSN 0066-4170. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ento.45.1.203

HLÁSNÝ, Tomáš, Paal KROKENE, Andrew LIEBHOLD, et al., 2019. Život s kůrovcem: Dopady, výhledy a řešení. *From Science to Policy*. Evropský lesnický institut, **2019**(8), 1-52. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.36333/fs08

CHEN, Guofa, Qing-He ZHANG, Yanjun WANG, Guang-Tian LIU, Xiaoming ZHOU, Jingfu NIU a Fredrik SCHLYTER, 2010. Catching *Ips duplicatus* (Sahlberg) (Coleoptera: Scolytidae) with pheromone-baited traps. *Pest Management Science*. **66**(2), 213-219. ISSN 1526498X. Dostupné z: doi:10.1002/ps.1867

JAKUŠ, R., F. SCHLYTER, Q.-H. ZHANG, et al., 2003. Overview of development of an anti-attractant based technology for spruce protection against *Ips typographus*: From past failures to future success. *Anzeiger für Schädlingskunde* [online]. **76**(4), 89-99 [cit. 2024-03-24]. ISSN 1436-5693. Dostupné z: doi:10.1046/j.1439-0280.2003.03020.x

JAKUŠ, Rastislav, Aleksei TRUBIN, Vivek Vikram SINGH, et al., 2024. Spruce Protection against *Ips typographus* with Anti-Attractant Blend of Tree-Based Semiochemicals: From Small Experimental Plots to Stand Scales. *Forests* [online]. **15**(2) [cit. 2024-03-17]. ISSN 1999-4907. Dostupné z: doi:10.3390/f15020356

JIROŠOVÁ, Anna, Blanka KALINOVÁ, Roman MODLINGER, Rastislav JAKUŠ, C. Rikard UNELIUS, Miroslav BLAŽENEC a Fredrik SCHLYTER, 2022. Anti-attractant activity of ()-trans -4-thujanol for Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus*: Novel potency for females. *Pest Management Science*. **2022**(1), 1-8. ISSN 1526-498X. Dostupné z: doi:10.1002/ps.6819

JOHANSSON, Annette, Goran BIRGERSSON a Fredrik SCHLYTER, 2019. Using synthetic semiochemicals to train canines to detect bark beetle-infested trees. *Annals of Forest Science*. **2019**(58). Dostupné z: doi:https://doi-org.infozdroje.czu.cz/10.1007/s13595-019-0841-z

KALINOVÁ, Blanka, Radka BŘÍZOVÁ, Miloš KNÍŽEK, Marek TURČÁNI a Michal HOSKOVEC, 2014. Volatiles from spruce trap-trees detected by *Ips typographus* bark beetles:

chemical and electrophysiological analyses. *Arthropod-Plant Interactions* [online]. **8**(4), 305-316 [cit. 2024-03-10]. ISSN 1872-8855. Dostupné z: doi:10.1007/s11829-014-9310-7

KLOUČEK, Tomáš, Jan KOMÁREK, Peter SUROVÝ, Karel HRACH, Přemysl JANATA a Bedřich VAŠIČEK, 2019. The Use of UAV Mounted Sensors for Precise Detection of Bark Beetle Infestation. *Remote Sensing* [online]. **11**(13) [cit. 2024-03-05]. ISSN 2072-4292. Dostupné z: doi:10.3390/rs11131561

KŘÍSTEK, Jaroslav a Jaroslav URBAN, 2013. Lesnická entomologie. In: *Lesnická entomologie*. Vyd. 2., upr. Praha: Academia, s. 384-386. ISBN 978-80-200-2237-0.

LARSSON, Mattias C., Eric HALLBERG, Mikhail V. KOZLOV, Wittko FRANCKE, Bill S. HANSSON a Christer LÖFSTEDT, 2002. Specialized olfactory receptor neurons mediating intra- and interspecific chemical communication in leafminer moths *Eriocrania* spp. (Lepidoptera: Eriocraniidae). *Journal of Experimental Biology* [online]. 2002-04-01, **205**(7), 989-998 [cit. 2024-04-02]. ISSN 1477-9145. Dostupné z: doi:10.1242/jeb.205.7.989

LEONHARDT, Sara Diana, Florian MENZEL, Volker NEHRING a Thomas SCHMITT, 2016. Ecology and Evolution of Communication in Social Insects. *Cell* [online]. **164**(6), 1277-1287 [cit. 2024-04-02]. ISSN 00928674. Dostupné z: doi:10.1016/j.cell.2016.01.035

LINDMARK, Matilda, Erika A. WALLIN a Bengt-Gunnar JONSSON, 2022. Protecting forest edges using trap logs – Limited effects of associated push-pull strategies targeting *Ips typographus*. *Forest Ecology and Management*. **505**. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2021.119886

LUBOJACKÝ, Jan, František LORENC, Michal SAMEK, Miloš KNÍŽEK a Jan LIŠKA, 2023. Hlavní problémy v ochraně lesa v Česku v roce 2022 a prognóza na rok 2023. In: *Zpravodaj ochrany lesa*. Svazek 26. Jíloviště: Lesní ochranná služba - Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, s. 18-25. ISBN 978-80-7417-247-2. ISSN 1211-9342.

MILLER, Daniel R., Harold D. PIERCE, Peter DE GROOT, Nicole JEANS-WILLIAMS, Robb BENNETT a John H. BORDEN, 2000. SEX PHEROMONE OF *CONOPHTHORUS PONDEROSAE* (COLEOPTERA: SCOLYTIDAE) IN A COASTAL STAND OF WESTERN WHITE

PINE (PINACEAE). *The Canadian Entomologist* [online]. **132**(2), 243-245 [cit. 2024-03-03]. ISSN 0008-347X. Dostupné z: doi:10.4039/Ent132243-2

PARÉ, Paul W., James H. TUMLINSON a Paul W. PARE, 1996. Plant Volatile Signals in Response to Herbivore Feeding. *The Florida Entomologist* [online]. **79**(2) [cit. 2024-04-02]. ISSN 00154040. Dostupné z: doi:10.2307/3495807

Přípravek pro repelenci lýkožrouta smrkového [online]. [cit. 2024-03-24]. Česká republika. 309426. Přihlášeno 13.12.2021. Uděleno 18.11.2022.

RAFFA, K.F., M.N. ANDERSSON a F. SCHLYTER, 2016. Host Selection by Bark Beetles. *Pine Bark Beetles* [online]. Elsevier, 1-74 [cit. 2024-03-09]. Advances in Insect Physiology. ISBN 9780128027233. Dostupné z: doi:10.1016/bs.aiip.2016.02.001

RAMAKRISHNAN, Rajarajan, Jaromír HRADECKÝ, Amit ROY, et al., 2022. Metabolomics and transcriptomics of pheromone biosynthesis in an aggressive forest pest *Ips typographus*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* [online]. **140** [cit. 2024-02-24]. ISSN 09651748. Dostupné z: doi:10.1016/j.ibmb.2021.103680

SALLÉ, AURÉLIEN a KENNETH F. RAFFA, 2007. Interactions among intraspecific competition, emergence patterns, and host selection behaviour in *Ips pini* (Coleoptera: Scolytinae). *Ecological Entomology*. **32**(2), 162-171. ISSN 03076946. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2311.2006.00833.x

SEYBOLD, Steven J., Barbara J. BENTZ, Christopher J. FETTIG, John E. LUNDQUIST, Robert A. PROGAR a Nancy E. GILLETTE, 2018. Management of Western North American Bark Beetles with Semiochemicals. *Annual Review of Entomology* [online]. 2018-01-07, **63**(1), 407-432 [cit. 2024-03-16]. ISSN 0066-4170. Dostupné z: doi:10.1146/annurev-ento-020117-043339

SCHAEFFER, S. Elisa, Manuel JIMÉNEZ-LIZÁRRAGA, Sara V. RODRIGUEZ-SANCHEZ, Gerardo CUELLAR-RODRÍGUEZ, Oscar A. AGUIRRE-CALDERÓN, Angel M. REYNAGONZÁLEZ a Alan ESCOBAR, 2021. Detection of bark beetle infestation in drone imagery via thresholding cellular automata. *Journal of Applied Remote Sensing*. 2021-1-1, **15**(01). ISSN 1931-3195. Dostupné z: doi:10.1117/1.JRS.15.016518

SCHIEBE, C., M. BLAŽENEC, R. JAKUŠ, C. R. UNELIUS a F. SCHLYTER, 2011. Semiochemical diversity diverts bark beetle attacks from Norway spruce edges. *Journal of Applied Entomology* [online]. **135**(10), 726-737 [cit. 2024-03-24]. ISSN 09312048. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0418.2011.01624.x

TANIN, Sifat Munim, Dineshkumar KANDASAMY a Paal KROKENE, 2021. Fungal Interactions and Host Tree Preferences in the Spruce Bark Beetle *Ips typographus*. *Frontiers in Microbiology*. 2021-6-4, **12**. ISSN 1664-302X. Dostupné z: doi:10.3389/fmicb.2021.695167

UNELIUS, C. Rikard, Christian SCHIEBE, Björn BOHMAN, Martin N. ANDERSSON, Fredrik SCHLYTER a Cesar RODRIGUEZ-SAONA, 2014. Non-Host Volatile Blend Optimization for Forest Protection against the European Spruce Bark Beetle, *Ips typographus*. *PLoS ONE*. 2014-1-14, **9**(1). ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0085381

V.P.REDDY, Gadi a Angel GUERRERO †, 2004. New Pheromones and Insect Control Strategies. *Trends in Plant Science*. **2004**(5), 493-519. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.03.009.

Vyhláška Ministerstva zemědělství č. 101/1996 Sb., kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní stráže, 1996. In: . Sněmovní 4, 118 26, Praha 1 - Malá Strana: Sbírka zákonů, ročník 1996, částka 22, číslo 101.

WERMELINGER, Beat, 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. In: *Forest Ecology and Management* [online]. s. 67-82 [cit. 2024-02-09]. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2004.07.018

XIE, Shou-An a Shu-Jie LV, 2013. Effect of different semiochemicals blends on spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Entomological Science*. **16**(2), 179-190. ISSN 13438786. Dostupné z: doi:10.1111/j.1479-8298.2012.00555.x

ZAHRADNÍK, Petr, 2004. *Ochrana smrčín proti kůrovcům*. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce. ISBN 80-863-8648-1.

ZHANG, Qing-He a Fredrik SCHLYTER, 2004. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology*. **vol.6(1)**, 1-20. Dostupné z: doi:<https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2004.00202.x>

ZHANG, Qing-He, Fredrik SCHLYTER a Göran BIRGERSSON, 2000. Bark volatiles from nonhost angiosperm trees of spruce bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). *Chemoecology*. 2000-6-1, **10(2)**, 69-80. ISSN 0937-7409. Dostupné z: doi:[10.1007/s000490050010](https://doi.org/10.1007/s000490050010)

ZHANG, Qing-He, Fredrik SCHLYTER a Peter ANDERSON, 1999. Green Leaf Volatiles Interrupt Pheromone Response of Spruce Bark Beetle, *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* [online]. **25(12)**, 2847-2861 [cit. 2024-04-02]. ISSN 00980331. Dostupné z: doi:[10.1023/A:1020816011131](https://doi.org/10.1023/A:1020816011131)

ZHANG, Qing-He a Fredrik SCHLYTER, 2003. Redundancy, synergism, and active inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* [online]. **101(2)**, 299-310 [cit. 2024-03-12]. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:[10.1034/j.1600-0706.2003.111595.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.111595.x)

ZHAO, Tao, Karolin AXELSSON, Paal KROKENE a Anna-Karin BORG-KARLSON, 2015. Fungal Symbionts of the Spruce Bark Beetle Synthesize the Beetle Aggregation Pheromone 2-Methyl-3-buten-2-ol. *Journal of Chemical Ecology*. **41(9)**, 848-852. ISSN 0098-0331. Dostupné z: doi:[10.1007/s10886-015-0617-3](https://doi.org/10.1007/s10886-015-0617-3)