

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Populační dynamika lýkožrouta smrkového
(*Ips typographus* (L.)) na vybraných lokalitách Šumavy

Bakalářská práce

Markéta Davidková

Školitel: RNDr. Petr Doležal Ph.D.

České Budějovice 2012

Davídková, M. (2012): Populační dynamika lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* (L.)) na vybraných lokalitách Šumavy [Population dynamics of the spruce bark beetle (*Ips typographus* (L.)) at selected localities in the Bohemian Forest. Bc. Thesis, in Czech] - 52 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The aim of this thesis was to monitor the population dynamics and the reproductive status of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (L.), at three localities of different elevation. I focused mainly on following aspects: number of sister broods per generation and per vegetation season, rate of development in the first generation and swarming readiness in diapausing and post-diapausing adults.

Tato práce byla podpořena projekty GAČR 522/08/P600, smlouva 08/2008 GS LČR, s.p. a projektem číslo 28 v rámci programu přeshraniční spolupráce Cíl3 Česká republika – Svobodný stát Bavorsko.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Děkuji svému školiteli Petru Doležalovi za odborné vedení práce, ochotu, řadu cenných připomínek a hlavně za trpělivost. Dále děkuji Honzovi za pomoc při statistickém zpracování výsledků. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat Martině a Bořkovi za pomoc a příjemně strávené chvíle v laboratoři a v terénu.

V Českých Budějovicích dne 26.4.2012

.....
Markéta Davídková

Obsah:

1. ÚVOD	1
1.1. LÝKOŽROUT SMRKOVÝ	1
1.2. MORFOLOGIE	1
1.3. ŽIVOTNÍ CYKLUS	2
1.4. PŘIROZENÍ NEPŘÁTELE	4
1.5. PŘEZIMOVÁNÍ A DIAPAUZA	5
1.6. POPULAČNÍ DYNAMIKA	6
1.7. KLIMATICKÁ ZMĚNA	8
1.8. OCHRANNÁ OPATŘENÍ PROTI LÝKOŽROUTU SMRKOVÉMU	8
2. CÍLE PRÁCE	10
3. MATERIÁL A METODY	11
3.1. LOKALITY	11
3.2. TEPLOTNÍ MĚŘENÍ	11
3.3. POPULAČNÍ DYNAMIKA NA SLEDOVANÝCH LOKALITÁCH	12
3.4. SESTERSKÁ PŘEROJENÍ	12
3.5. NAČASOVÁNÍ VÝLETU PRVNÍ DCEŘINÉ GENERACE	15
3.6. PRŮBĚH IMAGINÁLNÍ DIAPAUZY A PŘIPRAVENOST K ROJENÍ	15
3.7. STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ VÝSLEDKŮ	16
4. VÝSLEDKY	18
4.1. POPULAČNÍ DYNAMIKA NA SLEDOVANÝCH LOKALITÁCH	18
4.1.1. <i>Vegetační sezóna 2010</i>	18
4.1.2. <i>Vegetační sezóna 2011</i>	21
4.2. SESTERSKÁ PŘEROJENÍ	24
4.3. NAČASOVÁNÍ VÝLETU PRVNÍ DCEŘINÉ GENERACE	27
4.4. PRŮBĚH IMAGINÁLNÍ DIAPAUZY A PŘIPRAVENOST K ROJENÍ	34
5. DISKUZE	41
5.1. POPULAČNÍ DYNAMIKA NA SLEDOVANÝCH LOKALITÁCH	41
5.2. SESTERSKÁ PŘEROJENÍ	42
5.3. NAČASOVÁNÍ VÝLETU PRVNÍ DCEŘINÉ GENERACE	43
5.4. PRŮBĚH IMAGINÁLNÍ DIAPAUZY A PŘIPRAVENOSTI K ROJENÍ	44
6. ZÁVĚR	45
7. POUŽITÁ LITERATURA	46

1. Úvod

1.1. Lýkožrout smrkový

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* (L.)) je středně velkým zástupcem čeledi nosatcovitých (Curculionidae), podčeledi kůrovcovitých (Scolytidae). Rod *Ips* u nás zahrnuje celkem 6 druhů, z tohoto počtu ještě dva druhy (lýkožrout menší (*I. amitinus*) a lýkožrout severský (*I. duplicatus*) prodělávají vývoj na smrku, často společně s l. smrkovým (Zahradník and Knížek, 2007).

L. smrkový patří mezi ekonomicky nejvýznamnější škůdce přirozených i hospodářských smrkových porostů v Evropě a Asii. Je tzv. sekundárním škůdcem, napadá tedy především oslabené a vyvrácené stromy, začíná tím jejich rozklad a napomáhá koloběhu živin, dynamice lesního ekosystému a udržení biodiverzity (Wermelinger, 2004). Původně byl druhem horských smrčín, ale s vysazováním smrkových monokultur se začal postupně šířit i do nižších poloh. Nejčastěji se vyskytuje na smrkových porostech starších 60-ti let, přičemž v základním stavu (viz. Odd. 1.6.) preferuje suchem oslabené stromy na osluněných porostních stěnách. Dosáhne-li populace stavu kalamitního, kdy oslabených stromů vhodných pro vývoj je nedostatek napadají lýkožrouti i porosty nižší věkové struktury (Zahradník and Knížek 2007).

Vývoj obvykle probíhá na smrku ztepilém (*Picea abies* (Karst.)), výjimečně byl zaznamenán i na modřínu opadavém (*Larix decidua* (Miller)) a velmi vzácně na borovici lesní (*Pinus sylvestris* (L.)) (Zahradník and Knížek 2007).

1.2. Morfologie

Lýkožrout smrkový patří mezi hmyz s proměnou dokonalou. Dospělý a pohlavně zralý jedinec je dlouhý 4,8 - 5,5 mm, hnědočerný lesklý, široký 1,9 mm. Bezprostředně po imaginální ekdysi jsou brouci bílí, postupně žloutnou a tmavnou. Celé tělo mají lýkožrouti pokryté žlutavými chloupky (Skuhravý, 2002). Vajíčka jsou oválného tvaru, bílá a lesklá, jejich velikost se pohybuje od 0,6 do 1 mm (Zumr, 1995). Larvy jsou beznohé, přičemž s výjimkou hnědě sklerotizované hlavové kapsule a prosvítajícího, potravou naplněného střeva, převládá bělavé zbarvení. Čerstvě vylíhnuté larvy jsou přibližně 1 mm dlouhé a než dokončí vývoj, procházejí třemi larválními instary. Dospělé larvy před kuklením měří 5 -

7 mm. Kukla je rovněž bělavá, 5 - 6 mm velká. Jsou na ní patrné základy končetin, krovek a dalších struktur, které můžeme pozorovat i na dospělých.

1.3. Životní cyklus

Přezimující lýkožrouti začínají vyletovat ve středních a nižších polohách na přelomu dubna a května, v horských oblastech někdy až o měsíc později v závislosti na průběhu teplot a nadmořské výšce. Vlivem synchronizace vývoje během diapauzy a postdiapauzní kviescence je jarní nálet hromadný a zpravidla k němu dochází v jedné masivní vlně. Teplota během rojení je obvykle kolem 18 - 20° C (Skuhravý, 2002). Spodní teplotní hranice letové aktivity je 16,5° C a optimální teplota se pohybuje mezi 22 °C a 26 °C (Wermelinger, 2004, Baier, 2007). Lýkožrout smrkový je polygammí druh (jeden samec se páří s několika samičkami), přičemž samice při rojení následují samce. Ti v první fázi náletu vyhledají vhodný strom, zavrtají se do kůry a vyhloubí snubní komůrku, do níž tzv. agregačními feromony lákají samičky (Zumr, 1985, Skuhravý, 2002). Agregační feromony působí zároveň i na další samce, což vede ke znásobení počtu atakujících brouků a ve výsledku k zahubení hostitelského stromu. Jeden samec se páří většinou se dvěma až třemi samičkami. Po páření samice hloubí matečné chodby rovnoběžné s osou kmene, po jejichž stranách kladou 60 - 80 vajíček. Vysoká hustota požerků a související vnitrodruhová kompetice ovlivňuje významně chování kladoucích samic. Při vyšší hustotě napadení jsou mateřské chodby kratší a nižší je i počet nakladených vajíček. Tvorba mateřské chodby a kladení vajíček trvá 7 - 10 dnů (Skuhravý, 2002). Z vajíček se líhnou larvy, které vytvářejí postranní chodby. Ty jsou umístěny horizontálně (kolmo na osu kmene) a bývají od sebe vzdáleny 2 - 10 mm. Jak larvy rostou, chodby se rozšiřují a na jejich konci larva třetího instaru vyhlodá kukelní komůrku. Celkový vývoj jedné generace trvá 6 - 10 týdnů. Doba larválního vývoje a období kukly silně závisí na teplotních podmínkách. Vajíčko, larva a kukla se vyvíjejí v rozmezí teplot 15 °C - 30 °C. V těchto teplotách je průměrná délka vývoje vajíčka 3 - 12 dní, larvy 11 - 30 dní a stádium kukly trvá 2 - 11 dní (Wermelinger and Seifert, 1998). Poměr pohlaví potomků závisí na fázi gradace. Na počátku převažují samice, na konci je poměr pohlaví 1:1 (Wermelinger, 2004).

Letní rojení probíhá od poloviny června do počátku srpna. Je závislé na ukončení vývoje prvního pokolení. To je velmi nestejně, v nižších polohách a na jihovýchodních, jižních a jihozápadních expozicích se objevují dospělí brouci v polovině

července. Na severních stránkách a ve vyšších polohách je dokončen vývoj koncem července a v horských porostech ještě mnohem později. Letní rojení je proto v porovnání s jarním méně výrazné a rozptýlené.

U lýkožrouta smrkového, stejně jako u mnoha jiných druhů kůrovců, se vyskytuje fenomén známý jako sesterské rojení. To bylo pozorováno u všech generací a následuje s odstupem 2 - 3 týdnů po základním rojení. Při sesterském přerojení dochází k přeletu samic na stejný nebo zcela jiný strom, kde po regeneračním žíru, který je spojený s ovariaálním cyklem kladoucích samic, pokračují v kladení vajíček (Zumr, 1995). Vývin sesterských a normálních pokolení se obvykle částečně překrývá. Početnost a síla sesterského rojení odvozeného od jarního rojení závisí na teplotě v jarních měsících. V letech s chladným a deštivým začátkem května se opozdí počátek jarního rojení. Pokud nepříznivé počasí pokračuje i během června, odpovídajícím způsobem se opozdí i první sesterské rojení, které proběhne až v první polovině července. V těchto letech k druhému sesterskému rojení nedochází, protože by období tohoto rojení teoreticky spadalo až na konec srpna či počátek září, kdy již (mimo jiné) nebyvají dostatečně vhodné podmínky pro let. Naopak v letech s teplým a suchým koncem dubna a počátkem května, nastává jarní rojení již v polovině května a v případě teplého a suchého června dochází k sesterskému přerojení na počátku června. V těchto letech dochází ještě ke druhému sesterskému rojení na konci července a v srpnu. Počet sesterských rojení se mění i se stoupající nadmořskou výškou. Přes 60 % samic zakládá první sesterské pokolení a 20 - 35 % samic zakládá druhé sesterské pokolení (Martínek, 1961). Důvodem sesterského přerojení je pravděpodobně hledání nového materiálu ke kladení vajec a k regeneračnímu žíru. To zahrnuje ale také riziko uhynutí dříve, než přeletující samice naleznou nové vhodné místo. Kirkendall (1983) navrhl tři hypotézy, proč k sesterskému přerojení dochází:

1) „Hypotéza úpadku“ - kladoucí samice se musí vypořádat s nedostatkem živin a přerojení jim dá prostor k nalezení nového hostitelského stromu a doplnění zásob.

2) „Hypotéza zelenějších pastvin“ - rizika smrti během přerojení jsou vyvážena výhodou kladení a následného vývoje potomstva v čerstvém materiálu.

3) „Hypotéza přeplněnosti“ - noví potomci jsou ohroženi staršími larvami (vnitrodruhovým kanibalismem), proto dochází k přerojení.

Podle studie Anderbranta a Lofquista (1988), kteří provedli laboratorní experimenty zaměřené na sesterské přerojení, se samice ve výřezích s vysokou populační hustotou přerójily dříve než samice ve výřezích s hustotou nízkou. Po přerojení umožnili jedné třetině samic opakované páření se samci, avšak počet nakladených vajíček byl stejný u obou skupin.

Dále zjistili že, hmotnost samic není korelována s počtem vajíček před ani po přerojení, velikost první snůšky nemá vliv na velikost druhé snůšky a obě snůšky mají zhruba stejný počet vajíček (Anderbrant and Lofquist, 1988). Vedle lýkožrouta smrkového a lýkožrouta menšího (*Ips amitinus*) zakládá u nás sesterské pokolení i lýkožrout lesklý (*Pityogenes chalcographus* (L.)) a dřevokaz čárkovaný (*Trypodendron lineatum*) (Martínek, 1961).

1.4. Přirození nepřátelé

K přirozeným nepřátelům lýkožrouta smrkového, kteří se mohou významně podílet na snižování jeho populační hustoty, patří dravci živící se larvami a kuklami lýkožroutů a parazitoidé, kteří se vyvíjejí buď uvnitř těla larev, kukel a dospělců, nebo mimo tělo hostitele (Skuhravý, 2002).

Přirození nepřátelé lýkožrouta jsou nejčastěji draví brouci z čeledi Cleridae, mouchy z čeledi Dolichopodidae a také parazitické vosičky z čeledí Pteromalidae a Braconidae. Druhové spektrum přirozených nepřátel závisí na hostitelské dřevině a struktuře kůry. Populační dynamika hmyzích nepřátel kopíruje s jistým zpožděním populační dynamiku lýkožroutů (Wermelinger, 2002). Ve Švédsku, v oblasti přemnožení kůrovce, byl poměr pestrokrovečníka mravenčího (*Thanasimus formicarius* (L.)) k lýkožroutu smrkovému desetkrát větší než v oblasti, kde kůrovec nebyl přemnožen (Weslien, 1994). Podobně v neobhospodařovaném smrkovém lese bylo po náletu lýkožrouta pozorováno dvakrát až třikrát více predátorů než v obhospodařovaném porostu s lýkožrouty ve stavu latence (Weslien a Schroeder, 1999).

Dopad antagonistů na kůrovce záleží na jejich populační hustotě a nenasatnosti. Například každá larva pestrokrovečníka mravenčího zkonsumuje během svého života zhruba 50 larev lýkožrouta a dospělý brouk až 100 dospělců. Mezi nejdůležitější predátory larev lýkožroutů patří dravé mouchy rodu *Medetera*, přestože jedna muší larva zabije pouze 5 - 10 larev kůrovčích. Nízký počet zahubených lýkožroutů je u tohoto druhu kompenzován jejich četností (Wermelinger, 2004).

Úmrtnost způsobená predátory a parazitoidy se dle švýcarské studie zvýšila z 55 % na 82 % během dvou let trvající gradace. Zatímco predátoři byli hlavní příčinou mortality v roce prvním, v roce druhém byli hlavní příčinou parazitoidi (Wermelinger, 2002). Na druhou stranu ve studii Komonena et al. (2011) ve Švédsku v přírodní rezervaci Osaby, kde bouře v roce 2005 zničila více než 10 000 m³ smrku ztepilého, neměli přirození nepřátelé

statisticky průkazný vliv na populační hustotu a reprodukční úspěšnost lýkožrouta smrkového. Jejich populační hustota byla ovšem vyšší ve stojících než ve vyvrácených stromech (Komonen et al., 2011).

Na lýkožroutovi cizopasí i některé entomopatogenní houby, především rodu *Beauveria* (Zahradník and Knížek, 2007). Druh *Beauveria bassiana* je dobře probádaný a přirozeně se vyskytující patogen nejen kůrovců, ale i dalších druhů hmyzu. Opakovaně se objevila snaha využívat entomopatogenní vlastnosti této houby v biologické ochraně proti lýkožroutovi smrkovému. K dosažení potřebné účinnosti je však třeba zajistit vysoké koncentrace spór ve vhodnou dobu, zároveň s vysokou teplotou a vzdušnou vlhkostí (Kreutz et al., 2004), což představuje zároveň i hlavní limitace využití této metody v terénu. Objevuje se také predace ptáky, např. šplhavci (Zahradník and Knížek, 2007). Z nich je nejdůležitějším predátorem datlík tříprstý (*Picooides tridactylus*), jehož početní stavy reagují na přemnožení kůrovce. Strava dospělého jedince se skládá především z pavouků, larev tesaříků a kůrovců (Pechacek and Kristin, 2004).

1.5. Přezimování a diapauza

Lýkožrouti přezimují nejčastěji pod kůrou na místě vývinu. Přezimovat mohou všechna vývojová stádia s výjimkou vajíčka, avšak vzhledem k jejich nízké chladové odolnosti se s přezimujícími larvami a kuklami setkáváme jen zřídka. Pokud je lýko na konci vegetační sezóny příliš narušeno žírem, vyhledávají dospělci vhodnější úkryt pod kůrou stromů v bezprostředním okolí (Zumr, 1995). Menší část populace přezimuje v hrabance kolem smrkových souší, zpravidla do vzdálenosti 3 m, u ležících souší do vzdálenosti 1 m, se zvětšující se vzdáleností od kmene počet imág klesá. Pod kůrou napadených smrků přezimuje asi 90 % potomstva lýkožrouta a 2 - 6 % v hrabance pod stojícím nebo ležícím napadeným smrkem (Zumr, 1982).

Lýkožrout smrkový přežívá nepříznivé zimní období ve stavu imaginální diapauzy. Signálem pro její započítí je teplota a fotoperioda, přičemž kritická délka dne spouštějící přechod do diapauzy je 14,7 hodiny, což v přírodě odpovídá zhruba polovině srpna (Doležal a Sehnal, 2007). Během diapauzy dochází ke změnám na všech úrovních, od chování jedince až po genovou expresi. Výrazné je především snížení úrovně metabolismu, redukce létací svaloviny a zastavení reprodukce. Největší intenzity diapauzy je dosaženo od poloviny října do konce listopadu, v prosinci dochází k jejímu ukončení a přezimující dospělci se

nadále nacházejí ve stavu tzv. postdiapauzní kviescence. Pro tento stav je charakteristické, že brouci přestávají reagovat na délku dne a primárním faktorem, který je určující pro načasování obnovení aktivního vývoje, je teplota (Doležal and Sehnal, 2007).

1.6. Populační dynamika

Po nalezení vhodného hostitelského stromu začnou samci vyhledávat snubní komůrku a produkovat agregační feromony, které účinkují na obě pohlaví. Po spáření samice začnou tvořit mateřské chodby a klást vajíčka až poté, co byl překonán obranný systém stromu. Obranné systémy stromu mohou v případě nízkého stupně napadení zabít většinu naletujících lýkožroutů, nebo minimálně zpomalit průběh náletu při náletu hustším. Toto pravděpodobně snižuje průměrný reprodukční úspěch prvních naletujících brouků, ve srovnání s těmi, kteří přiletí později (Kausrud et al., 2012). Brouci rovněž přenášejí mnoho druhů hub, které jsou účinným patogenem smrků. S počtem brouků, kteří živý strom napadnou, stoupá šance, že překonají jeho obranné mechanismy, zabijí ho a budou se v něm moci úspěšně množit. Je-li strom kolonizovaný větším množstvím lýkožroutů, nově přiletující brouci se nezavrtávají náhodně. Larvy se nejsou schopné vyhnout oblastem intenzivního žíru a přílišná blízkost mateřských chodeb vede k intraspecifickému kanibalismu a následně menšímu počtu potomků, kteří úspěšně dokončí vývoj do dospělce. Tito brouci navíc dosahují menších tělesných rozměrů a rovněž množství energetických rezerv v tukovém tělese (Kausrud et al., 2012). Dle studie Sallého et al. (2005) byla maximální hustota 2 - 2,5 mateřských chodeb na decimetr čtvereční lýka. Při překročení této hustoty došlo k poklesu průměrného počtu potomků na mateřskou chodbu z 12 na 6,3.

Populační hustota lýkožrouta je regulována mnoha zpětnými vazbami. Brouci si k náletu primárně vybírají již dříve kolonizovaný strom a to až do doby, než vysoká populační hustota vyrovná rizika spojená s překonáním obranných mechanismů při napadení zdravého stojícího stromu. Napadení již osídleného stromu znamená vyšší riziko kompetice a predace v závislosti na fázi kolonizace. Toto vysvětluje, proč ležící stromy po vichřici bývají napadeny jako první a proč fungují jako jádra („kůrovcové líhně“) pro gradaci kůrovce. Vysoké nároky na napadení zdravého stojícího stromu znamenají, že tyto stromy by měly být napadeny pouze tehdy, jsou-li zdroje mrtvého dřeva saturovány. Brouci vyletující z přeplněných mrtvých stromů jsou menší, mají méně tukových zásob a je pravděpodobnější,

že zaútočí na stromy v bezprostředním okolí (Kausrud et al., 2012). Zhruba 65 % nových infestací se nachází v okruhu 100 až 500 m od původního ohniska (Kautz et al., 2011).

Jako hranice epidemického stavu populace lýkožrouta označujeme takové množství lýkožroutů, které po opuštění původního hostitelského stromu zahubí alespoň jeden živý strom. Nižší počet vyletujících jedinců vede k menšímu počtu zahubených stromů a takový stav je pak označován jako endemický. Přechod z endemického do epidemického stavu závisí na distribuci zdrojů a hustotě a obranyschopnosti stromů (Kausrud et al., 2012). V České republice je stav populace lýkožrouta posuzován dle státní normy 48 100. Ta rozděluje stav populace do tří skupin:

1) Základní stav - je takový početní stav lýkožroutů, kdy objem kůrovcového dříví nepřesáhl 1 m^3 na 5 ha smrkových porostů, a nedošlo k vytvoření ohnisek výskytu lýkožrouta.

2) Zvýšený stav - je takový početní stav, kdy objem kůrovcového dříví přesáhl v průměru 1 m^3 na 5 ha smrkových porostů, a došlo k vytvoření ohnisek. Tento stav upozorňuje na možnost přemnožení kůrovců.

3) Kalamitní stav - je takový početní stav, který způsobuje rozsáhlá napadení lesních porostů na stěnách a případně i vznik rozsevů uvnitř porostů.

Při epidemii je relativní počet nových napadení v menší vzdálenosti než při endemickém stavu. Riziko napadení stromu se navíc snižuje se zvyšující se vzdáleností. Ve stometrové vzdálenosti je riziko napadení stromu větší než ve 200 m a více, a to bez ohledu na to, zda je populace přemnožena či nikoli. Rojící se brouci při gradaci mají málo energetických rezerv v adipocytech tukového tělesa, z čehož vyplývá jejich omezená disperzní schopnost. Výsledkem jsou nová napadení v bezprostřední blízkosti. Tito brouci jsou rovněž méně nároční na kvalitu lýka hostitelského stromu, a napadají tedy stromy, které by v endemickém stavu populace byly neatraktivní. Na druhé straně umožňuje vysoká četnost i napadení zcela zdravých smrků a překonání jejich obranných mechanismů. Z výše uvedeného je zřejmé, že spektrum hostitelských stromů při přemnožení je značně rozšířené.

Při vzniku nových infestací hraje zásadní roli schopnost aktivní disperse. Jsou-li v dostatečné blízkosti od místa rojení vhodné hostitelské stromy, brouci se šíří pouze na malé vzdálenosti a dosáhnou tím dostatečného počtu pro úspěšné překonání obrany stromu. Pokud se ale brouci šíří na velké vzdálenosti, zůstanou pod hranicí, při které jsou schopni úspěšně kolonizovat strom (Kautz et al., 2011). Mezi faktory, které zvyšují pravděpodobnost přemnožení, patří velké množství nezpracovaného kůrovcového dřeva, migrace brouků z jiných lokalit, teplota (rychlost vývoje), letová aktivita a počet generací. Dalšími

významnými faktory je oslabení stromů abiotickými činiteli, především suchem a vichřicemi. Záleží také na typu porostu, smrky rostoucí ve smíšeném a hustě zapojeném lese jsou více odolné vůči napadení a zpravidla se v nich vyskytuje i více přirozených nepřátel lýkožroutů (Kausrud et al., 2012). Nejpravděpodobnější příčinou ukončení gradace je počasí, například chladná a dlouhá zima následovaná deštivým jarem, které posílí stromy po období sucha. Často dojde i k vyčerpání veškerých dostupných zdrojů potravy. Nezřídka byl na malých plochách pozorován i významný vliv přirozených nepřátel (Kausrud et al., 2011).

1.7. Klimatická změna

Zvyšování průměrných ročních teplot, častější výskyt bouřek, vichřic a klesající množství srážek v posledních několika dekádách může ovlivňovat populační dynamiku lýkožrouta smrkového přímo i nepřímo. Děje se tak jednak přes sníženou obranyschopnost stromů, vyšší pravděpodobnost vzniku polomů, časnější počátek jarního rojení, vyšší rychlost vývoje generací i změnami četnosti přirozených nepřátel.

Počet generací závisí na teplotě a nadmořské výšce, skandinávské populace a populace z nadmořských výšek nad 800 m n. m. jsou monovoltinní, středoevropské populace nižších a středních poloh jsou bivoltinní a v nížinách se za příhodných teplot mohou vyvinout i tři úplné generace (Kausrud et al., 2012). V posledních letech vysoké teploty provázené obdobím sucha zvýšily rychlost vývoje. Například Faccoli (2009) ve studii z jihovýchodních italských Alp uvádí v letech 1996 - 2005 posun jarního rojení již na začátek května a také posun letního rojení z poloviny července do poloviny června. Přes tento posun nepozoroval výskyt třetí generace brouků na podzim, i když druhá generace pravděpodobně dokončila vývoj již na konci července. Možným vysvětlením je právě vstup do imaginální (reprodukční) diapauzy, navozený zkracující se fotoperiodou (Faccoli, 2009).

1.8. Ochranná opatření proti lýkožroutu smrkovému

Prostředky ochrany lesa a monitoringu stavu lýkožrouta smrkového lze rozdělit na preventivní a obranná opatření.

Základem preventivních opatření je vyhledávání, označování a včasné zpracování stromů napadených kůrovcem ještě před dokončením vývoje a včasné zpracování veškerého materiálu vhodného pro jeho namnožení.

Mezi obranná opatření patří požívání feromonových lapačů, lapáků a otrávených lapáků.

Feromonové lapače jsou pasti navnazené feromony sloužící k odchytu kůrovců. Máme dva typy, nárazové a přistávací, díky své nízké účinnosti se však přistávací lapače již téměř nepoužívají. V lapačích se používají feromonové odparníky různých typů, které se dle instrukce výrobce vyvěšují minimálně 14 dní před předpokládaným začátkem rojení.

Lapáky jsou pokácené odvětvené smrky, přikryté odřezanými větvemi. Lapáky I. série slouží k zachycení brouků jarního rojení a připravují se nejpozději v březnu. Jsou umístěny na okraji porostů, dvě třetiny na slunci a jedna třetina v polostínu. Lapáky II. a následujících sérií slouží k odchycení brouků dalších generací a zachycení sesterských přeletů a pokládají se minimálně týden před asanací předešlé série.

Otrávené lapáky jsou skácené odvětvené smrky nebo jejich části, ošetřené insekticidem po celém povrchu. Mohou být pro zvýšení atraktivity navnazeny feromonovým odparníkem.

Otrávené lapáky - trojnožky jsou čerstvé výřezy minimálně 1,5 m dlouhé, ošetřené insekticidem, sestavené do trojnožek a s feromonovým odparníkem umístěným pod vrcholem. Otrávené lapáky se používají pouze k obraně, nikoliv k monitoringu (Zahradník, 2004).

2. Cíle práce

- 1) Sledovat populační dynamiku na vybraných lokalitách na Šumavě.
- 2) Zaměřit se na tzv. sesterská přerojení.
- 3) S využitím válcových fotoeklektorů sledovat rychlost vývoje první dceřiné generace.
- 4) U přezimujících lýkožroutů sledovat průběh imaginální diapauzy a připravenosti k rojení.

3. Materiál a Metody

3.1. Lokality

Terénní část experimentu probíhala v letech 2010 a 2011 na třech lokalitách lišících se nadmořskou výškou - Kubova Hut' (1100 m n.m.; 48°58' N, 13°46' E), Škarez (800 m n.m.) a Hradiště (600 m n.m.). Lokality byly ve spolupráci s Lesním závodem Boubín vybrány tak, aby splňovaly následující parametry:

- 1) Jižně orientovaný sklon svahu
- 2) Průměrné stáří porostu 80 let
- 3) Stupeň zakmenění 8
- 4) Na každé lokalitě výskyt zapojeného porostu i porostní stěny
- 5) Přímo na lokalitě nebo v jejím okolí populace lýkožrouta smrkového ve fázi gradace

Na všech lokalitách byly každoročně instalovány monitorační feromonové lapače typu Theysohn (Theysohn Kunststoff GmbH, Salzgitter, Německo) s odparníky FeSex Typo (Ubik Karel, Praha, Česká republika). Odparníky byly v souladu s instrukcí výrobce měněny v intervalu 8 týdnů. Dále byly na všech lokalitách v průběhu března až dubna (v závislosti na nadmořské výšce) káceny stromové lapáky první série dle ČSN 48 1000, další série byly přikacovány dle potřeby poté, co v původních lapácích dosáhli lýkožrouti stádia larvy druhého až třetího instaru.

3.2. Teplotní měření

Na všech lokalitách byla měřena teplota vzduchu na slunci a ve stínu s pomocí dataloggerů Cometter (Comet Systems s.r.o., Rožnov pod Radhoštěm, Česká republika). Měření probíhala v půlhodinových intervalech a pro výpočty prahů letové aktivity byl z naměřených hodnot vypočten tzv. pravý teplotní průměr, který je aritmetickým průměrem naměřených hodnot.

3.3. Populační dynamika na sledovaných lokalitách

Pro hrubý monitoring populační dynamiky lýkožrouta smrkového byly využity feromonové lapače Theysohn (viz. 3.1.). Počet odchycených dospělců byl zaznamenáván s pomocí kalibrované odměrky v týdenních intervalech, přičemž pokud dosahovaly teploty delší dobu příznivých hodnot, interval sledování byl zkrácen na tři dny. Na lokalitách Hradiště a Kubova Huť a do jejich bezprostředního okolí bylo v roce 2010 a 2011 instalováno 10 kusů feromonových lapačů, na lokalitě Škarez to bylo v roce 2010 5 kusů a v roce 2011 pouze 1 feromonový lapač. Ze záznamů byl vypočten průměrný počet odchycených lýkožroutů a směrodatná odchylka a tyto hodnoty vyneseny do spojnicového grafu v programu Microsoft Excel (Microsoft Corporation, Washington, USA).

Nálet do lapáků byl sledován v týdenních intervalech. Na všech lapácích byly vyznačeny dva 1 m dlouhé úseky ve spodní, střední a svrchní části kmene. Na těchto úsecích byly barevnými spreji označovány čerstvé závrtvy a jejich počet vždy zaznamenán.

3.4. Sesterská přerojení

Na jaře 2011 byly na všech sledovaných lokalitách pokáceny stromové lapáky. Po začátku jarního rojení lýkožrouta smrkového a nalétnutí lapáků z nich byly na všech lokalitách připraveny výřezy o délce 50 - 60 cm vždy v počtu 12 výřezů na lokalitu. Výřezy byly zvoleny tak, aby jejich tloušťka, hustota napadení a stav lýka byly pokud možno stejné na všech lokalitách. Na každou lokalitu byly zároveň instalovány dvě klece tak, že jedna se nacházela na osluněném místě (**Obr. 1**) na okraji porostu a druhá uvnitř porostu ve stínu (**Obr. 2**). Rozměry klecí byly 1 x 1 x 1 m, podstava tvořena voděodolnou OSB deskou, stěny kryté okenním pletivem proti hmyzu z polypropylenu a nosná konstrukce vyrobená ze střešních latí 5 x 4 cm. Aby nedocházelo k úniku pokusných jedinců spodní spárou mezi latí a OSB deskou, byl mezi ně při montáži nanesen silikonový tmel. Aby bylo možné pravidelně vkládat čerstvé výřezy a napadené výřezy odvážet k rozboru, svrchní část klece byla odklápěcí a uzavíratelná přitahovacími sponami, které zajistily dosednutí víka klece na konstrukci pláště v celé ploše. Mezi víkem a konstrukcí pláště bylo nalepeno dvojitě okenní těsnění, bránící úniku lýkožroutů z klece (**Obr. 2**).

Do každé klece bylo umístěno 6 napadených výřezů a šest výřezů čerstvých (opět o délce 60 cm). V týdenních intervalech pak bylo sledováno přeletování lýkožroutů

z původních do čerstvých výřezů a závrtů značeny barevnými křídami a spreji, aby bylo možné určit termín přerojení. Poté, co vývoj dceřiné generace ve starších výřezech dosáhl stádia larvy posledního instaru, případně kukly, byly tyto výřezy odvezeny do Českých Budějovic a rozebrány. Zároveň byla do klecí vložena další série čerstvých výřezů. Celkem byly takto instalovány tři série čerstvých výřezů, což spolu s původními napadenými výřezy z lapáků první série představuje 144 výřezů o délce 50 - 60 cm a průměru zpravidla 20 - 30 cm.

Při rozboru byly sledovány následující parametry:

- 1) Obvod výřezu na svrchní a spodní části, délka výřezu (celková plocha lýka výřezu)
- 2) Počet závrtů (dle barvy bylo možné určit stáří požerku, ke kterému závrt patřil)
- 3) Délka chodeb úživného žíru
- 4) Délka matečných chodeb (pokud bylo možné přiřadit úživný žír k následující matečné chodbě, byla tato skutečnost zohledněna při statistickém vyhodnocení)
- 5) Počet matečných chodeb
- 6) Počet nakladených vajíček
- 7) Počet larev, které se z vajíček vylíhly
- 8) Počet larev, které dosáhly stádia posledního instaru/kukly

Z výřezu byli rovněž vybráni všichni rodičovští brouci (pokud se v něm ještě nějakí nacházeli) a buď pitváni bezprostředně po rozboru výřezů, nebo zamraženi pro pozdější zpracování. Cílem bylo zjistit pohlaví dospělců a u samic dokumentovat stav pohlavních orgánů, zejména se zaměřením na ovariální cykly.



Obr. 1 Klec na osluněném místě.



Obr. 2 Klec uvnitř porostu ve stínu.

3.5. Načasování výletu první dceřiné generace

Sledování probíhalo v letech 2010 a 2011. Po ukončení hlavní vlny jarního rojení byly z hustě napadených lapáků na všech sledovaných lokalitách odříznuty 1 m dlouhé výřezy. V roce 2010 celkem tři výřezy z každé lokality, v roce 2011 celkem sedm výřezů z každé lokality. Všechny zároveň byly převezeny do Českých Budějovic a umístěny do válcových fotoeklektorů. V roce 2010 byly výřezy přivezeny 8.6.2010, v roce 2011 19.5.2011. V roce 2010 byl jeden výřez z každé lokality umístěn do fotoeklektoru stojícího na přímém slunci, ve stínu a v klimatizovaném boxu v insektáriu Entomologického ústavu (20° C, fotoperioda 14:10). V roce 2011 byly tři výřezy umístěny ve fotoeklektorech na přímém slunci a ve stínu a jeden výřez z každé lokality v insektáriu. Lýkožrouti vyletující z fotoeklektorů byli vybíráni každé dva až čtyři dny, zmrazení a pohlavní orgány všech vyletujících brouků vypitvány po skončení vegetační sezóny. Vzhledem k vysokým počtům vyletujících lýkožroutů bylo, v některých variantách pokusu, pitváno vždy dvacet náhodně vybraných brouků z jednoho výřezu za daný datum výběru fotoeklektorů. Pokus byl ukončen na konci září, kdy již žádní brouci nevyletovali. Výřezy z fotoeklektorů poté byly vyjmuty, odkorněny a byli spočítáni živí a mrtví brouci. Živí brouci byli zmrazeni a později pitváni ke zjištění stavu pohlavních orgánů. U samic byl spočten počet vaječných komůrek v jednotlivých ovariolách. Bylo vypitváno vždy dvacet brouků z jednoho výřezu. V blízkosti fotoeklektorů na slunci i ve stínu byly umístěny dataloggery Commeter S 0842 (Comet Systems, Rožnov pod Radhoštěm, Česká republika), které měřily teplotu v půlhodinových intervalech. Z teplotního záznamu byl poté vypočten pravý denní teplotní průměr a z něj vypočtena suma stupňodní potřebná pro dokončení vývoje a začátek rojení dceřiné generace. Teplotní suma byla vypočtena jako součet průměrných denních teplot po odečtení prahové teploty pro vývoj dle Wermelinger a Seiferta (1998), kteří uvádějí, že pro dokončení vývoje dceřiné generace je třeba 557 stupňodní. Spodní teplotní práh pro vývoj odvodili jako 8,3 °C

3.6. Průběh imaginální diapauzy a připravenost k rojení

Poslední série lapáků z konce srpna byla rozřezána na 1 m dlouhé výřezy, které byly ponechány na sledovaných lokalitách. V měsíčních intervalech byly výřezy odváženy do

Českých Budějovic a umístěny do válcových fotoeklektorů (**Obr 3.**) v klimatizovaném boxu v insektáriu Entomologického ústavu. První výřezy byly odvezeny 30.9.2010, následující pak v termínech 3.11.2010, 6.1.2011, 9.2.2011 a 10.3.2011. Klimatizovaný box byl nastaven na konstantní teplotu 20° C a fotoperiodu 14:10 hodin (foto:skotofáze). Ve fotoeklektorech byly ponechány jeden měsíc a vyletující brouci vybírání každé dva až čtyři dny, zmražení a později pitváni ke zjištění stavu pohlavních orgánů. Vždy po jednom měsíci sledování byly výřezy odkorněny a byli spočítáni živí a mrtví brouci ve výřezu. Přeživší brouci byli zamražení a později pitváni s cílem zjistit stav pohlavních orgánů a u samic spočítat počet vaječných komůrek v jednotlivých ovariolách. Vzhledem k vysokým počtům jedinců v některých výřezech bylo vždy náhodně vybráno a vypitváno dvacet brouků z jednoho výřezu.



Obr. 3 Válcové fotoeklektory v klimatizovaném boxu v insektáriu.

3.7. Statistické zpracování výsledků

Výsledky byly vyhodnoceny v programu STATISTICA v. 7.2 (StatSoft Inc. Tulsa, OK, USA). Na vyhodnocení průběhu opouštění výřezů ve fotoeklektorech (odstavce **3.5.** a **3.6.**) byla použita metoda Survival analysis. Před vyhodnocením počtu vaječných komůrek

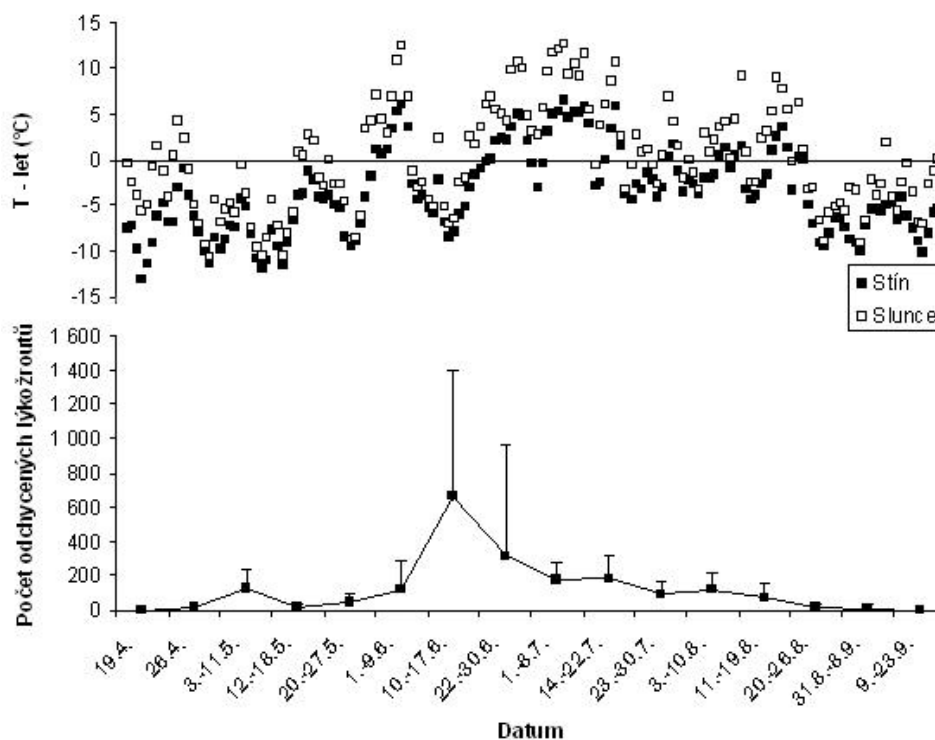
byla nejdříve otestována normalita dat t-testem a poté použita jednocestná ANOVA a post-hoc Tukey - test.

4. Výsledky

4.1. Populační dynamika na sledovaných lokalitách

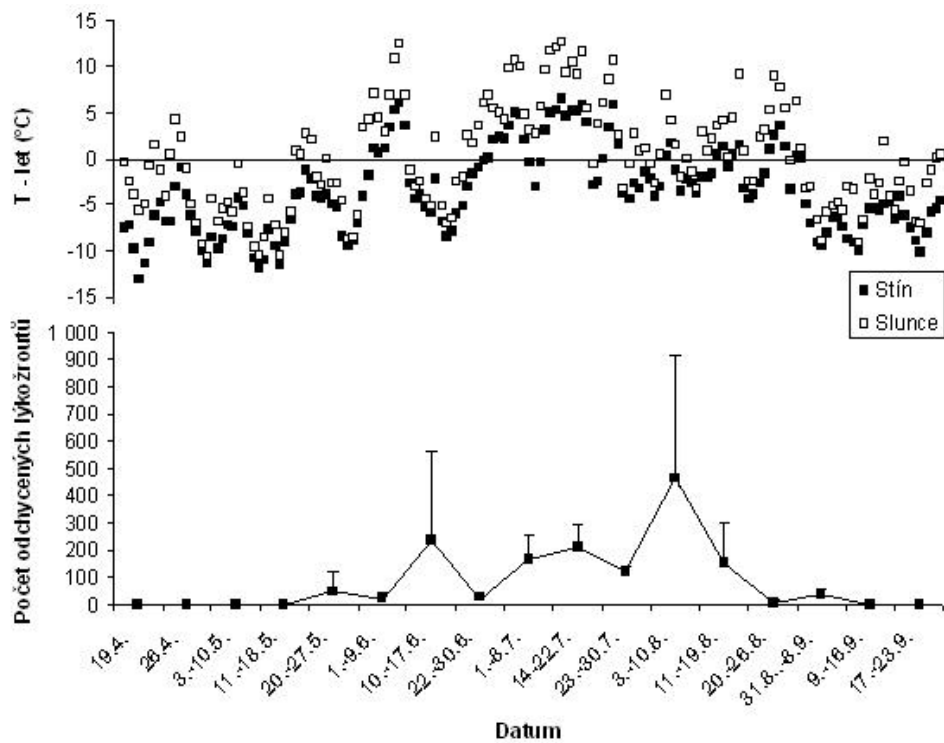
4.1.1. Vegetační sezóna 2010

V roce 2010 byli první brouci odchyceni do feromonových lapačů dne 26.4. na lokalitě Hradiště, kdy bylo průměrně v lapači až 40 lýkožroutů. Následovalo poměrně chladné a deštivé období, které trvalo přibližně měsíc (**Obr. 4** – nahoře), takže jarní rojení v plné míře vyvrcholilo až v týdnu od 10. - 17.6., kdy bylo odchyceno až 1500 dospělců na lapač. Po poměrně masivním jarním rojení následovala přibližně jeden až jeden a půl měsíce trvající přestávka, během níž do lapačů naletovaly za příhodného počasí jen nízké počty jedinců ze sesterských přerojení. Lýkožrouti první dceřiné generace s ne zcela ztmavlou kutikulou se v lapačích začali objevovat až od poloviny do konce července. Po přibližně dvou týdnech následovalo nepočtené sesterské přerojení a zcela na konci vegetační sezóny je možné odchycené jedince přiřadit k přeletům před přezimováním (**Obr. 4**).



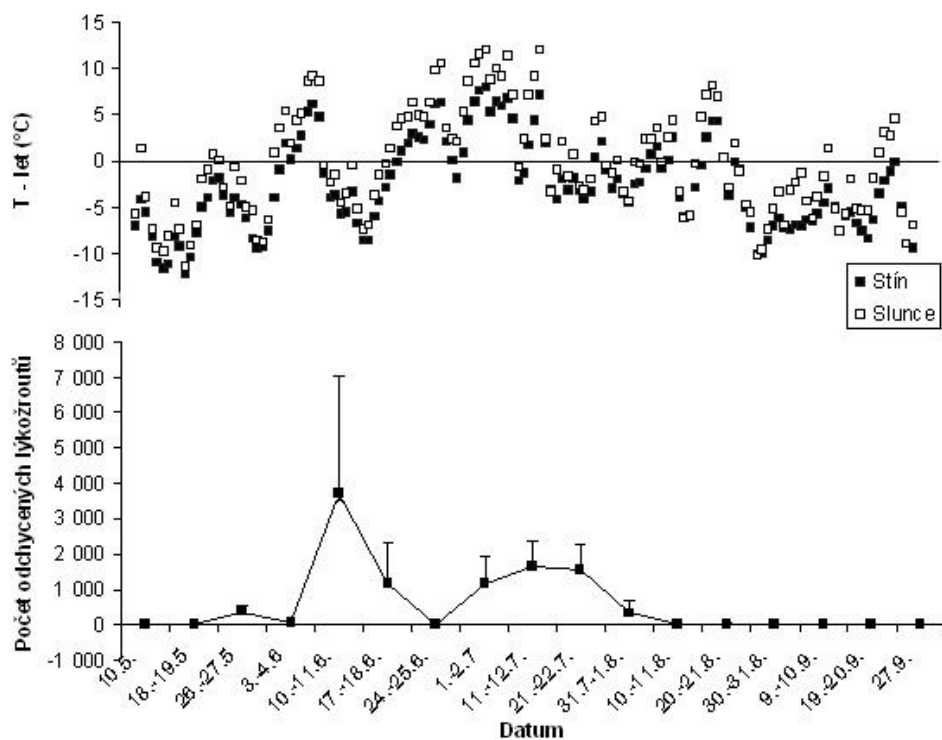
Obr. 4 - Spodní graf zachycuje průměrný počet lýkožroutů odchycených do feromonových lapačů (vždy průměr z deseti lapačů \pm SD) v roce 2010 na lokalitě Hradiště v nadmořské výšce 600 m n.m. Na svrchním grafu jsou vyneseny pravé denní teplotní průměry za sledované období, od nichž je odečtena spodní prahová teplota pro let, která činí 16,5°C. Letová aktivita lýkožrouta smrkového tedy připadala v úvahu jen ve dnech, kdy výsledná ΔT dosáhla kladných hodnot. Černé čtverce představují teplotu ve stínu, bílé pak teplotu na slunci.

Na lokalitě Škarez začali první brouci vyletovat až mezi 20. - 27.5. Jarní rojení proběhlo ve stejném období (10.6 - 17.6) jako na lokalitě Hradiště. Poté následovalo se zpožděním přibližně dva týdny sesterské přerojení a teprve na přelomu července a srpna začali do lapačů naletovat mladí brouci z prvního letního rojení. To trvalo až do 19.8 a po tomto termínu se v lapači objevovali brouci již jen sporadicky (**Obr. 5**).



Obr. 5 - Spodní graf zachycuje průměrný počet lýkožroutů odchycených do feromonových lapačů (vždy průměr pěti ± SD) v roce 2010 na lokalitě Škarez v nadmořské výšce 800 m n.m. Na svrchním grafu jsou vyneseny právě denní teplotní průměry za sledované období, od nichž je odečtena spodní prahová teplota pro let, která činí 16,5°C. Letová aktivita lýkožrouta smrkového tedy připadala v úvahu jen ve dnech, kdy výsledná ΔT dosáhla kladných hodnot. Černé čtverce představují teplotu ve stínu, bílé pak teplotu na slunci.

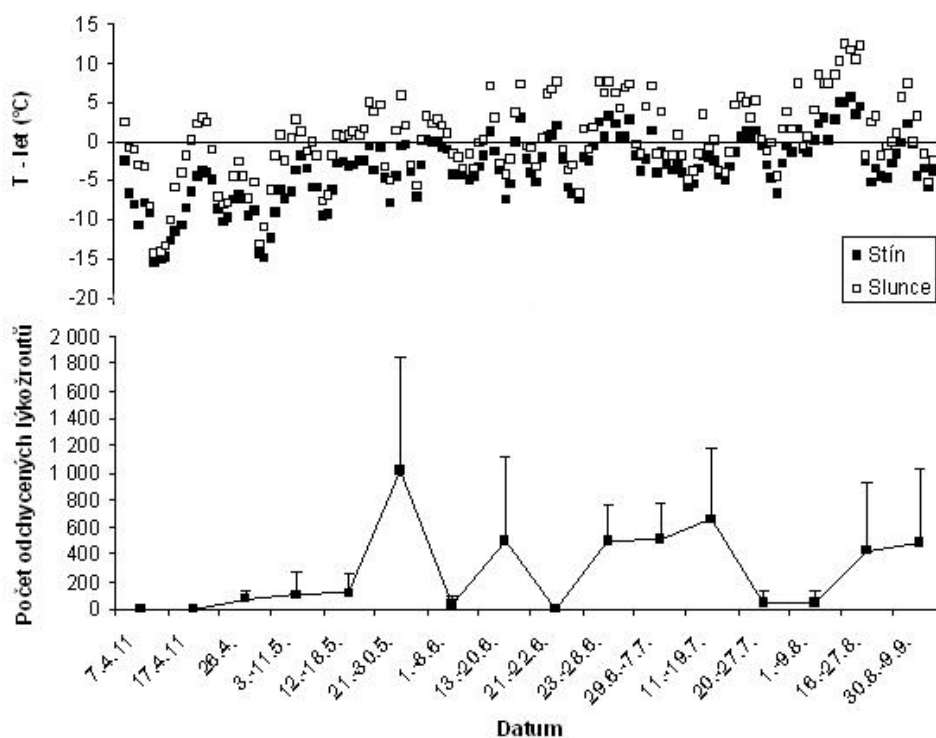
Na lokalitě Kubova Huť začali první brouci vyletovat ještě přibližně o týden později než na lokalitě Škarez, tj. 26.5. - 27.5. Vzhledem k nepříznivému průběhu jara však jarní rojení vrcholilo ve stejné dny, jako v nižších nadmořských výškách, tj. od 10. do 18.6. Následující poměrně teplý a slunečný konec června a červenec uspíšil vývoj dceřiné generace, která se vyrojila od 20.7. do 1.8. Před tímto datem bylo v lapačích možno zaznamenat nepříliš početné sesterské přelety (**Obr. 6**).



Obr. 6 - Spodní graf zachycuje průměrný počet lýkožroutů odchycených do feromonových lapačů (vždy průměr z deseti lapačů \pm SD) v roce 2010 na lokalitě Kubova Huť v nadmořské výšce 1100 m n.m. Na svrchním grafu jsou vyneseny právě denní teplotní průměry za sledované období, od nichž je odečtena spodní prahová teplota pro let, která činí 16,5°C. Letová aktivita lýkožrouta smrkového tedy připadala v úvahu jen ve dnech, kdy výsledná ΔT dosáhla kladných hodnot. Černé čtverce představují teplotu ve stínu, bílé pak teplotu na slunci.

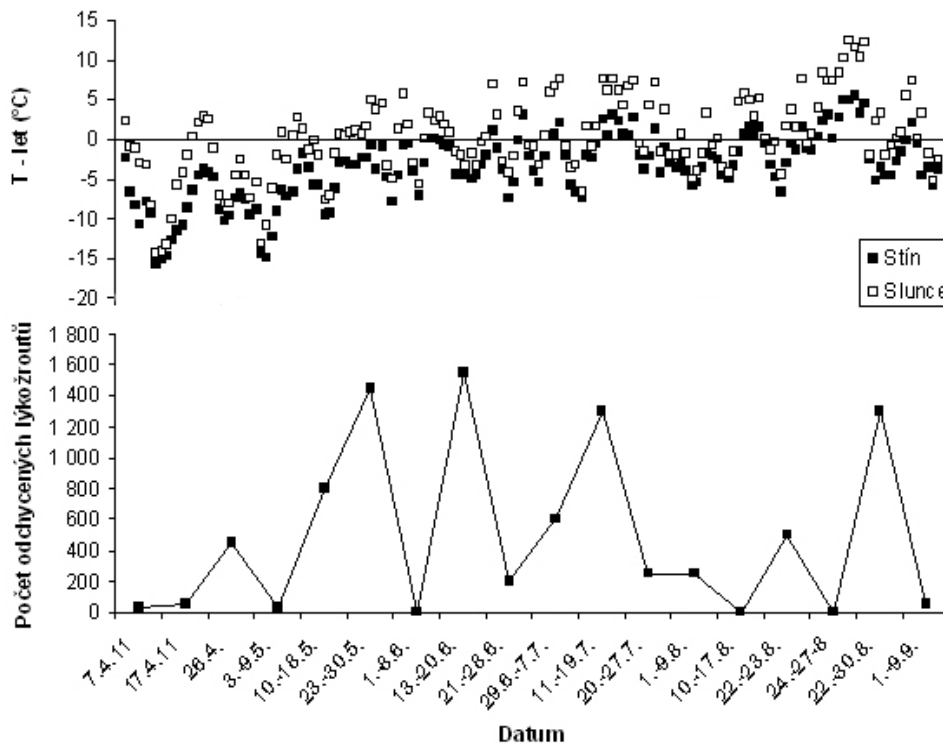
4.1.2. Vegetační sezóna 2011

V roce 2011 začali na lokalitě Hradiště první brouci vyletovat 26.4. a hlavní vrchol jarního rojení probíhal v týdnu od 21.5. do 30.5. Po dvou týdnech následovalo sesterské přerojení - 13. - 20.6. a 23.6. začalo letní rojení, ke kterému se 11.7. přidalo druhé sesterské rojení. Díky příhodným teplotním podmínkám dokončila vývoj a stačila koncem srpna vyletět i druhá dceřiná generace (**Obr. 7**).



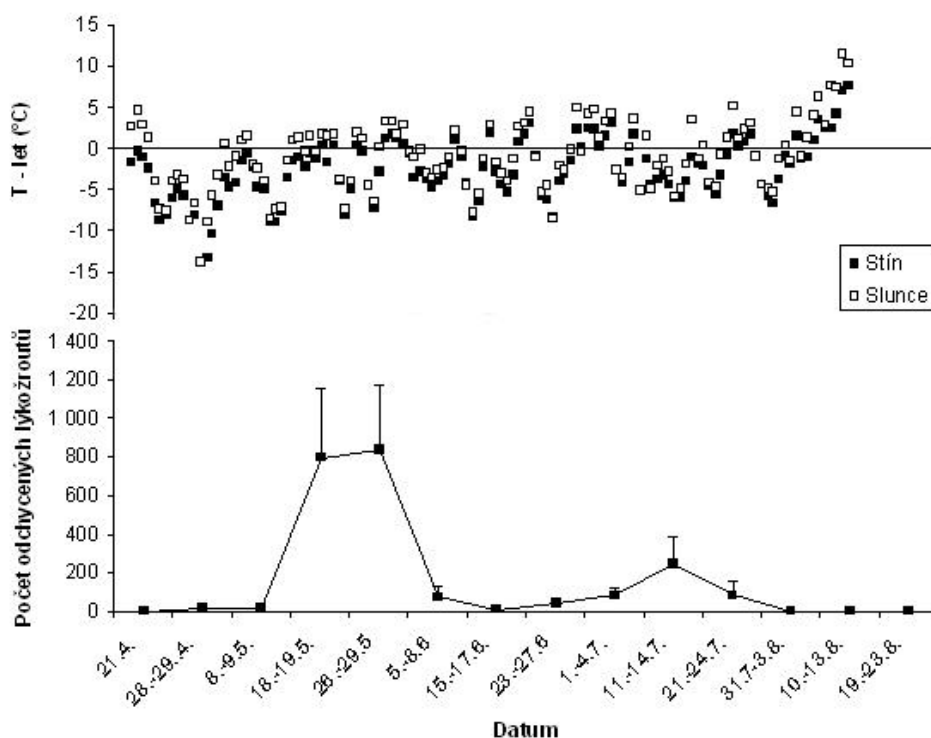
Obr. 7 - Spodní graf zachycuje průměrný počet lýkožroutů odchycených do feromonových lapačů (vždy průměr z deseti lapačů \pm SD) v roce 2011 na lokalitě Hradiště v nadmořské výšce 600 m n.m. Na svrchním grafu jsou vyneseny pravé denní teplotní průměry za sledované období, od nichž je odečtena spodní prahová teplota pro let, která činí 16,5°C. Letová aktivita lýkožrouta smrkového tedy připadala v úvahu jen ve dnech, kdy výsledná ΔT dosáhla kladných hodnot. Černé čtverce představují teplotu ve stínu, bílé pak teplotu na slunci.

Na lokalitě Škarez začali první brouci vyletovat již 17.4. Jarní rojení proběhlo ve dnech 10. - 30.5. Následovalo poměrně silné sesterské přerojení od 13. do 29.6. a letní rojení první dceřiné generace ve dnech 7.7.- 27.7. Stejně jako na lokalitě Hradiště byl zaznamenán i výlet druhé dceřiné generace **Obr. 8**).



Obr 8 Spodní graf zachycuje počet lýkožroutů odchycených do feromonového lapače, který byl umístěn v roce 2011 na lokalitě Škarez v nadmořské výšce 800 m n.m. Na svrchním grafu jsou vyneseny pravé denní teplotní průměry za sledované období, od nichž je odečtena spodní prahová teplota pro let, která činí 16,5°C. Letová aktivita lýkožrouta smrkového tedy připadala v úvahu jen ve dnech, kdy výsledná ΔT dosáhla kladných hodnot. Černé čtverce představují teplotu ve stínu, bílé pak teplotu na slunci.

Nejpozději začalo rojení lýkožroutů na lokalitě Kubova Huť, kde byli první brouci odchyceni až 28.4.. Nejvíce brouků jarního rojení bylo odchyceno v období od 18. do 29.5. Letní rojení začalo 1.7. a do konce vegetační sezóny již nebyli odchyceni žádní lýkožrouti navzdory poměrně příznivým srpnovým teplotám (**Obr. 9**).



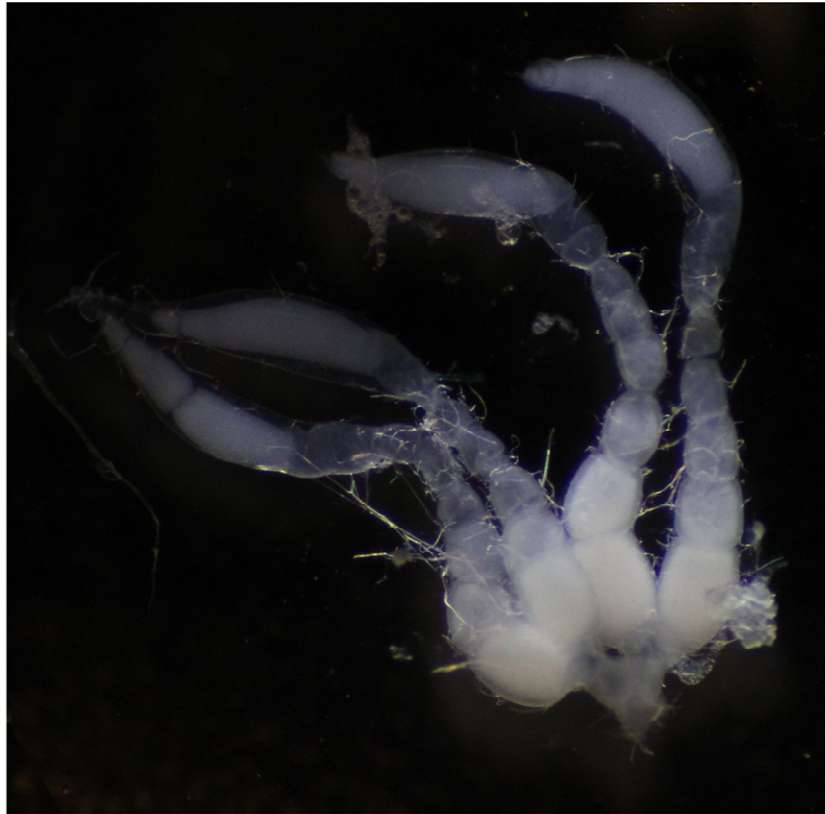
Obr. 9 Spodní graf zachycuje průměrný počet lýkožroutů odchycených do feromonových lapačů (vždy průměr z deseti lapačů \pm SD) v roce 2011 na lokalitě Kubova Huť v nadmořské výšce 1100 m n. m. Na svrchním grafu jsou vyneseny pravé denní teplotní průměry za sledované období, od nichž je odečtena spodní prahová teplota pro let, která činí 16,5°C. Letová aktivita lýkožrouta smrkového tedy připadala v úvahu jen ve dnech, kdy výsledná ΔT dosáhla kladných hodnot. Černé čtverce představují teplotu ve stínu, bílé pak teplotu na slunci.

4.2 Sesterská přerovení.

V prvním sesterském rojení se na lokalitách Hradiště a Škarez přerovilo 71 - 100 % samic. Na lokalitě Kubova Huť bylo přerovení výrazně slabší, v klecích na slunci se přerovilo 48,78% samic a ve stínu pouze 18,26%. V druhém sesterském rojení přeletovalo podstatně méně samic (9 - 20 %). Výjimku tvořila pouze lokalita Kubova Huť, kde v kleci ve stínu přelétlo 90 % rodičovských samic (**Tab. 1**). Podle stavu pohlavních orgánů je možno u samic spolehlivě odlišit ovariální cykly a tím i samice prvního a druhého sesterského přerovení. (**Obr. 10, Obr. 11**).

Tab. 1 Tabulka zobrazuje počet mateřských chodeb (počet samic) na jednotlivých lokalitách, počet přerovení a procento přerovených samic. Počet mateřských chodeb udává vždy součet za všech šest výřezů v dané sérii a variantě pokusu.

Lokalita	Umístění	Počet mateřských chodeb	Číslo přerovení	% přerovených samic
Hradiště	Slunce	310	0	
Hradiště	Slunce	240	1	77,74
Hradiště	Slunce	31	2	12,86
Hradiště	Stín	232	0	
Hradiště	Stín	232	1	100,00
Hradiště	Stín	48	2	19,83
Kubova Huť	Slunce	246	0	
Kubova Huť	Slunce	120	1	48,78
Kubova Huť	Slunce	19	2	15,83
Kubova Huť	Stín	219	0	
Kubova Huť	Stín	40	1	18,26
Kubova Huť	Stín	36	2	90,00
Škarez	Slunce	314	0	
Škarez	Slunce	314	1	100,00
Škarez	Slunce	42	2	11,67
Škarez	Stín	227	0	
Škarez	Stín	199	1	71,84
Škarez	Stín	18	2	9,05



Obr. 10 Ovaria kladoucí samice v prvním ovariálním cyklu



Obr. 11 Ovaria samice na počátku regeneračního žíru po prvním ovariálním cyklu.

4.3. Načasování výletu první dceřiné generace

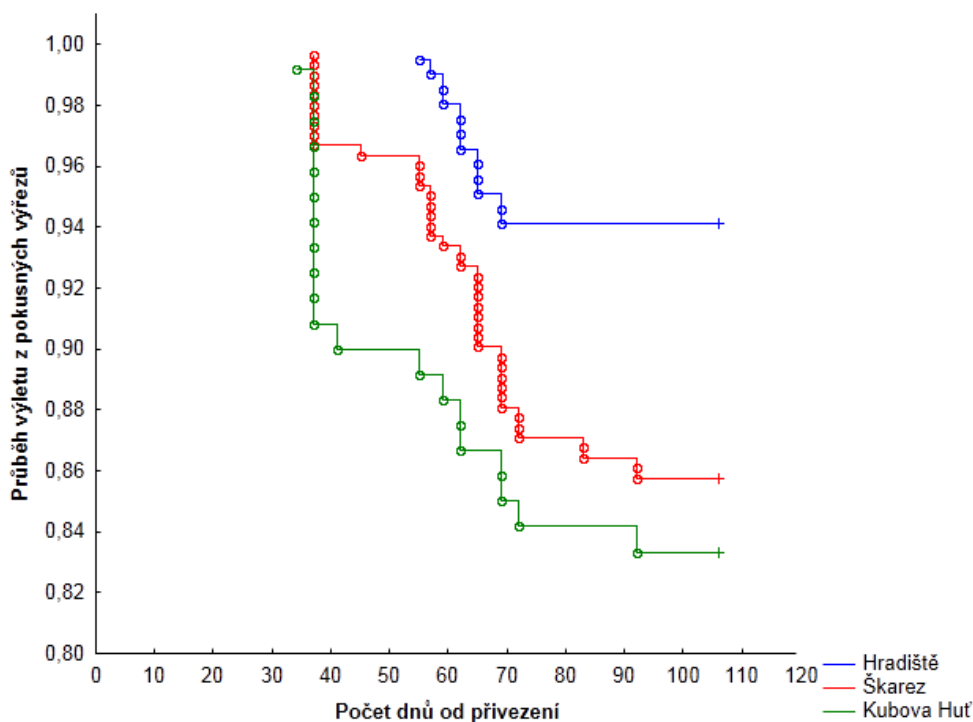
Předpokládaná data počátku rojení dceřiné generace vypočtená dle metodiky Wermelinger a Seiferta (1998) poměrně přesně odpovídají skutečným datům výletu v roce 2010. Nejpřesněji vyšla prognóza v roce 2010 pro lokalitu Kubova Huť ve fotoeklektorech umístěných na slunci a ve stínu, kde brouci na slunci vyletěli jeden den po předpokládaném datu výletu a ve stínu jeden den před předpokládaným datem. Nejméně přesná v roce 2010 byla prognóza pro výřez z Hradiště umístěný v insektáriu, kde brouci vylétli až o 22 dnů později. V roce 2011 nejpřesněji vyšla prognóza pro výřez z Hradiště umístěný na slunci, kde rozdíl mezi odhadovaným a skutečným počátkem rojení činil pouze 4 dny. Naopak pro výřez z Kubovy Hutě umístěný ve stínu činil tento rozdíl 38 dnů, pro výřez z Hradiště umístěný v insektáriu 34 dnů a pro výřez ze Škarezu umístěný ve stínu 29 dnů. (**Tab. 2**).

Tab. 2 Tabulka shrnuje předpokládané datum výletu dceřiné generace z fotoeklektorů, vypočtené dle metodiky Wermelinger a Seiferta (1998) (termín dosažení 557 stupňodní potřebných pro dokončení vývoje dceřiné generace). Ve vedlejším sloupci je uvedeno skutečné datum výletu.

Rok	Lokalita	Umístění fotoeklektoru	Předpokládaný výlet	Skutečný výlet
2010	Hradiště	Slunce	3.7.2010	15.7.2010
2010	Hradiště	Stín	3.7.2010	12.7.2010
2010	Hradiště	Insektárium	11.7.2010	2.8.2010
2010	Škarez	Slunce	3.7.2010	12.7.2010
2010	Škarez	Stín	3.7.2010	15.7.2010
2010	Škarez	Insektárium	11.7.2010	15.7.2010
2010	Kubova Huť	Slunce	11.7.2010	12.7.2010
2010	Kubova Huť	Stín	13.7.2010	12.7.2010
2010	Kubova Huť	Insektárium	25.7.2010	12.7.2010
2011	Hradiště	Slunce	23.6.2011	27.6.2011
2011	Hradiště	Stín	21.6.2011	11.7.2011
2011	Hradiště	Insektárium	27.6.2011	24.5.2011
2011	Škarez	Slunce	23.6.2011	6.7.2011
2011	Škarez	Stín	21.6.2011	20.7.2011
2011	Škarez	Insektárium	27.6.2011	3.6.2011
2011	Kubova Huť	Slunce	30.6.2011	14.7.2011
2011	Kubova Huť	Stín	27.6.2011	4.8.2011
2011	Kubova Huť	Insektárium	4.7.2011	22.6.2011

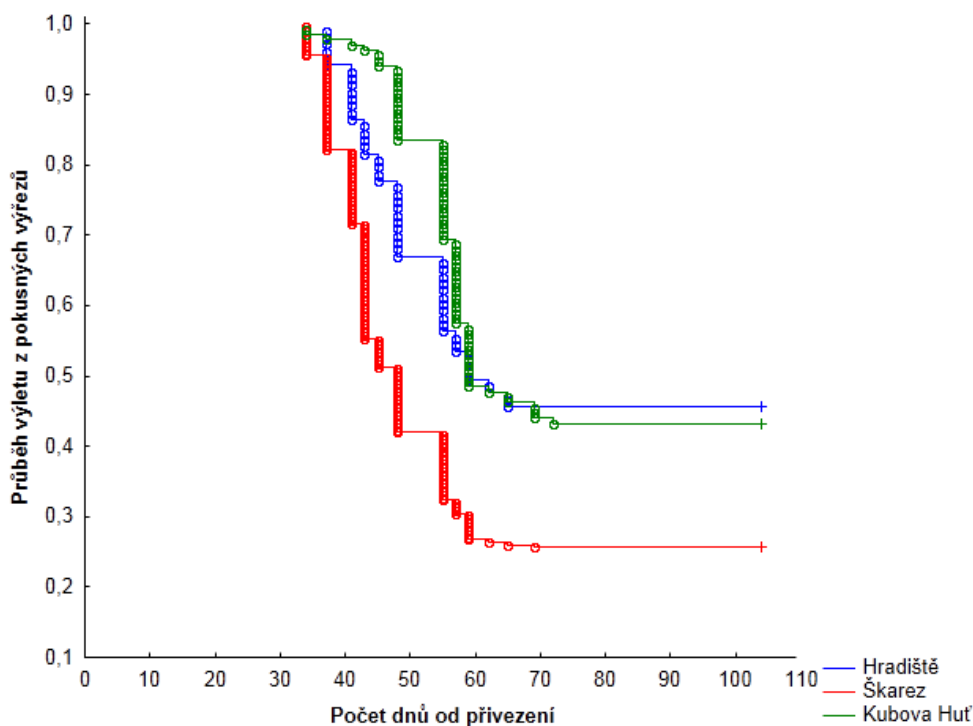
V klimatizovaném boxu v insektáriu začali nejdříve vyletovat lýkožrouti z výřezu z Kubovy Hutě (34. den po přivezení). Brouci vyletovali až do 92. dne, t.j. do 8. 9. 2010. Z tohoto výřezu také vylétlo největší procento dospělců (16,67 %). Z výřezu, který pocházel z

lokality Škarez, vyletěli první brouci 37. den po transportu do Českých Budějovic, t.j. 15. 7. 2010, vyletovali až do 92. dne a vylétlo 14,24 % brouků. Z výřezu z lokality Hradiště začali brouci vyletovat až 55. den, tj. 2. 8. 2010, vyletovali pouze po dobu dvou týdnů a vylétlo pouze 5,88 % brouků (**Obr. 12**).



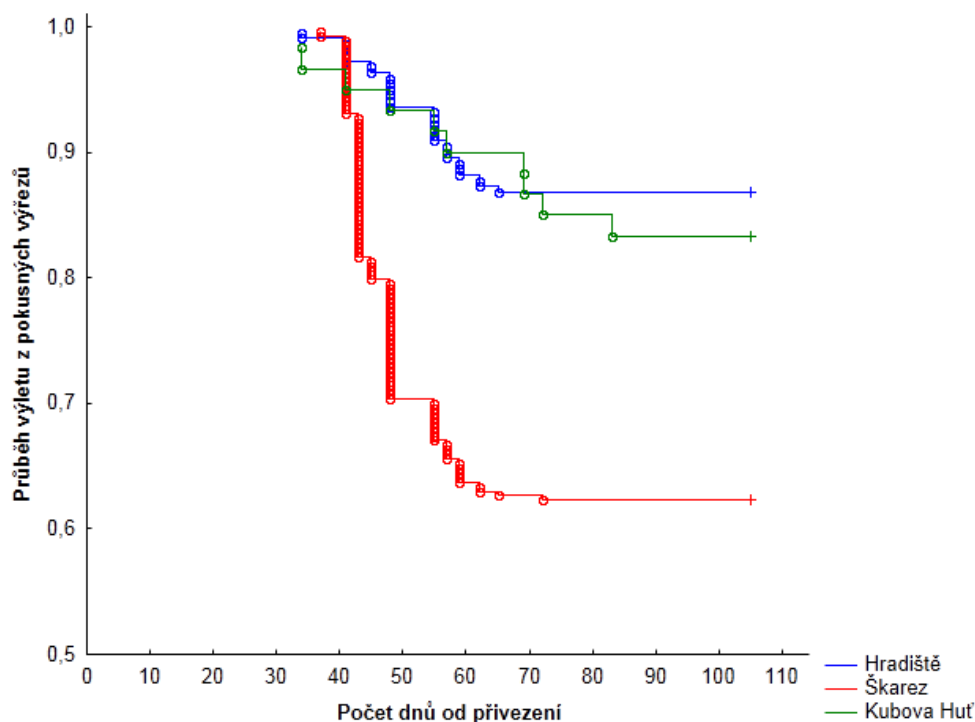
Obr. 12 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů z lokalit Hradiště (600 m n.m.), Škarez (800 m n.m.) a Kubova Hut' (1100 m n.m.), dovezených do Českých Budějovic dne 8.6.2010 a umístěných ve válcových fotoeklektorech v klimatizovaném boxu za konstantní teploty 20°C a fotoperiody 14:10 hod. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

Z fotoeklektorů umístěných na slunci začali první lýkožrouti vyletovat také 34. den. Šlo o výřezy dovezené z Kubovy Hutě a ze Škarezu. Z prvně jmenovaného brouci vyletovali až do 72. dne, t.j. 19. 8. 2010) a vylétlo jich 56,72 %. Z výřezu ze Škarezu se lýkožrouti rojili až do 69. dne, t.j. 16. 8. 2010 a vylétlo jich nejvíce (74,35 %). S třídním zpožděním začali vyletovat lýkožrouti z Hradiště, přičemž rojení trvalo až do 65. dne, t.j. 12. 8. 2010. Vylétlo celkem 54,37 % brouků (**Obr. 13**).



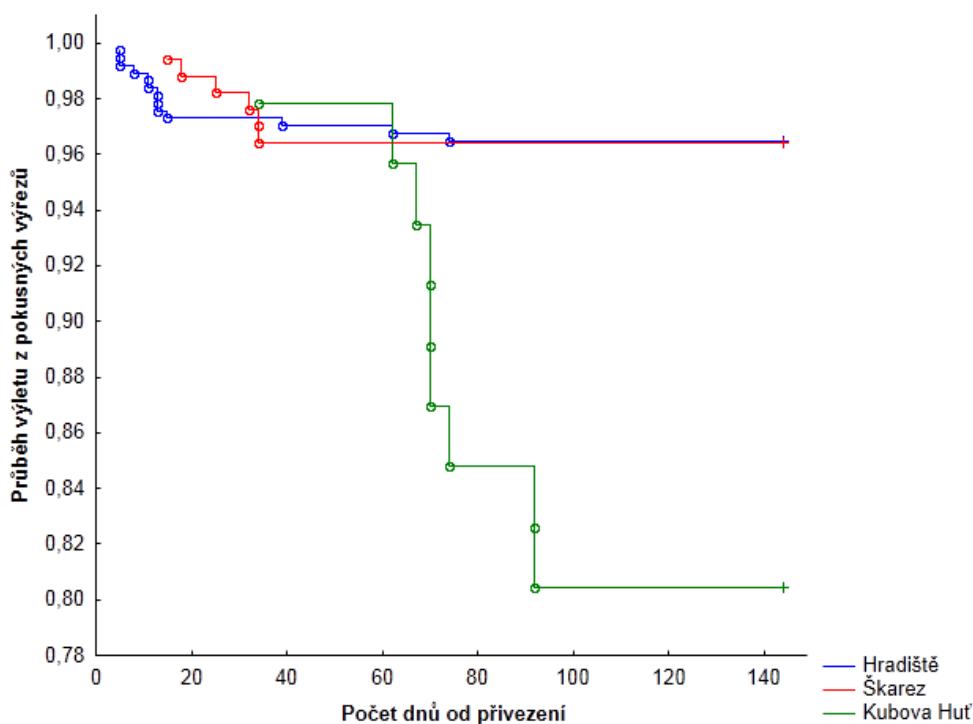
Obr. 13 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů z lokalit Hradiště (600 m n.m.), Škarez (800 m n.m.) a Kubova Huť (1100 m n.m.), dovezených do Českých Budějovic dne 8.6.2010 a umístěných ve válcových fotoeklektorech na přímém slunci v roce 2010. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

Z fotoeklektorů umístěných ve stínu začali brouci vyletovat 34. den po transportu do Českých Budějovic. V tento den vylétli lýkožrouti z výřezů z Hradiště a z Kubovy Hutě. V případě Kubovy Hutě vyletovali s přestávkami až do 83. dne, t.j. 30. 8. 2010, vylétlo celkem 16,67 % brouků. Z výřezů z lokality Hradiště vyletovali brouci do 65. dne, přičemž rozborem bylo zjištěno, že za celou dobu sledování vylétlo pouze 13,18 %. Největší procento lýkožroutů opustilo výřez dovezený z lokality Škarez. Do 72. dne sledování to bylo 37,73%.
(Obr. 14)



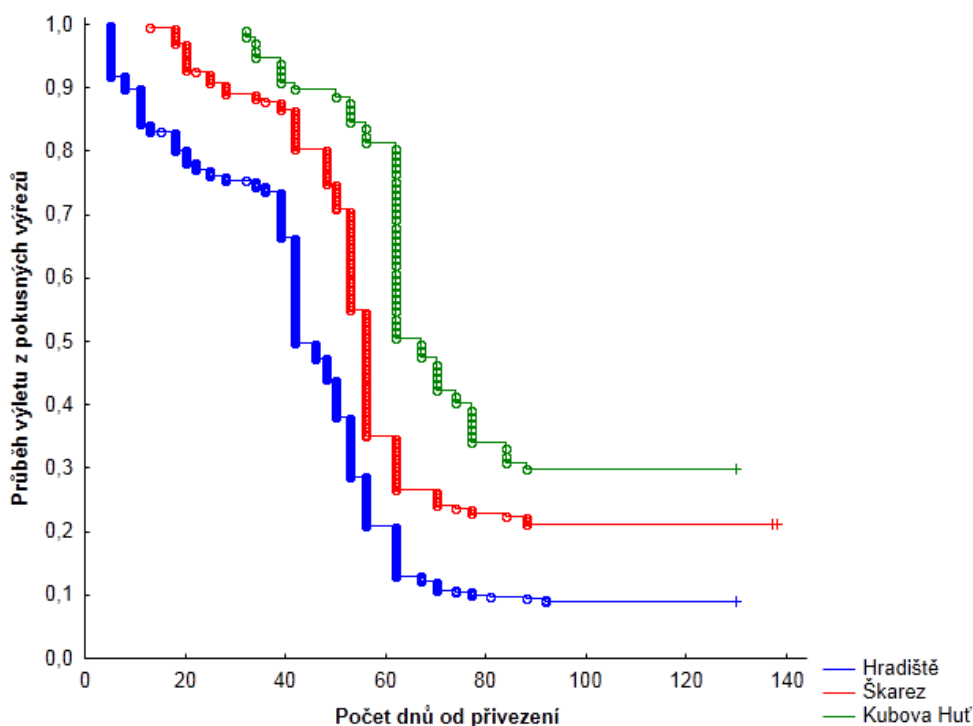
Obr. 14 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů z lokalit Hradiště (600 m n.m.), Škarez (800 m n.m.) a Kubova Hut' (1100 m n.m.), dovezených do Českých Budějovic dne 8.6.2010 a umístěných ve válcových fotoeklektorech ve stínu v roce 2010. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

V klimatizovaném boxu v insektáriu začali nejdříve vyletovat brouci z výřezu z Hradiště (5. den) a do 74. dne, t.j. 1. 8. 2011, vylétlo pouze 3,57 % brouků. Z výřezu ze Škarezu začali brouci vyletovat 15 den (3. 6. 2011) a rojení trvalo pouze 19 dní, během nichž výřez opustilo 3,57 % brouků. Nejpozději došlo k počátku rojení z výřezu, který byl dovezen z Kubovy Hutě – až 34. den, t.j. 22. 6. 2011. Vylétlo 19,57 % lýkožroutů, což je nejvíce ze všech výřezů umístěných v insektáriu (**Obr. 15**).



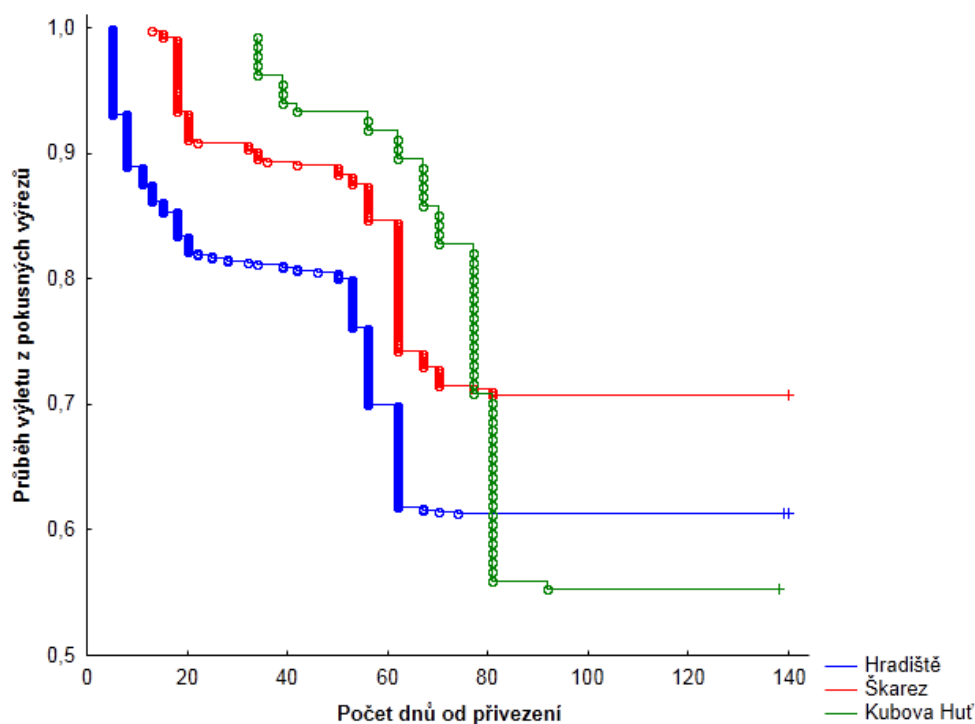
Obr. 15 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů z lokalit Hradiště (600 m n.m.), Škarez (800 m n.m.) a Kubova Hut' (1100 m n.m.), dovezených do Českých Budějovic dne 19.5.2011 a umístěných ve válcových fotoeklektorech v klimatizovaném boxu v roce 2011. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vylétěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

Z fotoeklektorů, které byly vystaveny přímému slunci, začali nejdříve vyletovat brouci z lokality Hradiště (5. den), vyletovali nejdéle, až do 92 dne (19. 8. 2011) a výřez opustilo největší množství brouků ze všech tří lokalit (90,92 %). Jako druzí se začali rojit brouci ze Škarezu – 13. den, t.j. 1. 6. 2011, vyletovali do 88. dne (15. 8. 2011), celkem vylétlo 78,75 % brouků. Nejpozději začali vyletovat brouci z výřezů z Kubovy Hutě – 32. den, t.j. 20.6.2011, vyletovali do 88. dne a vylétlo z nich nejméně brouků (70,1 %) (**Obr. 16**).



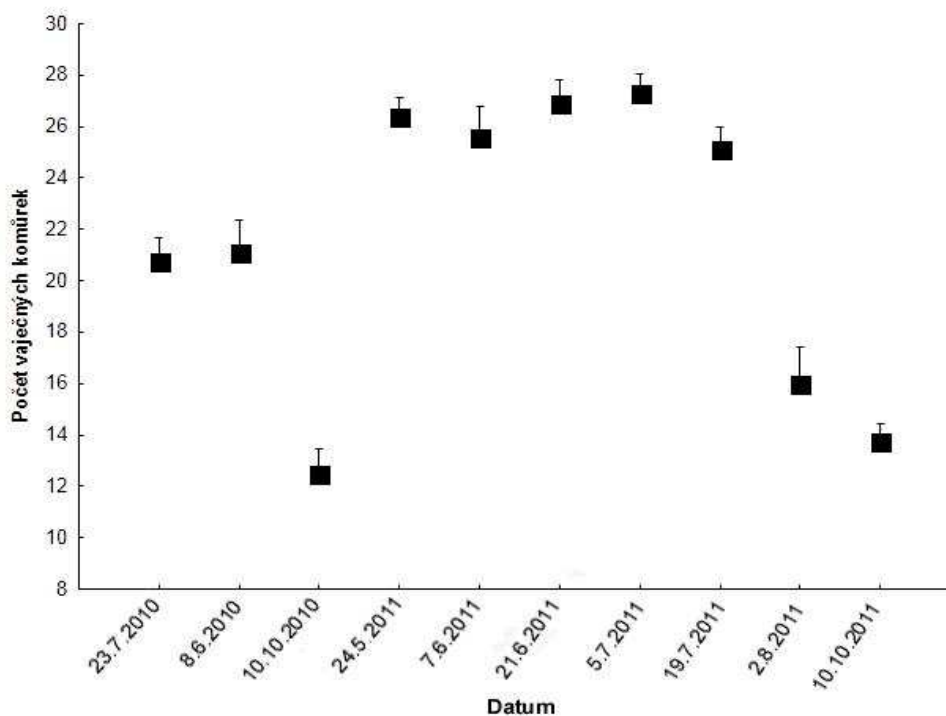
Obr. 16 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů z lokalit Hradiště (600 m n.m.), Škarez (800 m n.m.) a Kubova Huť (1100 m n.m.), dovezených do Českých Budějovic dne 19.5.2011 a umístěných ve válcových fotoeklektorech na přímém slunci v roce 2011. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

Z fotoeklektorů ve stínu začali nejdříve vyletovat brouci z výřezů z Hradiště (5. den), přičemž vyletovali do 72. dne, t.j. 30. 7. 2011 a celkem vylétlo 38,72% brouků. Z výřezů ze Škarezu začali brouci vyletovat 13. den, vyletovali do 81. dne (8.8.2011) a více než dvě třetiny dospělců setrvaly ve výřezu (vylétlo pouze 29,28 % brouků). Nejpozději začali do sběrných nádob naletovat brouci z lokality v Kubově Huti (34. den), ale vyletovali poměrně dlouho - až do 92. dne, t.j. 19. 8. 2011. Výřez opustila téměř polovina brouků (44,78 %) (**Obr. 17**).



Obr. 17 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů z lokalit Hradiště (600 m n.m.), Škarez (800 m n.m.) a Kubova Huť (1100 m n.m.), dovezených do Českých Budějovic dne 19.5.2011 a umístěných ve válcových fotoeklektorech ve stínu v roce 2011. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

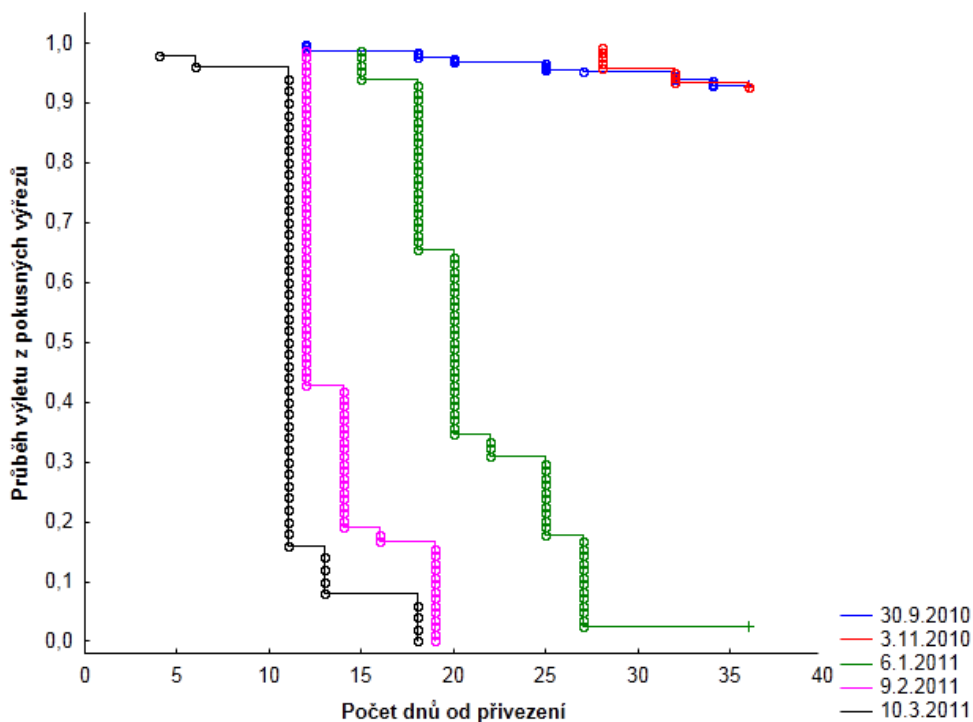
Průměrný počet vaječných komůrek v ovariolách rojících se samic lýkožroutů se v průběhu vegetační sezóny příliš nemění. Během jarního rojení 2011 (sběr 24. 5. 2011) dosahoval průměrně $26,37 \pm 0,81$. V průběhu června a července zůstal počet vaječných komůrek poměrně stálý (Obr. 17). Nižší počet dozrávajících oocytů byl zaznamenán až od počátku srpna, kdy bylo v ovariolách vylétujících samic průměrně pouze 16 ± 44 vaječných komůrek (Obr. 18). Zcela nejnižší počty ($13,77 \pm 0,71$) pak byly prokázány u samic, které spíše jednotlivě vyletovaly z fotoeklektorů v průběhu října 2010 a 2011, případně byly nalezeny pod kůrou výřezu při rozboru. Vzhledem k tomu, že experiment probíhal téměř dva roky, je třeba zmínit, že průměrný počet vaječných komůrek u samic lýkožrouta vylétujících v průběhu vegetační sezóny, byl vyšší v roce 2011 (Obr. 18).



Obr. 18 Graf zobrazuje počet vaječných komůrek zjištěný pitvou pohlavních orgánů samic lýkožrouta (průměr vaječných komůrek \pm SD), které vyletovaly z fotoeklektorů v průběhu let 2010 a 2011. V říjnu 2010 a 2011 výřezy opustilo jen velmi malé množství lýkožroutů, výřezy bylo proto nutno odkornit.

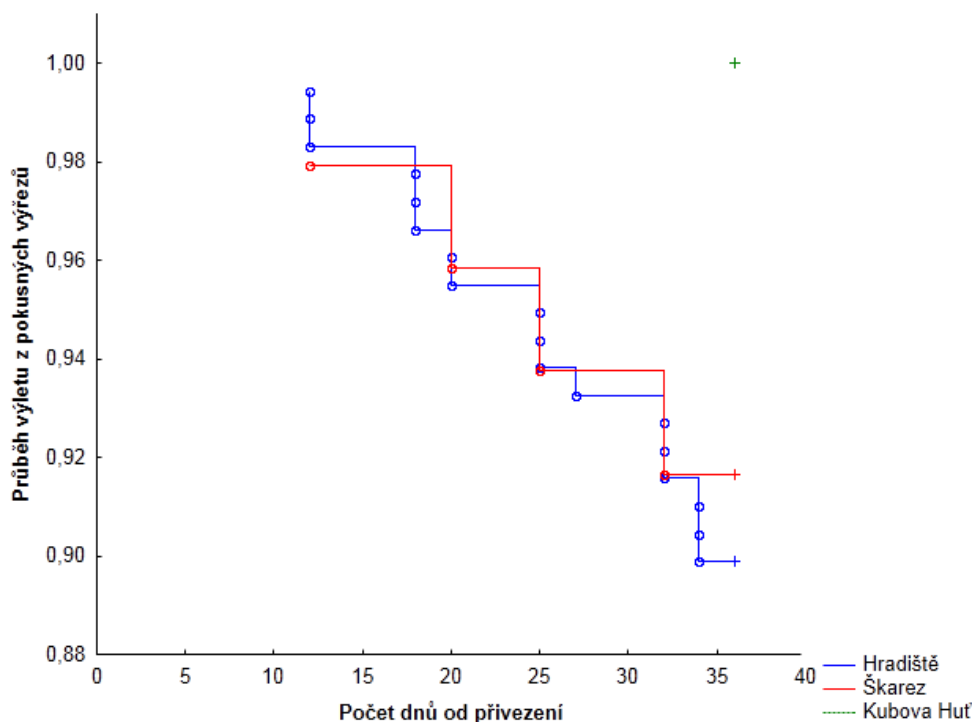
4.4. Průběh imaginální diapauzy a připravenost k rojení

Průběh tohoto experimentu lze stručně shrnout následovně: doba, po níž začali lýkožrouti opouštět pokusné výřezy, se nejdříve prodlužovala (z 12 na 28 dní). Tento trend trval od září 2010 do prosince 2010. Vyletovalo navíc jen velmi malé procento živých dospělců, kteří se ve výřezu nacházeli. Od ledna do března 2011 se postupně zkracoval čas mezi transportem a počátkem výletu (z 15 na 4 dny), a zároveň stoupalo i procento vyletujících lýkožroutů. (**Obr. 19**).



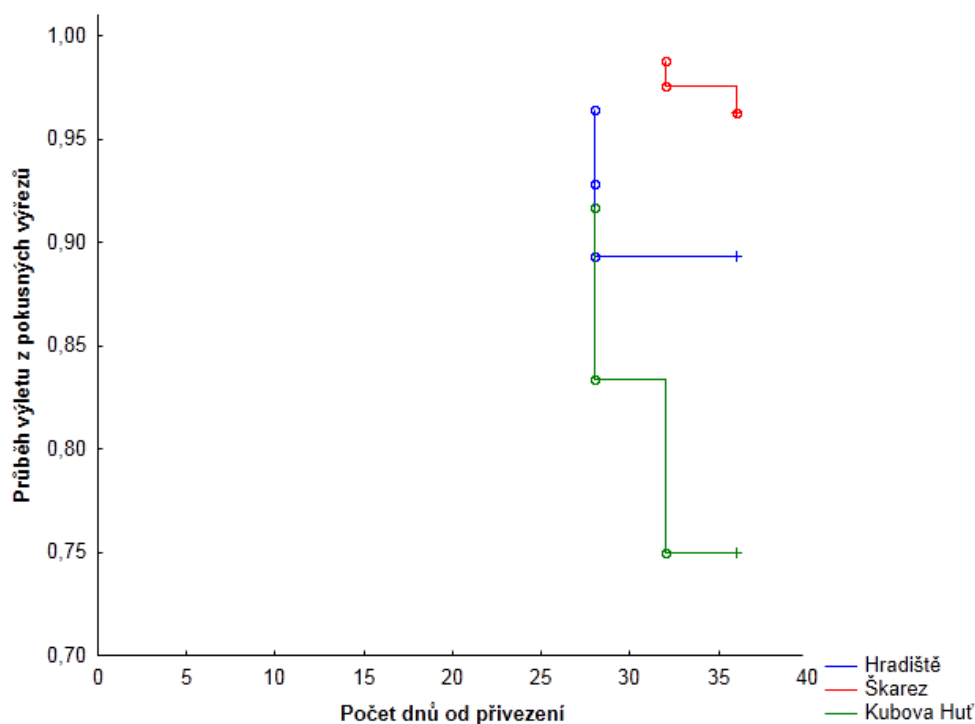
Obr. 19 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů umístěných ve válcových fotoeklektorech v klimatizovaném boxu v od 30.9.2010 do 10.3.2011. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

Z výřezů přivezených dne 30.9.2010 z lokalit Hradiště a Škarez začali brouci vyletovat 12. den, přičemž v případě Hradiště vyletovali až do 34. dne a vylétlo 10,11 % brouků. Lýkožrouti ze Škarezu vylézali až do 32. dne a výřez opustilo celkem 8,33 % dospělců. Ze sekčí z lokality Kubova Huť nevyletěli po celou dobu sledování žádní brouci (**Obr. 20**).



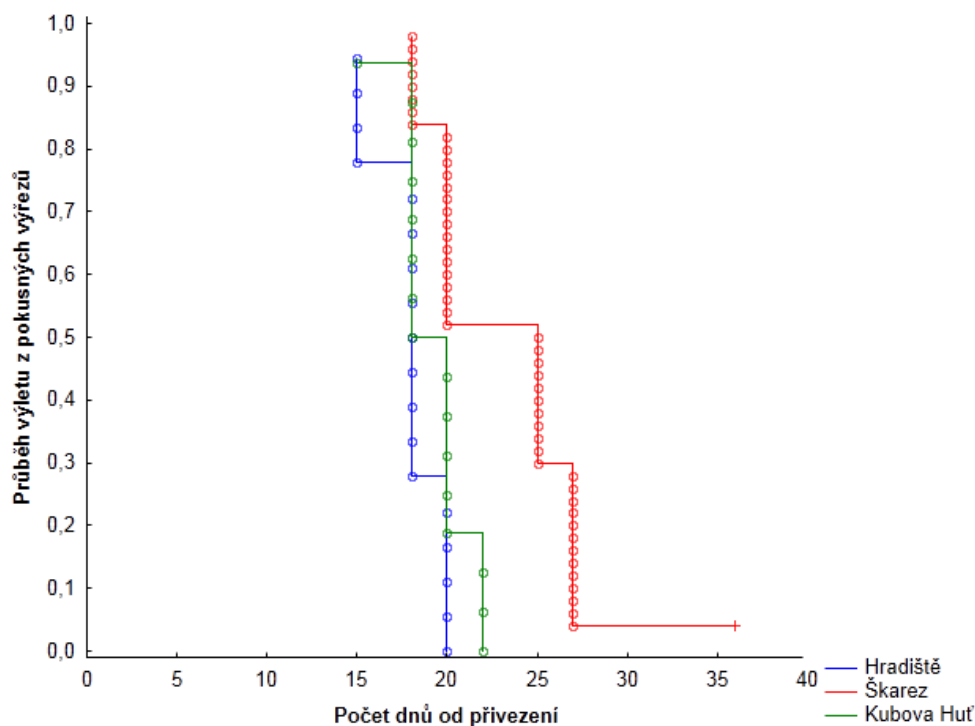
Obr. 20 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů umístěných ve válcových fotoeklektorech v klimatizovaném boxu přivezených 30.9.2010. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

Z výřezů přivezených 3.11.2010 začali 28. den vyletovat brouci z lokality Hradiště a Kubova Huť. Ve fotoeklektorech, které obsahovaly sekce z lokality Škarez, byli první dospělci sbíráni až 32. den, přičemž vyletovali pouze 4 dny a po rozboru bylo zjištěno, že se jednalo o pouhých 3,7 % z celkového počtu lýkožroutů. Z lokality Hradiště vyletovali brouci pouze jeden den, během nějž vyletělo 10,71 % brouků. Z lokality Kubova Huť se během čtyř dní vyrojilo 25 % brouků (**Obr. 21**).



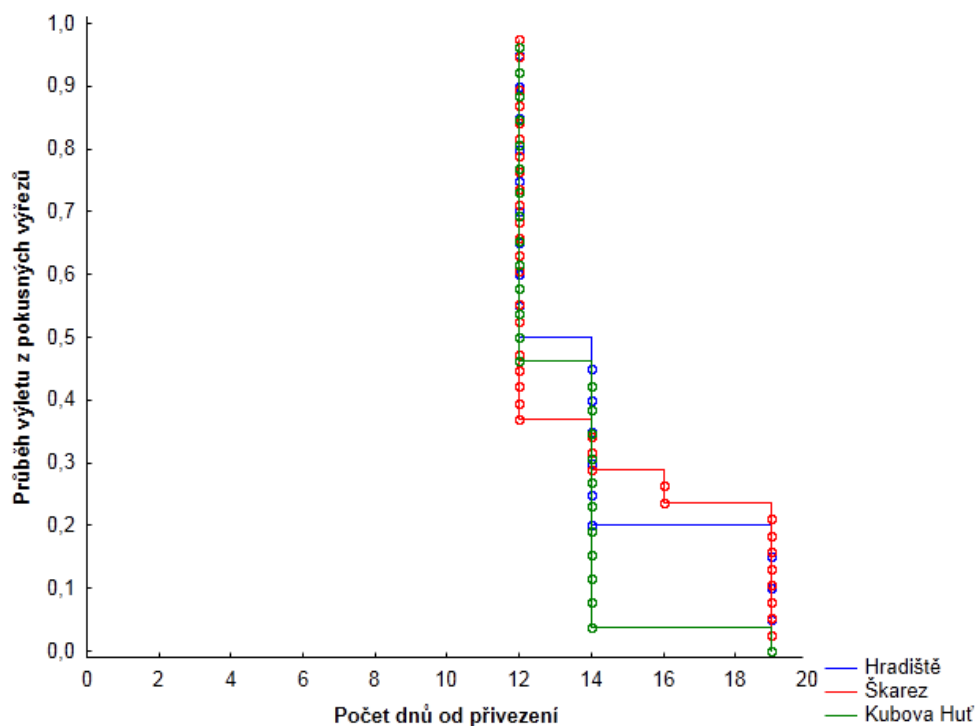
Obr. 21 Graf zobrazuje průběh vylétů z pokusných výřezů umístěných ve válcových fotoeklektorech v klimatizovaném boxu přivezených 3.11.2010. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

Z výřezů dovezených 6.1.2011 začali nejdříve po 15 dnech vyletovat brouci z Hradiště a Kubovy Hutě. Z prvně jmenované lokality vyletovali 5 dní a ve výřezu nezůstal žádný živý jedinec, z Kubovy Hutě trval výlet o dva dny déle a rovněž vylétli všichni živí brouci. Z výřezů ze Škarezu se brouci rojili 18. až 27. den a vyletělo 96 % živých brouků (**Obr. 22**).



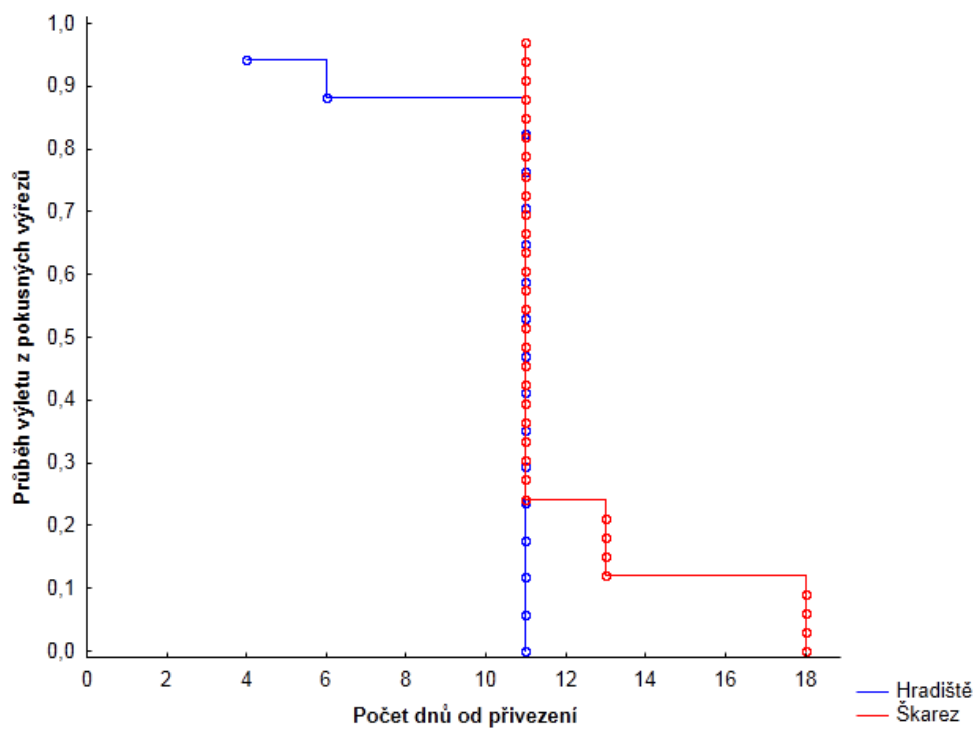
Obr. 22 Graf zobrazuje průběh výletů z pokusných výřezů umístěných ve válcových fotoelektrodech v klimatizovaném boxu přivezených 6.1.2011. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

Ve vzorcích ze všech tří lokalit přivezených 9.2.2011 probíhalo rojení velmi synchronně již od 12. dne, trvalo 7 dní a vyletěli všichni živí kůrovci (**Obr. 23**).



Obr. 23 Graf zobrazuje průběh výletů z pokusných výřezů umístěných ve válcových fotoeklektorech v klimatizovaném boxu přivezených 9.2.2011. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

10.3.2011 byly dovezeny pouze sekce z lokalit Hradiště a Škarez. Všichni živí lýkožrouti z Hradiště opustili výřez 4. - 11. den. Z varianty Škarez začali brouci vyletovat 11. den, vyletovali 7 dní a ve výřezu nezůstali žádní živí lýkožrouti (**Obr. 24**).



Obr. 24 Graf zobrazuje průběh výletů z pokusných výřezů umístěných ve válcových fotoeklektorech v klimatizovaném boxu přivezených 10.3.2011. Graf je vytvořen pomocí analýzy přežívání. Kolečko značí jednoho brouka, který vyletěl z výřezu, křížek značí všechny živé jedince, kteří ve výřezu zůstali.

5. Diskuze

5.1. Populační dynamika na sledovaných lokalitách

Počet generací během vegetační sezóny je u lýkožrouta smrkového závislý na nadmořské výšce, průběhu počasí (teplotě) a v neposlední řadě na místě vývoje lýkožroutů, jelikož vlivem dopadajícího slunečního záření se teploty v lýku mohou od teplot vzduchu značně lišit (Baier 2007). Obecně lze říci, že se stoupající nadmořskou výškou počet úplných dokončených generací klesá a v chladných letech je nižší i počet a intenzita sesterských přerojení.

V roce 2010 byl v nadmořské výšce 600 m n. m. (lokalita Hradiště) zaznamenán dokončený vývoj dvou generací lýkožrouta. Navzdory poměrně chladnému a deštivému začátku sezóny došlo i ke dvěma sesterským přerojením. Na lokalitě Škarez (800 m n. m) se objevily rovněž dvě generace, ale již jen jedno sesterské přerojení. Ke druhému sesterskému přerojení zřejmě nedošlo kvůli opožděnému vývoji a výletu brouků druhé dceřiné generace. Na lokalitě Kubova Huť (1100 m n. m.) se vyvinuly dvě generace, z nichž však jen první dceřiná vylétla. Druhá generace sice vývoj dokončila, avšak nestačila do konce vegetační sezóny vylétnout a nastoupila diapauzní vývoj. Jediné sesterské přerojení bylo poměrně málo početné, což je možné vysvětlit vyšší nadmořskou výškou a odpovídajícím prodloužením ovipozice a vývoje.

V roce 2011 začalo díky vysokým teplotám jarní rojení až o měsíc dříve než v roce 2010. Časnější byl i začátek prvního sesterského přerojení, výletu druhé generace a na lokalitě Hradiště stačila díky příznivým srpnovým teplotám dokončit vývoj a vylétnout i druhá dceřiná generace. Vliv nadmořské výšky na rychlost vývoje lze dokumentovat výletem druhé dceřiné generace na lokalitě Škarez, který byl oproti lokalitě Hradiště zpožděn o dva týdny. Na lokalitě Kubova Huť proběhlo pouze letní rojení první dceřiné generace. Druhá generace lýkožroutů v 1100 m n.m. dokončila vývoj až na konci září, přešla rovnou do prezimování a k rojení nedošlo. Posun jarního rojení na začátek května v nadmořských výškách 800 - 1100 m n.m. a časnější výlet druhé generace odpovídá studii Faccoliho (2009), která byla prováděna v italských Alpách. Studie zároveň zmiňuje absenci rojení v průběhu září, která byla na našich lokalitách rovněž pozorována. Stejně jako my Faccoli (2009) tento fakt přisuzuje vstupu lýkožroutů do imaginální diapauzy a s tím spojené ztrátě schopnosti letu

(Doležal a Sehnal 2007). Podle modelu Jonssonové et al. (2007), Jonssonové et al. (2009), Jonssonové et al. (2011) může časnější začátek jarního rojení a vyššími teplotami urychlený vývoj prvního dceřiného pokolení ovlivnit počet generací za rok u multivoltinních druhů i jejich geografické rozšíření, přičemž spíše než dennímu minimu příkládá studie vyšší váhu denním průměrům. Výsledky modelů publikovaných ve výše zmíněných článcích předpokládají, že v jižním Švédsku, kde dosud byla populace lýkožrouta smrkového monovoltinní a koncem vegetační sezóny přecházela do diapauzy, umožní vyšší průměrné teploty až 50 % brouků založit druhou generaci již v průběhu první poloviny tohoto století. Na konci století to bude již 63 – 81 %. Ve střední Evropě se předpokládá běžný vývoj třetí generace v nižších polohách. Kromě teploty je voltinismus ovlivněn i fotoperiodou, se zvyšující se teplotou však může u l. smrkového dojít k adaptaci a posunu kritické fotoperiody obdobně, jako to již bylo dokumentováno u jiných druhů hmyzu (Harada, Nitta a Ito, 2005). Tato změna může proběhnout poměrně rychle, například u bruslařek došlo k této adaptaci (posunu kritické fotoperiody pro indukci diapauzy o 30 minut) již po deseti letech.

5.2. Sesterská přerojení

Výsledky, které se týkají sesterského přerojení a jsou prezentovány v této bakalářské práci, představují jen předběžné shrnutí malé části dosud nasbíraných dat. Experiment bude ve stejném rozsahu opakován i v roce 2012, což umožní postihnout i případné meziroční rozdíly, a kompletní vyhodnocení dvouletého sledování včetně bližších fyziologických charakteristik přerójujících se samic bude shrnuto v navazující magisterské práci.

V klecích na lokalitách Hradiště a Škarez se přerójilo při prvním sesterském přeletu až 100 % samic. To odpovídá výsledkům Martínka (1956), který uvádí, že se v 550 m n.m přerójilo 91 % samic. Na lokalitě Kubova Huť bylo procento přerójivších se samic mnohem nižší, což opět velmi dobře koresponduje s daty Martínka (1957). Dle jeho pozorování se v nadmořské výšce 1050 m n.m přerójilo 65 % samic. Na rozdíl od našich experimentů měl Martínek (1957) klece umístěné v řídké smrčíně (stupeň zakmenění 0,5). Lze tedy předpokládat, že byly spíše osluněné či v polostínu. Nižší počet samic přerójených v našich experimentech na slunci může být způsoben vyšší nadmořskou výškou lokality Kubova Huť, případně jejím celkově odlišným charakterem. Nízký počet samic přerójených ve stínu byl do značné míry ovlivněn umístěním klecí v hustém porostu (stupeň zakmenění 8). Vliv dopadajícího slunečního záření bylo tedy z této varianty pokusu možno zcela vyloučit.

Rovněž průběh druhého sesterského přerojení odpovídá údajům Martínka (1956). V 600 a 800 m n.m. během něj založilo nové pokolení až 19,83 % samic, což odpovídá Martínkem popisovaným 13% (v 550 m n.m.). Naproti tomu v kleci umístěné ve stínu v 1100 m n.m. napadlo čerstvé výřezy až 90 % původních samic. Důvodem je pravděpodobně slabé přerojení první, po němž se ve výřezu nacházelo průměrně pouze 40 rodičovských samic. Toto přerojení na lokalitě Kubova Huť v nadmořské výšce 1100 m n.m. je v rozporu se studií Martínka (1961), který uvedl, že brouci nad 700 m n.m. se podruhé sestersky nepřerojují.

Existenci druhého sesterského přeletu naopak potvrzuje práce Wermelinger a Seiferta (1999), podle níž se stoupající nadmořskou výškou klesá význam běžných generací a stoupá význam sesterských přeletů. Větší počet sesterských kladení odpovídá i studii Zumra a Soldána (1981) popisující u lýkožrouta smrkového tři ovariální cykly proložené periodami úživného žíru. Na základě toho může být tento druh zařazen mezi typické r-strategie. (Zumr and Soldán, 1981).

5.3. Načasování výletu první dceřiné generace

Výpočet předpokládaných dat rojení první dceřiné generace dle Wermelinger a Seiferta (1998) v roce 2010 poměrně přesně odpovídal skutečným datům výletu u všech sledovaných lokalit. V roce 2011 byly odhady méně přesné, což může být způsobeno větší rozkolísaností teplot v roce 2011 a vyšším výskytem plísní ve výřezech. Pravděpodobně sehrála významnou roli i horší kvalita lýka ve smyslu jeho zaschnutí v důsledku časného položení lapáků. Obdobné odchylky v rychlosti vývoje a načasování rojení při terénních experimentech popisují i Wermelinger a Seifert (1998). Největší posun v rychlosti vývoje stanovili mezi 20 °C a 25 °C. Nejdéle trval vývoj larvy, který představoval až 60 % z celkové doby vývoje. Tento podíl se zvyšoval se stoupající teplotou. Vajíčka a kukly jsou pravděpodobně více adaptovány na vyšší teploty a mají rovněž vyšší vývojový práh (Wermelinger and Seifert, 1998). Tyto rozdíly v rychlosti vývoje jsou užitečné pro synchronizaci jednotlivých stádií (Bentz et al., 1991).

V roce 2010 z klimatizovaného boxu v insektáriu vylétlo jen velmi malé procento z celkového počtu lýkožroutů ve výřezu, maximálně 17 %. Důvodem nízkého počtu rojivců je velmi pravděpodobně krátká fotoperioda (14:10), jelikož většina dospělců, kteří výřez neopustili, nastoupila diapauzní vývoj, což bylo potvrzeno pitvou a stavem jejich pohlavních

orgánů. Z fotoeklektorů umístěných na slunci vylétlo přibližně 50 - 75 % brouků. To je možné vysvětlit dopadajícím slunečním zářením a tedy i vyššími teplotami, s nimiž byli lýkožrouti konfrontováni. Z fotoeklektorů ve stínu vylétlo ze stejného důvodu jen přibližně poloviční množství jedinců.

V roce 2011 začali brouci vyletovat z výřezů již pátý den po transportu, šlo ale o sesterské přelety rodičovských samic. Dceřiná generace začala vyletovat až 30. den. Stejně jako v roce 2010 vylétlo nejméně brouků v inektáriu, většina mladých jedinců nastoupila diapauzní vývoj a výřez neopustila. Naopak největší procento lýkožroutů vylétlo z výřezů umístěných na slunci.

Výlet samic z fotoeklektorů byl podmíněn jejich připraveností k reprodukci. Pitva prokázala, že z fotoeklektorů vyletovaly pouze samice, jejichž pohlavní orgány byly plně vyvinuté. Obdobný trend popisuje i Doležal (2000), který u samic chovaných v dlouhém dni prokázal souvislost mezi zralostí pohlavních orgánů a výletem z výřezů. Na počátku srpna začal počet vaječných komůrek klesat a samice z výřezů přestaly vyletovat, což souvisí s postupnou indukci diapauzního vývoje (Doležal a Sehnal, 2007). Počet vaječných komůrek byl vyšší v roce 2011 než v roce 2010, pravděpodobně díky vyšším teplotám v průběhu jara.

5.4. Průběh imaginální diapauzy a připravenosti k rojení

Počet dnů mezi transportem a počátkem výletu nejprve narůstal, což souviselo s intenzifikací imaginální diapauzy v průběhu října a listopadu. Po jejím ukončení v průběhu prosince se brouci nacházeli ve stavu postdiapauzní kviescence, přestali reagovat na fotoperiodu a začali být vnímaví pouze k teplotním stimulům. Tento trend je velmi obvyklý u mnoha druhů hmyzu (Tauber et al. 1986). Například na ploštících *Pyrrhocoris apterus* (L.) a *Aelia acuminata* (L.) a na zlatoočku *Chrysoperla carnea* (Stephens) jej popsal Hodek (1968, 1975), Hodek and Honěk (1976). V období postdiapauzní kviescence jsou dospělci schopni obnovit aktivní vývoj v laboratorních podmínkách poměrně rychle. Obdobnou připravenost k reprodukci a necitlivost k délce dne popisuje například Doležal (2002).

6. Závěr

Vzhledem k relativní četnosti vědeckých prací, které se zabývají tematikou lýkožrouta smrkového coby škůdce lesních porostů s převahou smrku, je udivující, kolik aspektů jeho životního cyklu zůstává probádáno pouze velmi povrchně, případně jsou údaje protichůdné, nebo zcela chybí. Typickým příkladem mohou být otázky spojené s přezimováním a imaginální diapauzou. Výsledky této práce naznačují, že od září do listopadu prozatím nelze počítat s hromadným rojením I. smrkového ani za stále patrnějších projevů globální klimatické změny, které mimo jiné zahrnují zvyšující se teplotní průměry. Rozhodně však tento fenomén představuje riziko na počátku vegetační sezóny, kdy může jarní rojení proběhnout v nížinách již počátkem března. Rychlejší začátek jarního rojení pak může spolu s vyššími teplotami, případně vyšším počtem slunečních dní, přispět k rychlejšímu vývoji dceřiných generací. Závislost mezi jejich počtem a nadmořskou výškou (teplotou), stejně jako význam sesterských přerojení pro populační početnost, je potvrzena i výsledky této studie.

7. Použitá literatura

ANDERBRANT, O., LOFQVIST, J. (1988): Relation between first and second brood production in the bark beetle *Ips typographus* (Scolytidae). *OIKOS*, 53: 357 - 365

BAIER, P., PENNERSTORFER, J., SCHOPF, A. (2007): PHENIPS - A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *Forest Ecology and Management*, 249: 171 - 186

BENTZ, B. J., LOGAN, J. A., AMMAN, G. D. (1991): Temperature - dependent development of the mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) and simulation of its phenology. *The Canadian Entomologist*, 123: 1083 - 1094

ČSN 48 1000 - Ochrana lesa proti kůrovcům na smrku

DOLEŽAL, P. (2000): Bionomie lýkožrouta smrkového *Ips typographus* L.. Biologická fakulta JU, Bakalářská práce, 29 p

DOLEŽAL, P. (2002): Diapauza u lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.), Biologická fakulta JU, Magisterská diplomová práce, 51 p

DOLEŽAL, P., SEHNAL, F. (2007): Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology*, 131(3): 165 - 173

DOLEŽAL, P., SEHNAL, F. (2007): A simple method for the detection of imaginal diapause in beetles. *Journal of Applied Entomology*, 131: 221 - 223

FACCOLI M. (2009): Effect of weather on *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) Phenology, Voltinism and associated spruce mortality in Southeastern Alps. *Environmental Entomology*, 38 (2): 307 - 316

HARADA, T., NITTA, S., ITO, K. (2005): Photoperiodic changes according to global warming in wing-form determination and diapause induction of a water strider, *Aquarius paludum* (Heteroptera : Gerridae). *Applied Entomology and Zoology*, 40 (3): 461 - 466

HODEK, I. (1968): Diapause in females of *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera). *Acta Entomologica Bohemoslovaca*, 65: 422 - 435

HODEK, I. (1975): Diapause development in *Aelia acuminata* females (Heteroptera). *Věstník československé společnosti zoologické*, 39: 178 - 194

HODEK, I., HONĚK, A. (1976): Action of photoperiod at cold in diapausing *Chrysopa carnea* females. *Oecologica*, 25: 309 - 311

JONSSON, A. M., HARDING, S., BARRING, L., RAVN, H. P. (2007): Impact of climate change on population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden. *Agricultural and Forest Meteorology*, 146: 70 - 81

- JONSSON, A. M., APPELBERG, G., HARDING, S., BARRING, L.** (2009): Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology*, 15: 486 - 499
- JONSSON, A. M., HARDING, S., KROKENE, P., LANGE, H., LINDELOW A., OKLAND, B., RAVN, H. P., SCHROEDER, L. M.** (2011): Modelling the potential impact of global warming on *Ips typographus* voltinism and reproductive diapause. *Climate Change*, 109: 695 - 718
- KAUSRUD, K., GRÉGOIRE, J. C., SKARPAAS, O., ERBILGIN, N., GILBERT, M., OKLAND, B., STENSETH, N. C.** (2011): Trees Wanted—Dead or Alive! Host Selection and Population Dynamics in Tree-Killing Bark Beetles. *Plos One*, 6: e18274
- KAUSRUD, K., OKLAND, B., SKARPAAS, O., GRÉGOIRE, J. C., ERBILGIN, N., STENSETH, N. C.** (2012): Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews*, 87: 34 - 51
- KAUTZ, M., DWORSCHAK, K., GRUPPE, A., SCHOPF, R.** (2011): Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle infestations in epidemic and non-epidemic conditions. *Forest Ecology and Management*, 262: 598 - 608
- KIRKENDALL, L. R.** (1983): The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 77: 293-352
- KOMONEN, A., SHROEDER, L.M., WESLIEN, J.,** (2011): *Ips typographus* population development after severe storm in a nature reserve in southern Sweden. *Journal of Applied Entomology*, 135: 132 - 141
- KREUTZ, J., VAUPEL, O., ZIMMERMANN, G.** (2004): Efficacy of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. against the spruce bark beetle, *Ips typographus* L., in the laboratory under various conditions. *Journal of Applied Entomology*, 128: 384 - 389
- MARTÍNEK, V.** (1956): Příspěvek k osvětlení problému sesterského pokolení u kůrovce *Ips typographus* L. *Sborník Československé akademie zemědělských věd - Lesnictví*, 26 (9), 615 - 643
- MARTÍNEK, V.** (1957): K otázce zakládání tzv. sesterského pokolení u kůrovce *Ips typographus* L. v horské a chlumní oblasti. *Sborník československé akademie zemědělských věd - Lesnictví* 3 (10): 687 - 722
- MARTÍNEK, V.** (1961): Problém natality a gradace kůrovce *Ips typographus* L. ve střední Evropě - Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, Ročník 71/1961. Řada MPV. Sešit 3.
- PECHACEK, P., KRISTIN, A.** (2004): Comparative diets of adult and young three-toed woodpeckers in a European alpine forest community. *Journal of Wildlife Management*, 68 (3): 683 - 693

- SALLÉ, A., BAYLAC, M., LIEUTIER, F.** (2005) Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level. *Agricultural and Forest Entomology*, 7: 297-306
- SKUHRAVÝ, V.** (2002): *Lýkožrout smrkový (Ips typographus) a jeho kalamity – Agrospoj*, Praha, 196 p.
- TAUBER, M.J., TAUBER, C.A., MASAKI, S.** (1986): *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, Oxford. 411 p
- WERMELINGER, B., SEIFERT, M.**, (1998): Analysis of temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 122: 185-191
- WERMELINGER, B., SEIFERT, M.**, (1999): Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecological Entomology*, 24: 103-110
- WERMELINGER, B.** (2002) Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. *Journal of Applied Entomology*, 162: 521-527
- WERMELINGER, B.** (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*-a review of recent research. *Forest Ecology and Management* 202: 67-82
- WESLIEN, J.** (1994): Interactions within and between species at different densities of the bark beetle *Ips typographus* and its predator *Thanasimus formicarius*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 71 (2): 133 - 143
- WESLIEN, J., SCHROEDER L. M.** (1999): Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management* 115: 267 - 275
- ZAHRADNÍK, P.** (2004): *Ochrana smrčín proti kůrovcům*. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, 39 p.
- ZAHRADNÍK, P., KNÍŽEK, M.** (2007): *Lýkožrout smrkový Ips typographus (L.)*. Lesnická práce - Příloha 4 : I - VIII
- ZUMR, V., SOLDÁN, T.** (1981) Reproductive cycles of *Ips typographus*, *I. amitinus* and *Pityogenes chalcographus* (Coleoptera, Scolytidae). *Acta entomologica Bohemoslovaca*, 78: 280 - 289
- ZUMR, V.** (1982): Hibernation of spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in soil litter in natural and cultivated *Picea* stands. *Acta entomologica Bohemoslovaca*, 79: 161 - 166
- ZUMR, V.** (1985): *Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (Ips typographus) a ochrana proti němu*. Academia, Praha, 124 p.

ZUMR, V. (1995): Lýkožrout smrkový – biologie, prevence a metody boje. Matice lesnická, Písek, 132 p.