

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie



**Změna velikosti tukového tělesa
během zimování *Ips typographus*
(Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)**

Diplomová práce

Autor: Bc. Iva Křížová

Školitel: Mgr. Karolina Lukášová, Ph.D.

Praha 2015

Czech University of Life Sciences Prague

Faculty of Forestry and Wood Sciences

Department of Forest Protection and Entomology



**Changes in fat body size
of *Ips typographus* during overwintering
(Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)**

Thesis

Author: Bc. Iva Křížová

Supervisor: Mgr. Karolina Lukášová, Ph.D.

Prague 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že diplomovou práci na téma Změna velikosti tukového tělesa během zimování *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) jsem vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Karoliny Lukášové, Ph.D. a s použitím odborné literatury a dalších zdrojů, které jsou uvedeny v seznamu použité literatury.

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

V dne

Podpis autora.....

Poděkování

Ráda bych poděkovala mé vedoucí diplomové práce Mgr. Karolině Lukášové, Ph.D. za velkou ochotu, trpělivost a odborné vedení během zpracování diplomové práce.

Dále bych chtěla poděkovat mé rodině a přátelům nejen za podporu při zpracování této práci, ale i v průběhu celého studia.

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ochrany lesa a entomologie

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Iva Křížová

Lesní inženýrství

Název práce

Změna velikosti tukového tělesa během zimování *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)

Název anglicky

Changes in fat body size of *Ips typographus* during overwintering (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)

Cíle práce

Určit množství tuku v těle jedinců *Ips typographus* před, po a během přezimování a korigovat tuto hodnotu s velikostí těla brouků.

Metodika

Obsah tuku bude zkoumán u mateřské generace a 3x během paralelního výzkumu zimní mortality lýkožroutů (před zahrabáním do hrabanky, během přezimování a po jeho ukončení) u 2x25-30 brouků z každé studované lokality (Krkonoše, Šumava, Libavá, Beskydy). Tělo hmyzu bude nejprve vysušeno (48 hodin při 50-60° C) a zváží se jeho suchá hmotnost. Následně bude vysušené tělo ponořeno na 48 hodin do silného rozpouštědla tuků (směs chloroformu a diethyletheru). Poté bude tělo opět vysušeno (48 hodin při 50-60°C) a změřena jeho "libová" suchá hmotnost. Rozdíl mezi "libovou" suchou hmotností a suchou hmotností jedince je právě obsah (hmotnost) tuku v těle. Protože různě velcí jedinci mají různou hmotnost těla a tedy i obsah (hmotnost) tuku, je třeba při zpracování dat obsah tuku korigovat na velikost jedince, proto bude změřena délka krovky každého analyzovaného jedince, která bude při analýze dat sloužit jako kovariáta. K měření hmotností budou použity analytické váhy s přesností 0,01 mg. K měření délky krovky bude použita digitální šuplera. Výsledky budou statisticky vyhodnoceny a graficky vyjádřeny v programu Statistica 8.0 a Microsoft Excel 2007.

Doporučený rozsah práce

40 stran

Klíčová slova

Ips typographus, přezimování, strukturální velikost těla, tukové těleso, kondice

Doporučené zdroje informací

- ANNILA E. 1969: Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Annales Zoologici Fennici* 6: 161-208.
- ARRESE E. L. & SOULAGES J. L. 2010: Insect Fat Body: Energy, Metabolism, and Regulation. *Annual Review of Entomology* 55: 207-225.
- BOTTERWEG P. F. 1982: Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Journal of Applied Entomology* 94: 466-489.
- HAHN D. A. & DENLINGER D. L. 2007: Meeting the energetic demands of insect diapause: Nutrient storage and utilization. *Journal of Insect Physiology* 53: 760-773.
- LEASE H. & WOLF B. 2011: Lipid content of terrestrial arthropods in relation to body size, phylogeny, ontogeny and sex. *Physiological Entomology* 36: 29-35
- NOVÁK V. & MARTÍNEK V. 1953: Zimování kůrovce. *Lesnická Práce* 32: 28-33.
- SCHOPF A. 1989: Die Wirkung der Photoperiode auf die Induktion der Imaginaldiapause von *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 107: 275-288.
- 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.
- ZUMR V. 1982: Hibernation of spruce bark beetle *Ips typographus* (Col.; Scolytidae) in soil litter in natural and cultivated *Picea* stands. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 79: 161-166.

Předběžný termín obhajoby

2014/06 (červen)

Vedoucí práce

Mgr. Karolína Lukášová, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 13. 3. 2013

prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 13. 3. 2013

prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 16. 03. 2015

Abstrakt

Diplomová práce se zabývá změnami obsahu tukového tělesa u lýkožrouta smrkového *Ips typographus* během zimování na základě terénních a laboratorních výsledků. Odběry lýkožroutů probíhaly na čtyřech lokalitách ve dvou letech. V roce 2012-2013 byli lýkožrouti odebráni z lokality Libavá, Horní Planá, Pec pod Sněžkou a Jeseníky. V následujícím roce 2013-2014 byla kvůli nedostatku kůrovcového dříví nahrazena lokalita Jeseníky lokalitou Podolánky. Lýkožrouti byli odebráni z napadených špalků a na podzim v klíčkách zakopáni pod zem pro simulaci přezimování v přirozených podmínkách. Kontroly a analýzy probíhaly před zimováním, v jeho průběhu a po skončení zimování. Následně byli lýkožrouti podle jednotlivých lokalit a odběrů roztrženi a vysušeni. Byla zvážena suchá hmotnost každého jednotlivce a změřena délka krovky. Bylo potřeba se zbavit tukového tělesa obsaženého v těle hmyzu. K tomuto procesu byl použit roztok chloroformu a nestabilizovaného diethyletheru, který celé tukové těleso rozpustil. Lýkožrouti byli poté opět vysušeni a byla u nich zvážena tzv. „libová“ hmotnost. Rozdílem těchto dvou hmotností (suchá a libová hmotnost) vyšel obsah tukového tělesa u jednotlivých lýkožroutů smrkových. Tuto hodnotu bylo třeba korigovat na velikost jedince, proto byla použita délka krovky jako kovariáta.

Obsah tuku vztažený k délce krovky se v naší studii pohyboval mezi 0,027 mg a 1,194 mg. Ze zjištěných výsledků vyplývá, že obsah tukového tělesa statisticky signifikantně v průběhu zimování klesá. Na všech lokalitách (s výjimkou Jeseníku) byl zjištěn průkazně vyšší obsah tuku u jedinců před zimováním nežli na konci diapauzy. V obou sledovaných sezónách nebyl prokázán signifikantní rozdíl v obsahu tukového tělesa u dceřiných jedinců na konci zimování, ačkoli byly v letech 2012-2013 průkazně nižší teploty během přezimování lýkožroutů. V průměru ztrácejí lýkožrouti *Ips typographus* zimující v hrabance kolem 55,8 % obsahu tukového tělesa.

Klíčová slova: lýkožrout smrkový, přezimování, strukturní velikost těla, tukové těleso, kondice

Abstract

The Master thesis deals with changes in the content of the fat body in case of European spruce bark beetle *Ips typographus* during overwintering on the basis of field and laboratory results. Collection of bark beetles samples were realized in four locations during time base of two years. Between 2012 and 2013 bark beetles were collected in Libavá, Horní Plana, Pec pod Sněžkou and Jeseníky. In the following years 2013-2014 due to lack of wood infested by bark beetle habitat Jeseníky was replaced with area of Podolánky. The bark beetles were removed from infested logs and for autumn in small cages buried underground for simulating the overwintering in natural conditions. Examination and analysis were carried out before, during and after overwintering. Subsequently beetles were based on locations and collection classified and drained. The dry weight and measured elytrae's length of each individual were taken into consideration. It was necessary to get rid of the fat body contained in the body of the insect. For this process a solution of chloroform and diethyl ether un-stabilized was used, which dissolved the whole body fat. After that the bark beetles were re-dried and was weighed their so called "lean" weight. The difference between these two weights (dry and lean weight) gave the amount of fat body content of individual beetles. This value was necessary to revise to the size of the individuals; therefore, the length of elytrae was used as a covariate.

The fat content relative to the length of the elytrae in our study ranged between 0.027 mg and 1.194 mg. The results show that the content of the fat body statistically significantly decreases during overwintering. At all locations (except Jeseník) showed a significantly higher content of fat in individuals before overwintering than at the end of diapause. In both seasons was not significant difference in the content of the fat body by the offspring generation at the end of overwintering beetles although in 2012-2013 were significantly lower temperatures during hibernation of the bark beetles. On average, the bark beetle *Ips typographus* lose during overwintering in forest litter around 55.8% of its fat body.

Key words: spruce bark beetle, overwintering, structural body size, fat body, fitness

Obsah

1. Úvod	10
2. Cíle	12
3. Literární přehled	13
3.1. Výskyt a význam lýkožrouta smrkového (<i>Ips typographus</i>).....	13
3.2. Životní cyklus	13
3.3. Přezimování	16
4. Metodika.....	18
4.1. Studijní lokality	18
4.1.1. Horní Planá	18
4.1.2. Pec pod Sněžkou	19
4.1.3. Libavá	20
4.1.4. Jeseník.....	20
4.1.5. Podolánky	21
4.2. Terénní práce	21
4.3. Laboratorní analýza	23
5. Výsledky.....	25
5.1 Přezimování 2012-2013.....	25
5.2 Přezimování 2013-2014.....	30
5.3 Srovnání obsahu tukového tělesa u <i>I. typographus</i> v průběhu 2 sezón.....	35
6. Diskuse	37
7. Závěry.....	40
8. Literární zdroje	41

1. Úvod

Ips typographus (Linnaeus, 1758) je významný lesní škůdce, který hojně napadá smrkové porosty v Eurasii (Christiansen & Bakke 1988). Dříve byl znám jako škůdce vysokohorských smrčín, kde napadal staré a oslabené stromy a působil jako prostředek k obnovení porostů. V dnešní době se vyskytuje i v nižších polohách a často napadá smrkové monokultury, které byly vysázeny jako náhrada původních smíšených lesů. Pokud v lesním ekosystému dojde k narušení, může dojít k přemnožení lýkožrouta a rozsáhlým kalamitám. Celkové těžby kvůli hmyzím škůdcům dosáhly v letech 2003-2013 výše 16,48 milionu m³ (Zelená zpráva MZe 2013). Velkou část tohoto celkového objemu tvoří právě dříví napadené smrkovými kůrovci včetně lýkožrouta smrkového.

Jako nejvýznamnější podkorní škůdce byl už mnohokrát popsán, např. Quaschik 1953; Forst et al. 1966 a 1985; Novák et al. 1986 a mnoho dalších. Již je dobře znám jeho životní cyklus a bionomie, víme jaká obranná a preventivní opatření použít, ale ohledně průběhu přezimování nemáme stále ještě mnoho přesných informací. Právě znalost mortality a míry zpracování tukových zásob během zimování nám může pomoci zpřesnit a zefektivnit instalaci obranných opatření před výletem lýkožroutů ze zimovišť.

Přezimování je klidová fáze, kterou někteří živočichové přečkávají nepříznivé období roku. Při tomto procesu se zpomaluje celý metabolismus. Většinou v tomto období nedochází k požívání potravy a živočich čerpá z uložených zásob. U lýkožrouta smrkového jsou těmito energetickými zásobami tuky a glykogen. Obsah tohoto tukového tělesa je přibližně třikrát vyšší před zimováním než v červenci a může tvořit jednu pětinu až jednu desetinu suché hmotnosti těla (Kula 2014).

Diapauza je u středoevropských brouků indukovaná, když délka světelného dne poklesne pod 16 hod (Doležal & Sehnal 2007), což v našich podmínkách odpovídá polovině srpna (Schopf 1985, 1989). Od této doby se dospělci začínají krmit (Lobinger 1994), a vytvářejí si tedy mocnější tukové těleso. Lýkožrout smrkový přezimuje většinou v hrabance ve stádiu dospělého. Může však přezimovat i ve stádiu larvy nebo kukly (Quaschik 1953). Tato nedospělá stadia přezimují vždy v kůře stromu (Doležal 2002). Dospělci mohou nepříznivé období přežít také pod kůrou stromu (Doležal & Sehnal 2007), avšak vyhýbají se vlhkému lýku.

Celkový průběh zimování ovlivňuje spousta faktorů, od teploty přes světelnou délku dne až po působení široce rozšířených parazitoidů, kteří napadají přezimující jedince. Podrob-

né informace ohledně ovlivňujících faktorů přežívání a mortality lýkožrouta během přezimování nejsou zatím známy a je potřeba toto téma lépe prozkoumat a objasnit.

V době přezimování neprobíhá žádná letová aktivita, tudíž je to nejlepší doba pro kontrolu tukového tělesa. V mé diplomové práci jsem se zaměřila na zatím neprozkoumané téma u lýkožrouta smrkového a to, jak se mění tukové těleso u jedinců z různých lokalit a v různých fázích přezimování (před, během a po) a v rozdílných sezónách.

2. Cíle

1. Určit množství tuku v těle jedinců *Ips typographus* před, po a během přezimování v hrabance.
2. Korigovat získané hodnoty s velikostí jedinců (délkou krovky).
3. Srovnat množství tuku na jednotlivých lokalitách a mezi dvěma lety výzkumu.

3. Literární přehled

3.1. Výskyt a význam lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*)

Lýkožrout smrkový byl poprvé popsán v roce 1758 švédským přírodovědcem a lékařem Carlem von Lineé a byl zařazen do třídy Hmyz (Insecta), do řádu Brouci (Coleoptera), čeled' nosatcovití (Curculionidae), rod *Ips*, druh lýkožrout smrkový *Ips typographus* (Forst et al. 1985).

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je přirozeným obyvatelům lesů. K jeho kalamitnímu přemnožení (Obr. 1., 2.) dochází až po narušení porostů abiotickými činiteli (větrné kalamity, sněhové kalamity, sucho atp.) nebo působením civilizačních vlivů (průmyslové emise nebo výsadba smrkových monokultur). Tento drobný lýkožrout je dnes známý jako jeden z největších škůdců smrkových monokultur v Evropě (kromě Velké Británie). K zamezení větších škod je potřeba početnost lýkožrouta regulovat a poznávat jeho chování a životní cyklus.

Lýkožrout byl původně škodlivým druhem smrkových porostů ve vysokých polohách. Postupem času se stáhl i do nižších poloh, kde napadá zvláště smrkové monokultury a preferuje jednoznačně porosty jižní až jihozápadní expozice, které bývají dostatečně osluněné. Nejčastěji jsou napadené smrky ve věku 70-100 let (Wermelinger 2004). Je to typický sekundární škůdce, který vyhledává oslabené nebo poraněné stromy, ale také čerstvě vytěžené dříví a polomy. Při přemnožení napadá i neosluněné zdravé porosty, popř. modřín a borovici, kde se stává primárním škůdcem (Holuša & Liška 2002).

Dospělec *I. typographus* je drobný lesklý černohnědý brouk, který měří 4,8 - 5,5 mm. Povrch celého jeho těla pokrývají nažloutlé chloupky, přičemž samice mívají toto ochlupení hustější a uspořádanější. Tykadla jsou paličkovitého tvaru s lomeným švem. Štít, který je v přední části těla v oblasti hlavy hrbolatý, v zadní části v oblasti zadečku tečkovaný (Pfeffer 1955). Tečky jsou uspořádané do řádků, mezi nimiž jsou hladké mezery. V zadní části vystupuje štít do tzv. zubů. Lýkožrout smrkový má na každé straně čtyři zuby, z nichž nejdelší je třetí zub odshora (Pfeffer 1993).

3.2. Životní cyklus

Lýkožrout smrkový mívá v našich podmínkách obvykle dvě generace do roka, ve vyšších polohách jednu. Pokud je počasí velmi příznivé a teplé, může se stát, že jsou i tři generace do roka (Zahradník & Knížek 2007).

Celý vývoj tohoto lýkožrouta je vázán na lýko, které vyhledávají pomocí semiochemiálií vylučovanými hostitelskou dřevinou. Látky, které lýkožrouty lákají, jsou např. pineny, kamfén, carén, limonen (Lindelöw et al. 1992).



Obr. 1: Následky přemnožení lýkožrouta smrkového na Slovensku (photo: Křížová)



Obr. 2: Následky přemnožení lýkožrouta na Šumavě (photo: Křížová)

Na jaře se začínají nejdříve rojit samci a poté samice (Botterweg 1982). Samci jsou lákáni již zmíněnými semiochemikáliemi a nalétávají na stromy, které jsou poškozené či chřadnou. Právě tito jedinci jsou nevhodnější pro napadení (často jsou stresované václavkou smrkovou) (Holuša & Liška 2002).

Samci vyhledávají slabší místo v kůře, např. pod šupinou kůry a zavrtávají se. Celý tento proces nalétávání a zavrtávání je velmi složitý a pro imago nebezpečný. Když se samec

začne zavrtávat pod kůru a naruší pryskyřičné kanálky, strom aktivuje tzv. základní obranu a produkuje velké množství pryskyřice, která zalévá nemalý počet jedinců. Pouze 15-20 % samců je při kolonizaci dřeviny úspěšných (Forst 1966). Když je strom již stresován, např. václavkou smrkovou, jeho obrana je slabší. Pokud však při kalamitě naletí na strom i několik tisíc jedinců, strom nemá šanci se ubránit a podléhá (Skuhravý 2002).

Když se kolonizace zdaří, vytvářejí samci snubní komůrku a produkují agregační feromon, což je výměšek z trávicího ústrojí. Tento feromon láká obě pohlaví k osídlení napadeného stromu. Po přiletu samic začíná kopulace. Lýkožrout smrkový je polygamní a na jednoho samce připadají 2 až 3 samice. Po páření začínají samice hloubit matečné chodby, kde po stranách kladou vajíčka (Wermelinger 2004). Za jeden den naklade jedna samice jedno až dvě vajíčka, přičemž celkově vyprodukuje 50 až 80 vajíček. Vajíčka jsou oválného tvaru, bílá, lesklá a 0,6 - 1,0 mm veliká. Po 6-18 dnech se z vajíček líhnou larvy. Larvy jsou dlouhé 4-5 mm, beznohé, rohlíčkovitého tvaru se silně chitinizovanou hlavou. Larvy vytváří požerky, které se nazývají larvální chodby a jsou kolmé na mateční chodby. Na konci této chodby si larvy vykusují kukelnou komůrku, kde se kuklí. Kukla je dlouhá 5-6 mm, bílá a jsou u ní patrné všechny budoucí vnější orgány. Pokud si kuklu dobře prohlédneme, můžeme na jejím konci na zadečku nalézt dva krátké trny. Období kukly trvá zhruba 8 dní. Poté se vylíhne dospělec, který je zpočátku celý bílý, poté žlutne, tmavne a pohlavně dozrává, nazývá se také „zlatý brouk“. Tito jedinci provádí tzv. úživný žír, díky jemuž pohlavně dozrávají a vyvíjí se jim svalovina potřebná k letu. Tento žír trvá 2 a více týdnů (Doležal, 2002) a může být uskutečněn na mateřském stromě nebo mohou imaga přelétnout na jiný strom a tam svůj vývoj dokončit. Po absolvování žíru jsou lýkožrouti už dospělí a mají typickou hnědočernou barvu.

Celkový vývoj lýkožrouta od závrtového otvoru až po ukončení úživného žíru trvá zpravidla 6-10 týdnů. Poměr pohlaví nové generace je zhruba 1:1 (Wermelinger 2004). V teplejších oblastech se může zhruba za 2 až 3 týdny po kopulaci a snůšky vajíček objevovat další líhnutí tzv. „paralelní generace“ nebo také „sesterské rojení“. Je to stav, kdy dochází k přerojování samic na stejný nebo jiný strom, kde po generačním žíru pokračují bez další kopulace v kladení vajíček (Novák et al., 1986). Počet vajíček je však nižší než u mateřské generace. Tyto sesterské generace zakládá 10 až 90 % samic.

3.3. Přezimování

Mezi nejdůležitější fyziologické děje, které ovlivňují řadu vnějších faktorů u hmyzích organismů je teplota (Novák & Martínek 1953; Kodrik 2004). Bezobratlí nejsou schopni automaticky řídit a kontrolovat svoji teplotu, jsou závislí na teplotě vnějšího prostředí. Veškeré změny teplot se u nich projevují na intenzitě metabolismu (Kodrik 2004). U některých druhů se vyskytují adaptační mechanismy na extrémní teploty a na změny teplot.

Jednou z těchto strategií je přežívání nízkých teplot, které dělíme na dva druhy. První jsou druhy tolerující zmrznutí (freezing-tolerance), kdy dochází k zmrznutí mezibuněčných tekutin, přičemž ale nedojde k poškození buněčných struktur.

Druhou skupinou jsou druhy, které se vyhýbají zmrznutí (freezing-avoidance), u kterých dochází k nahromadění kryoprotektantu (což je látka zabraňující zmrznutí). Větší množství těchto látek zvyšuje odolnosti proti chladu, protože se snižuje teplotní bod, kdy dojde k zmrznutí tělních tekutin. Kryoprotektanty jsou nejčastěji glyceroly, polyoly a aminokyseliny (Košťál 2006).

Základním termínem pro jakékoliv potlačení vývoje, obvykle doprovázené utlumením metabolismu, je dormance. Dormanci můžeme dále dělit na kviescenci a diapauzu. Pokud nedostatek limitujících faktorů poklesne pod fyziologický práh, jedinec se ocitá ve stavu kviescence (Košťál 2006). Jedinec zastaví či zpomalí svůj vývoj, který se opět obnoví po odeznění nepříznivých podmínek.

Diapauza je však vnitřně řízený fyziologický proces, v němž hmyz přežívá dlouhotrvající výkyvy prostředí (např. sezónní změny teploty). Může trvat i několik měsíců. Jde o geneticky založený vývojový program, který kromě navenek patrných behaviorálních změn zahrnuje i změny v produkci hormonů, snížení metabolismu, snížení či přerušování žíru, zastavení vývoje pohlavních orgánů, akumulaci látek zvyšujících chladovou odolnost atd. (Doležal 2013). Během diapauzy jedinci většinou nepřijímají potravu, a pokud ano, pak jen ve velmi malém množství (Hahn & Denlinger 2007). Zastaven je také proces rozmnožování, dochází k redukci létacích svalů a rozvoji tukového tělesa (Doležal 2002). Tukové těleso slouží mimo jiné jako zásoba energetických rezerv na překonání nepříznivých podmínek.

Diapauzu můžeme dělit do tří fází – pre-diapauza, diapauza a post-diapauza. Během pre-diapauzy pokračuje vývoj, ale díky podnětům z okolí (např. fotoperioda, teplota, vyčerpání zdroje živin, kvalita potravy, atd.) přechází jedinci do diapauzy. Post-diapauza (kviescence) nastává při změně limitujících faktorů, tak aby mohl pokračovat vývoj. Během této fáze se však vnitřními faktory (hormony) inhibuje vývoj. Inhibice slouží například k zabránění před-

časného vývoje při krátkodobě zvýšených jarních teplotách (Košťál 2006). U lýkožrouta smrkového zahrnuje období dormance jak kviescenci, tak i diapauzu.

Rozhodujícím faktorem, který má vliv na vývoj jedince, ovlivňuje řadu fyziologických dějů, a to hlavně diapauzu a kviescenci, je délka světelné části dne (Kodrik 2004). Záznam délky dne nebo noci je pro hmyzí vývoj velmi důležitý. Řada druhů hmyzu je schopna tyto veličiny vnímat, a pokud překročí určitý kritický práh, přizpůsobí své fyziologické děje, chování nebo vývoj spuštěním příslušného programu (Doležal & Sehnal 2007). Jak podstatná je fotoperioda pro lýkožrouty, se přesně neví, výzkumy na toto téma stále pokračují. Délku dne jsou přezimující jedinci zřejmě schopni sledovat a reagovat na změny i v případě, že povrch stromu nebo hrabanky je pokryt sněhem (Führer & Chen 1979).

Diapauza je u středoevropských brouků indukovaná, když délka světelného dne klesne pod 16 hodin. Lýkožrout smrkový patří mezi tyto druhy a zkrácením dne je jeho vývoj velmi ovlivněn. V laboratorních podmínkách bylo zjištěno, že zkrácení dne na zhruba 15 hodin zastaví reprodukci lýkožrouta (Schopf 1985, 1989). Při poměru světla a tmy 14,7:9,3 hodin se vyskytla 50% přítomnost diapauzy (Doležal & Sehnal 2007). Což v našich zeměpisných podmínkách odpovídá zhruba polovině srpna. V terénu bylo zjištěno, že dospělci se koncem sezóny již nerozmnožují, ale přelétají a pravděpodobně hledají vhodná místa pro přezimování. Začátek diapauzy je spojován především s poklesem teplot během konce září a začátkem října (Kodrik 2004). Období diapauzy je ukončeno přibližně v polovině prosince, kdy jsou přezimující jedinci ve stádiu tzv. postdiapauzní kviescence. V tomto stádiu se rozhodujícím stává teplota (Doležal & Sehnal 2007). I v období diapauzy potřebují jedinci energii. Nejdůležitějším zdrojem energie při diapauze jsou lipidy, sacharidy a proteiny. (Bartošová 2010). Jak již bylo zmíněno, tyto látky se shromažďují v tukovém tělese. Většina druhů hmyzu potřebuje velké množství energie na let. V období, kdy je nutné vynaložit zvýšené množství živin na přežití v nepříznivých podmínkách, se však energeticky náročný let stává nevýhodou. Často proto během diapauzy dochází k redukci, neboli atrofii létacích svalů a poklesu aktivity mitochondriálních enzymů, které dodávají energii pro svaly (Doležal 2013). Jedinci lýkožrouta smrkového ztratí během přezimování 40-50 % ze svých celkových lipidů (Botterweg 1982).

Při diapauze nejsou veškeré životní funkce zcela zastaveny. Pokud je teplo a sluneční záření ohřívá kůru, a tudíž zvyšuje teplotní hodnoty v lýku, kde imaga přezimují, vyskytují se i případy, kdy lýkožrouti za teplejšího období přijímají potravu (Annala 1969). Pohybová aktivita jedinců je však stále omezena již zmíněnou atrofií létací svaloviny (Dvořák & Sehnal 2007).

4. Metodika

4.1. Studijní lokality

Ke studiu zimní mortality lýkožroutů byly v roce 2012 i 2013 vybrány 4 lokality s vyššími populačními hustotami *I. typographus* (Tab. 1) v České republice:

Tabulka 1: Studijní lokality

Lokalita	GPS	Nadmořská výška	Rok studia
Horní Planá	49°04'02"N, 13°25'59"E	1140 m n. m.	2012-2014
Pec pod Sněžkou	50°43'26"N, 15°44'51"E	1000 m n. m.	2012-2014
Libavá	49°41'21"N, 17°37'11"E	600 m n. m.	2012-2014
Jeseník	50°12'20"N, 17°10'50"E	460 m n. m.	2012-2013
Podolánky	49°28'05"N, 18°21'13"E	700 m n. m.	2013-2014

Lokalitu Jeseník jsme bohužel v roce 2013-2014 museli vyloučit. Na této ploše bylo v roce 2013 zlikvidováno ohnisko kůrovcového kola a nebyl dostatek kůrovcového dříví pro naše účely. Jeseníky jsme pro přezimování v 2013-2014 nahradili lokalitou Podolánky.

4.1.1. Horní Planá

Lokalita se vyskytuje na Šumavě v srdci NP mezi obcemi Srní a Prášíly. Národní park Šumava je největší NP České republiky se svou rozlohou 68 064 ha. Chráněné pásmo NP tvořené CHKO Šumava je 99 624 ha rozlehlé. Lesy jsou zastoupeny 80 %.

Šumava se nachází v oblasti přechodného středoevropského klimatu a podle klimatického členění ČR patří hlavní část pohoří do chladné klimatické oblasti. Zdejší podnebí má přechodný ráz, uplatňují se zde vlivy oceánského i kontinentálního klimatu, tzn. že jsou zde v průběhu roku poměrně malé teplotní výkyvy a poměrně vysoké srážky.

Teplotní gradient se mění především s nadmořskou výškou (průměrné teploty jsou ve výšce 750 m n. m. ca 6 °C a v 1300 m n. m. asi 3 °C), ovšem v terénních depresích a horských údolích (např. horní tok Vltavy a Otavy) jsou vlivem teplotních inverzí teploty výrazně nižší než na vrcholech a hřebenech nad hladinou inverze. Nejchladnějším měsícem bývá leden, nejteplejším červenec. Období s průměrnou teplotou <- 0°C začíná v nejvyšších polohách počátkem listopadu (koncem října) a končí na konci března, popř. v dubnu (zima trvá 5 měsíců, ranní mrazíky trvají ještě o dva měsíce déle).

Celkové množství srážek se také zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou, přičemž největší je v centrální části Šumavy (Březník 1486-1552 mm v třicetiletém průměru) a liší se samozřejmě na návětrné a závětrné straně pohoří.

Na vývoj vegetace má velký vliv trvání a mocnost sněhu. Na jeho množství má vliv nadmořská výška a také mezoreliéf (nejvíce sněhu je v nejvyšších polohách příhraničního hřebene, nejméně na severovýchodním okraji Šumavy). Souvislá sněhová pokrývka leží v nejvyšších polohách 120-150 dní. Pohybující se sníh (laviny, plazivý sníh, sněhové závalky), který má vliv na utváření vegetace, nalezneme na Šumavě pouze na karových stěnách. Ve vrcholových polohách a v místech teplotních inverzí značně působí mlha, na vrcholcích a hřebenech je významným faktorem působícím na vegetaci vítr a námraza (<http://www.npsumava.cz>).

4.1.2. Pec pod Sněžkou

Místo naší lokality se nachází mezi řekami Úpa a Jelení potok, kousek od města Pec pod Sněžkou. Pec pod Sněžkou je město v Královéhradeckém kraji na severovýchodě Čech. Město leží v Krkonoších na řece Úpě a Zeleném potoku. Má přibližně šest set obyvatel a rozlohu 5214 ha. Průměrná roční teplota činí cca 7°C, roční srážky dosahují zhruba 802 mm (dokonce 1 405 mm srážek ročně). Nejvyšší úhrn srážek v Krkonoších je na většině míst v srpnu, v důsledku západního proudění a četných bouřek. Nejnižší srážky jsou naopak v jarních měsících (s minimem v březnu) (www.krnap.cz/prirodni-pomery).

Krkonoše jsou nejvyšším hercynským pohořím, rozkládajícím se těsně nad 50. rovnoběžkou s. š. Tvoří přirozený horský val, na který po tisíciletí naráží vlhké a studené západní větrné proudění od Atlantiku. To se projevuje vysokým množstvím dešťových a sněhových srážek a nízkými teplotami. Klima Krkonoš je proto vlhčí, chladnější a drsnější než v Tatrách nebo na Šumavě a má výrazně oceánický charakter. Vedle výrazného střídání ročních období je pro počasí v Krkonoších příznačná jeho silná proměnlivost v krátkých časových úsecích) (www.krnap.cz/prirodni-pomery).

Slunečné a teplé počasí je zejména při podzimních a zimních teplotních inverzích. V hřebenových partiích se často vyskytují mlhy, zejména koncem podzimu a v zimě, kdy se jedná převážně o nízkou oblačnost. V důsledku toho jsou běžně doprovázeny deštěm, námrazou i dosti silným větrem.

Průměrné srážky na tomto území dosahují 105 mm a průměrné teploty 4,3°C (<http://www.krnap.cz>; <http://www.in-pocasi.cz/archiv/stanice>).

4.1.3. Libavá

Studijní lokalita se vyskytuje ve Vojenském výcvikovém prostoru Libavá. Toto území se nachází v Olomouckém kraji v severovýchodní části České republiky – asi 25 kilometrů severovýchodně od Olomouce.

Celková rozloha vojenského újezdu je 32 733 ha (327,33 km²). Svou rozlohou je tedy druhým největším vojenským újezdem v České republice. Vojenský prostor Libavá je krajina s cennými biotopy, výskytem zvláště chráněných druhů rostlin i živočichů, s celou řadou přírodě blízkých lokalit. Vyskytuje se zde přírodní rezervace a Evropsky významné lokality jako např. Květnaté bučiny, Dubohabřiny aj. Území je také součástí Natury 2000 a je významnou Ptačí oblastí. Celý vojenský újezd je z ekologického hlediska velice stabilní území s minimálním poškozením přírody a krajiny (<http://www.cizp.cz>).

Průměrná denní teplota ve vegetačním období od dubna do září je 12°C. Roční úhrn srážek dosahuje v průměru 863 mm. Jedná se tedy o oblast mírně teplou a vlhkou (<http://www.libavsko.eu>).

4.1.4. Jeseník

Další plocha se nachází mezi Javoříckým potokem a městem Jeseník. Jeseník je slezské lázeňské okresní město v Olomouckém kraji, 71 km severně od Olomouce na soutoku Bělé a Staříče. Město leží v nadmořské výšce 432 m n. m. s katastrální výměrou 38,22 km².

Významnou oblastí je CHKO Jeseníky o rozloze 740 km². Nejvyšším bodem je vrchol Pradědu s nadmořskou výškou 1491 m n. m. Území je z 80 % pokryto lesy, převážně druhotnými smrčínami nebo bučinami s mozaikovitě zachovalými zbytky přírodních lesů. Nejcenější území chráněné krajinné oblasti jsou chráněna ve 4 národních přírodních rezervacích (Praděd, Šerák - Keprník, Rejvíz, Rašeliniště Skřítek), 19 přírodních rezervacích a 6 přírodních památkách (www.jeseniky.org).

CHKO Jeseníky leží na rozhraní dvou klimatických oblastí. Západní hranice kontinentálního klimatu se zde setkává s doznívajícími vlivy klimatu atlantického. Vyznačuje se vysokou relativní vlhkostí a převládajícím západním větrným prouděním, které přináší značné množství srážek (jeseniky.ochranaprirody.cz). Průměrná teplota v Jeseníku je 1,4°C. Roční úhrn srážek zde průměrně činí 1474 mm (<http://jeseniky.ochranaprirody.cz>).

4.1.5. Podolánky

Přírodní rezervaci V Podolánkách tvoří podmáčená smrčina na rašeliništi, která zaujímá k jihu mírně ukloněný náplavový kužel na pravém břehu Čeladenky v pramenné oblasti široce rozevřeného horního uzávěru údolí. Leží v nadmořské výšce 630 až 700 m, asi 9 km jižně od obce Čeladná v Radhošťské hornatině. Katastrální území Čeladná, osada Podolánky, okres Frýdek-Místek, CHKO Beskydy.

Podnebí Beskyd ovlivňuje jejich poloha v centrální části Evropy. Střetávají se zde vlivy oceánického a kontinentálního klimatu. Oceánické vzdušné masy přinášejí počasí s mírnou zimou, chladnějším létem, velkou oblačností a velkým množstvím srážek. Oblast Beskyd podle klimatického členění České republiky patří do kategorie oblastí chladných. Pouze malá oblast v jižní části Valaška náleží do kategorie mírně teplé oblasti (http://nature.hyperlink.cz/Beskydy/V_Podolankach.htm).

Mezi nejdůležitější faktory patří teplota, ta závisí především na nadmořské výšce daného místa. Nejnižší hodnoty teplot má Lysá hora, průměrně 2,6°C, zatímco nejnižší položené oblasti mají průměr okolo 7°C. Lysá hora, jako nejvyšší vrchol Beskyd, patří s průměrem 1390,8 mm/rok k srážkově nejbohatším lokalitám na území celé České republiky. Nejvíce srážek spadne v červnu až srpnu, nejméně v únoru a březnu. Významnou formou srážek je sníh, průměrná délka souvislé sněhové pokrývky je na hřebenech 150 až 180 dní. Beskydy patří k oblastem s nejbohatší sněhovou pokrývkou v rámci celé ČR (<http://beskydy.ochranaprirody.cz>).

4.2. Terénní práce

Na každé ze studijních lokalit byly nařezány části lapáků a stromů napadených *I. typographus* (Linnaeus, 1758) (0,5-1m dlouhé špalky). Tyto špalky byly vloženy do fotoeklektorů nebo látkových pytlů (Obr. 3), uchovávány v laboratoři a z nich během následujících 2 měsíců odebrání lýkožrouti nové generace. Jedinci byli sbíráni každý den odděleně podle zdrojových lokalit a po ukončení výletu během září byly špalky odkorněny (byly odebrány zbývající dospělci). Aby byla vyvolána u lýkožroutů diapauza, byli jedinci vloženi do skleněných Petriho misek s kousky borky a lýka a byli uloženi v chladu při 4 °C k simulaci světelné délky dne jako na konci vegetační sezóny (Obr. 4).

Před umístěním jedinců do hrabanky byli vždy vypouštěni na filtrační papír a z nich vybráni vitální a nepoškození jedinci. Dospělci byli vkládáni po skupinách (min. 35-40 jedinců) do klecí (rozměry cca 8x8 cm) vytvořených z gumového rámečku a velmi jemného pletiva,

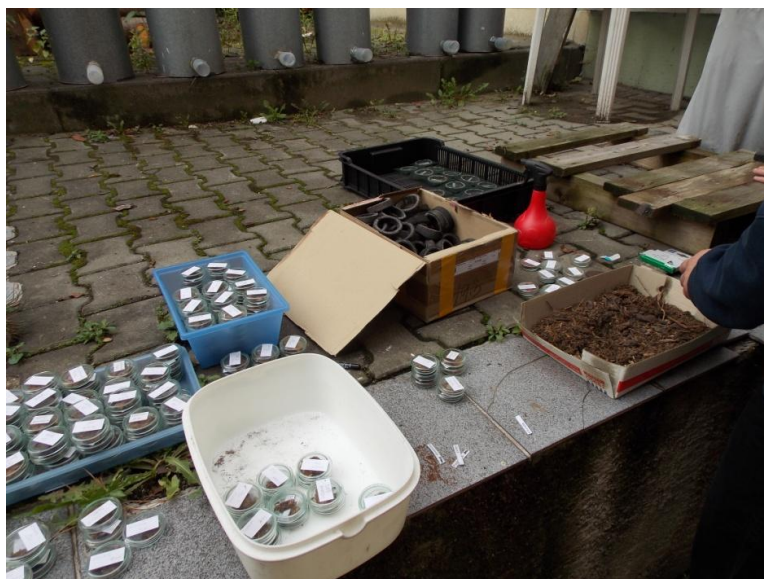
keré bylo připevněno připínáčky. Do klece byla přidána hrabanka. Klíčky byly na konci září a na konci října (podle rychlosti vývoje dceřiné generace) zakopány cca 10 cm hluboko do humusové vrstvy na lokalitě Podolánky (Moravskoslezské Beskydy, 550 m n. m.). Místo zakopání bylo označeno sprejem na třech nejbližších stromech. Na studijní lokalitě byl rovněž umístěn datalogger měřící teploty vzduchu.



Obr. 3: Fotoeklektory (vlevo) a látkové pytle (vpravo) s odebranými špalky napadenými lýkožroutem smrkovým (foto:Lukášová)



Obr.4: Odebraní lýkožrouci v Petriho miskách s kouskem borky (na štítcích označení lokality a počet jedinců) (foto:Lukášová)



Obr.5: Příprava klíček před zakopáním na simulaci přezimování (foto:Lukášová)

4.3. Laboratorní analýza

Analýza tukového tělesa jedinců *I. typographus* získaných během přezimování byla provedena dva roky po sobě (2013 a 2014). Obsah tuku byl zkoumán u mateřské generace a 3x během paralelního výzkumu zimní mortality lýkožroutů dceřiné generace (před zahrabáním do hrabanky-říjen, během přezimování-leden a po jeho ukončení-květen) u maximálního možného vzorku živých lýkožroutů z každé studované lokality.

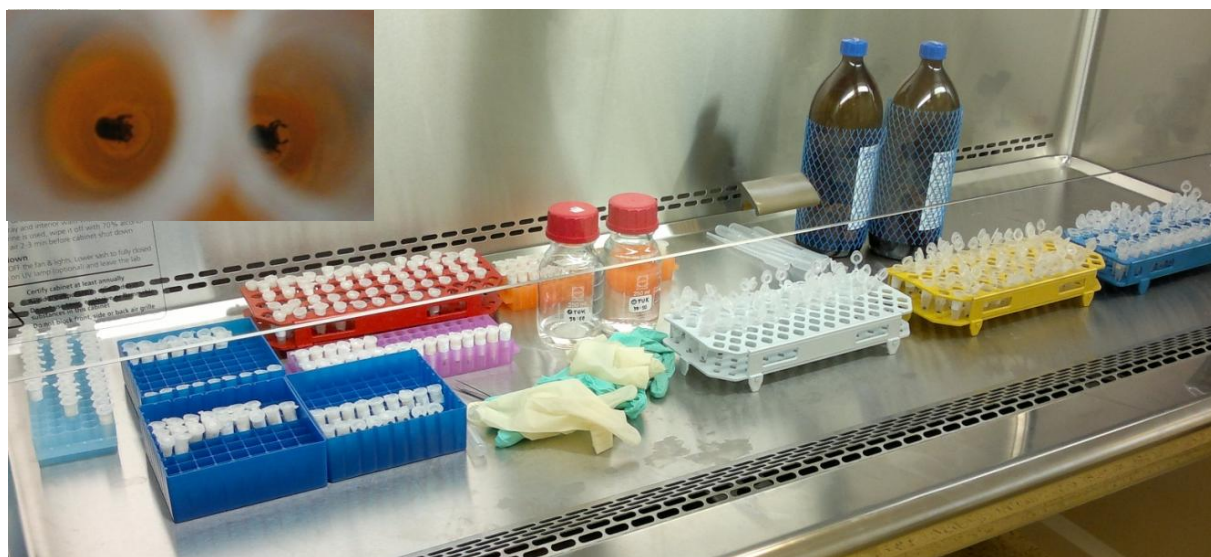
Každému jedinci byla přidělena nádobka typu Eppendorf, která se popsala odpovídající lokalitou, generací a číslem vzorku. Tělo hmyzu se nejprve vysušilo (48 hodin při 50-60°C) v sušárně a zvažila se jeho suchá hmotnost pomocí analytických vah Verkon Adventurer na přesnost 0,0001 mg (Obr. 6). U každého jedince byla změřena délka krovky pomocí stereomikroskopu s měřítkem. Následně se vysušené tělo ponořilo na 48 hodin do silného rozpouštědla tuků (Obr. 7), které rozpustilo tukové těleso obsažené v tělech lýkožroutů. Rozpouštědlo bylo směsí čistého stabilizovaného chloroformu (1% ethylalkohol CHCl₃) a nestabilizovaného diethyletheru (C₄H₁₀O) v poměru 1:1. Smícháním těchto dvou chemikálií dochází k exotermní reakci, muselo se tedy postupovat opatrně a slévat tyto látky pomalu. Poté byl každý jedinec opět vysušen (48 hodin při 50-60°) a změřena jeho „libová“ suchá hmotnost. Rozdíl mezi „libovou“ suchou hmotností a suchou hmotností jedince tvořil právě obsah (hmotnost) tuku v těle.

Kvůli rozdílným velikostem těla lýkožroutů a tedy i obsahu (hmotnosti) tuku v těle bylo potřeba při zpracování dat obsah tuku korigovat na velikost jedince. Byla změřena délka

krovky každého analyzovaného jedince a následně použita při analýze dat jako kovariáta. Po ukončení pokusů během roku 2014 byla provedena detailní statistická analýza a grafické výstupy v programu STATISTICA 12.0.



Obr. 6: Vážení hmotnosti jednotlivce (foto: Křížová)



Obr. 7: Aplikace rozpouštědla; jednotlivci (vlevo nahoře) (foto: Křížová)

5. Výsledky

Celkem bylo analyzováno 1 469 jedinců, z toho 625 v roce 2012-2013 a 844 v roce 2013-2014 (Tabulka 2 a 3).

Tabulka 2: Počet jedinců *I. typographus* analyzovaných na jednotlivých lokalitách v roce 2012-2013.

2012-2013	Mateční brouci	Dceřiní brouci před zimováním	Dceřiní brouci během přezimování	Dceřiní brouci po přezimování	Celkem
Libavá	60	60	30	28	178
Horní Planá	60	60	11	22	153
Pec pod Sněžkou	60	60	13	17	150
Jeseník	59	60	8	17	144
					625

Tabulka 3: Počet jedinců *I. typographus* analyzovaných na jednotlivých lokalitách v roce 2013-2014.

2013-2014	Mateční brouci	Dceřiní brouci před zimováním	Dceřiní brouci během přezimování	Dceřiní brouci po přezimování	Celkem
Libavá	60	60	52	39	211
Horní Planá	60	60	59	24	203
Pec pod Sněžkou	60	60	55	37	212
Podolánky	60	60	49	49	218
					844

5.1 Přezimování 2012-2013

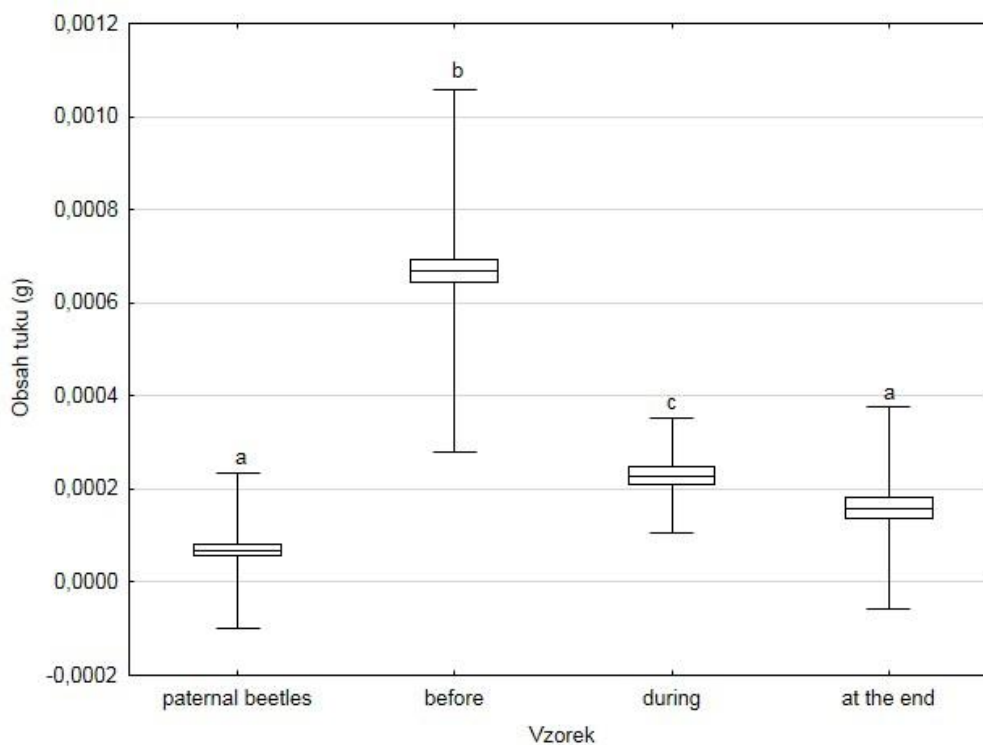
Na všech 4 lokalitách analyzovaných po ukončení přezimování v roce 2013 bylo zjištěno průkazné snižování tukových zásob v průběhu přezimování. Rozmezí obsahu tuku v těle na jednotlivých lokalitách se pohybuje v různých hodnotách. Nejmenší obsah tuku v těle měl dospělec z Libavé 0,031 mg vztaženo na délku krovky, a nejvíce obsahu tuku v těle měl lýkožrout z Horní Plané s 1,124 mg vztaženo na délku krovky.

Obsah tuku v těle (Tab. 4) lýkožrouta smrkového se u většiny vzorků statisticky průkazně snížil během zimování.

V Horní Plané byl zaznamenán pokles obsahu tuku v těle lýkožroutů během zimování, kdy byl průkazně nejnižší obsah tuku zaznamenán na konci přezimování (Shapiro-Wilk test; $W=0,87885$, $p<0,00001$, Tab. 5, Graf 1). Tento obsah tuku se lišil o 78,7 %.

Tabulka 4: Obsah tuku v zástupcích *I. typographus* analyzovaných na jednotlivých lokalitách v roce 2012-2013 v mg.

2012-2013			průměrná hodnota tuku na délku krovky (mg) ± směrodatná odchylka
Libavá	mateční brouci		0,21±0,16
		dceřiní brouci	před zimováním
	během zimování		0,06±0,07
		po zimování	0,13±0,13
Horní Planá	mateční brouci		0,06±0,08
		dceřiní brouci	před zimováním
	během zimování		0,23±0,06
		po zimování	0,16±0,11
Pec pod Sněžkou	mateční brouci		0,12±0,21
		dceřiní brouci	před zimováním
	během zimování		0,17±0,09
		po zimování	0,13±0,10
Jeseník	mateční brouci		0,15±0,17
		dceřiní brouci	před zimováním
	během zimování		0,18±0,09
		po zimování	0,19±0,08



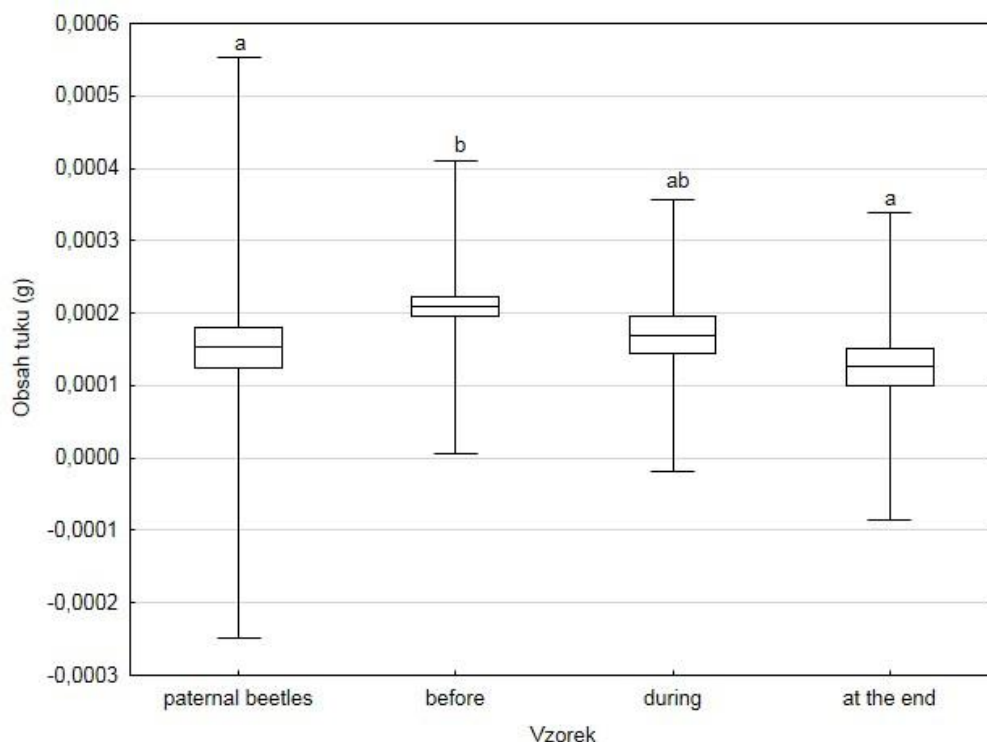
Graf 1: Změny v obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového na studijní lokalitě Horní Planá v letech 2012-2013. Paternal beetles = mateční brouci, before = dceřiní brouci před přezimováním, during = dceřiní brouci během přezimování, at the end = dceřiní brouci na konci přezimování.

Krabicový graf tvoří průměr±směrodatná chyba, svorka znázorňuje průměr±2*směrodatná odchylka.

Tabulka 5: Vícenásobné porovnání obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového ze vzorků z Horní Plané během výzkumu v letech 2012-2013.

Závislá: Celkem	Vícenásobné porovnání p hodnot (oboustr.); Celkem (Tabulka) Nezávislá (grupovací) proměnná : Brouci Kruskal-Wallisův test: $H(3, N=145) = 111,3712$ $p = 0,000$			
	paternal beetles R:33,198	before R:115,22	during R:73,545	at the end R:55,386
paternal beetles		0,000000	0,022442	0,223553
before	0,000000		0,015107	0,000000
during	0,022442	0,015107		1,000000
at the end	0,223553	0,000000	1,000000	

Obsah tuku během přezimování z jedinců získaných na lokalitě Pec pod Sněžkou neměl normální rozdělení (Shapiro-Wilk test; $W=0,75180$, $p<0,00001$). Při vícenásobném porovnání výběrů pomocí Kruskal Wallisova testu byl zjištěn signifikantní rozdíl pouze mezi dceřinými brouky před přezimováním a po přezimování (Graf 2, Tab. 6). Tuk během přezimování poklesl o 35 %.



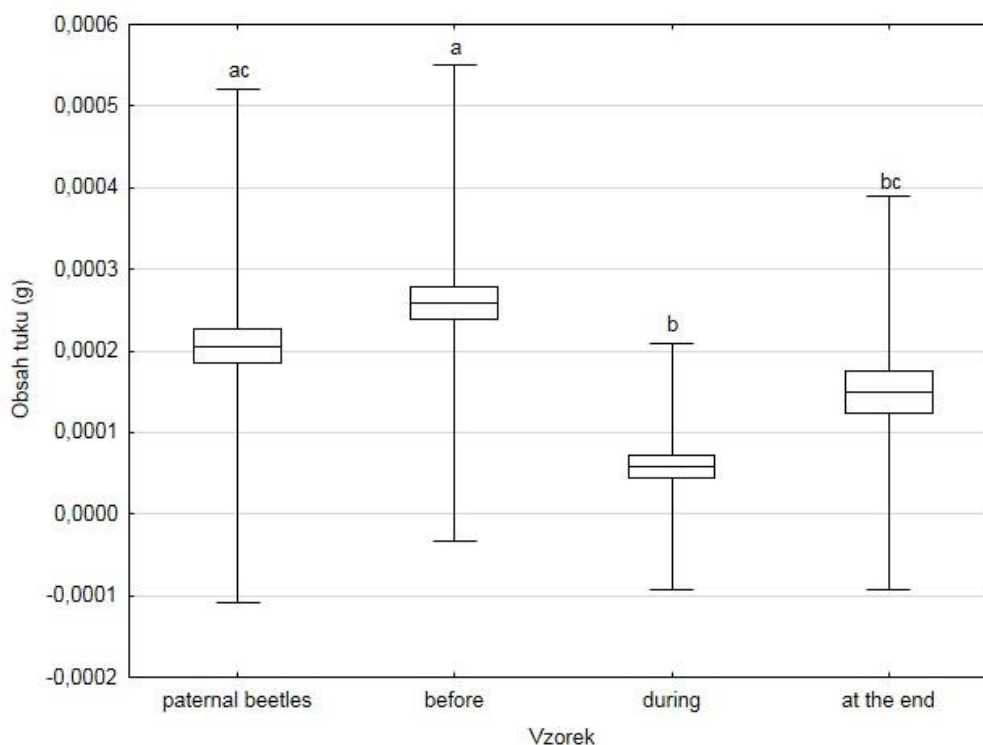
Graf 2: Změny v obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového na studijní lokalitě Pec pod Sněžkou v letech 2012-2013. Paternal beetles = mateční brouci, before = dceřiní brouci před přezimováním, during = dceřiní brouci během přezimování, at the end = dceřiní brouci na konci přezimování.

Krabicový graf tvoří průměr±směrodatná chyba, svorka znázorňuje průměr±2*směrodatná odchylka.

Tabulka 6: Vícenásobné porovnání obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového ze vzorků z Horní Plané během výzkumu v letech 2012-2013.

		Vícenásobné porovnání z hodnot; Celkem (Tabulka 8) Nezávislá (grupovací) proměnná : Brouci Kruskal-Wallisův test: $H(3, N=142) = 21,93170$ $p = ,0001$			
Závislá: Celkem		paternal beetles R:56,123	before R:89,483	during R:75,615	at the end R:53,882
paternal beetles			4,285137	1,531049	0,195387
before		4,285137		1,100309	3,143986
during		1,531049	1,100309		1,433951
at the end		0,195387	3,143986	1,433951	

Ve vzorcích odebraných z lokality Libavá bylo sledováno snížení tukových zásob během přezimování a během zimování i po jeho ukončení byl zjištěn signifikantně nižší obsah tuku v těle dospělců *I. typographus* než u dceřiných brouků před zimováním (Shapiro-Wilk test; $W=0,93556$, $p<0,00001$, Tab. 7, Graf 3). Obsah tuku se během zimování snížil o 50%.

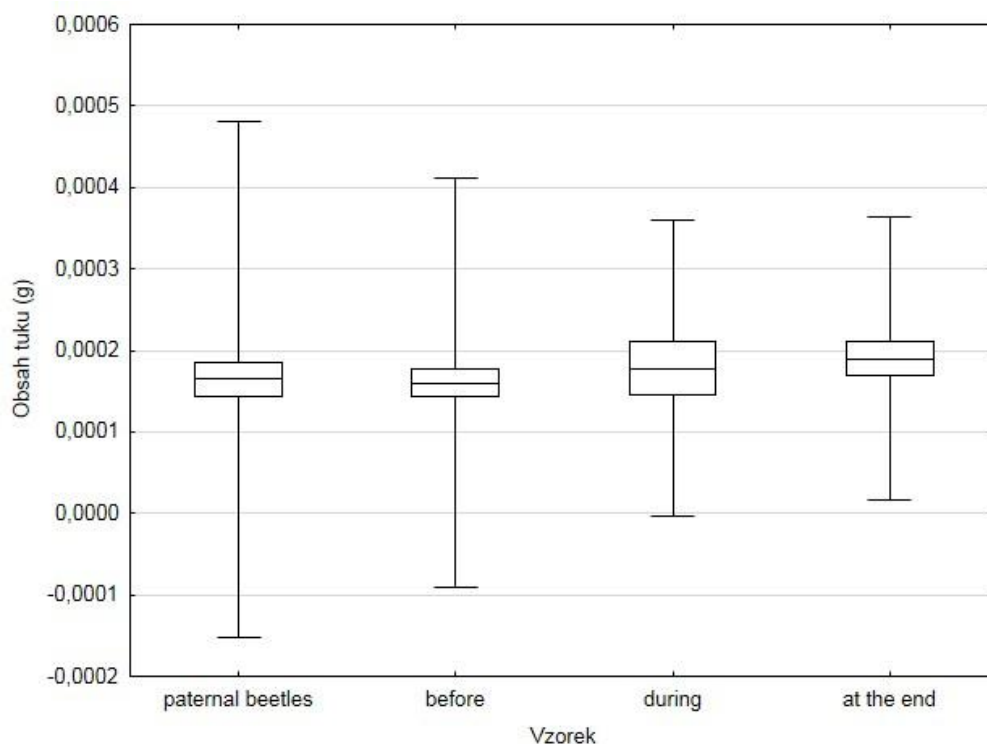


Graf 3: Změny v obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového na studijní lokalitě Libavá v letech 2012-2013. Paternal beetles = mateční brouci, before = dceřiní brouci před přezimováním, during = dceřiní brouci během přezimování, at the end = dceřiní brouci na konci přezimování.

Krabicový graf tvoří průměr±směrodatná chyba, svorka znázorňuje průměr±2*směrodatná odchylka.

Tabulka 7: Vícenásobné porovnání obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového ze vzorků z Libavé během výzkumu v letech 2012-2013.

		Vícenásobné porovnání z' hodnot; Celkem (Tabulka 11) Nezávislá (grupovací) proměnná : Brouci Kruskal-Wallisův test: H (3, N= 171) =41,31566 p =,0000			
Závislá: Celkem		paternal beetles R:91,042	before R:108,77	during R:38,862	at the end R:72,295
paternal beetles			1,960989	4,660244	1,519224
before		1,960989		6,243293	2,955688
during		4,660244	6,243293		2,388548
at the end		1,519224	2,955688	2,388548	



Graf 4: Změny v obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového na studijní lokalitě Jeseník v letech 2012-2013. Paternal beetles = mateční brouci, before = dceřiní brouci před přezimováním, during = dceřiní brouci během přezimování, at the end = dceřiní brouci na konci přezimování.

Krabicový graf tvoří průměr±směrodatná chyba, svorka znázorňuje průměr±2*směrodatná odchylka.

Tabulka 8: Vícenásobné porovnání obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového ze vzorků z Jeseníku během výzkumu v letech 2012-2013.

		Vícenásobné porovnání z' hodnot; Celkem (Tabulka 15) Nezávislá (grupovací) proměnná : Brouci Kruskal-Wallisův test: H (3, N= 136) =2,139255 p =,5440			
Závislá: Celkem		paternal beetles R:65,351	before R:67,093	during R:76,938	at the end R:79,559
paternal beetles			0,232761	0,778831	1,304783
before		0,232761		0,659506	1,137596
during		0,778831	0,659506		0,155160
at the end		1,304783	1,137596	0,155160	

Na lokalitě Jeseník nebyl zjištěn žádný rozdíl mezi množstvím tuku u zástupců *I. typographus*, a to ani na začátku a na konci přezimování (Shapiro-Wilk test; $W=0,94171$, $p<0,0001$, Tab. 8, Graf 4).

5.2 Přezimování 2013 - 2014

Na všech 4 lokalitách analyzovaných po ukončení přezimování v roce 2014 bylo zjištěno průkazné snižování tukových zásob v průběhu přezimování.

V této sezóně se rozmezí obsahu tuku v těle na jednotlivých lokalitách pohybuje v hodnotách od 0,027 mg u lýkožrouta ze Šumavy do hodnoty 1,196 mg u jednatlivce z Krkonoš. Tyto hodnoty tuku jsou vždy vztaženy na délku krovky.

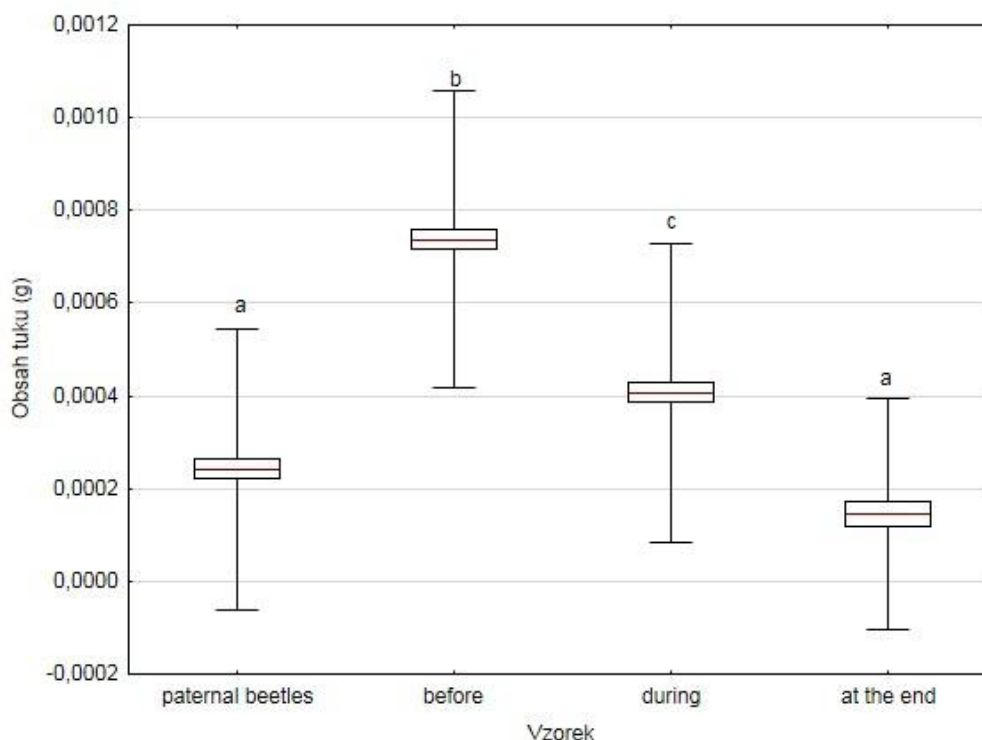
Obsah tuku v těle (Tab. 9) u lýkožrouta smrkového se v přezimování v letech 2013-2014 u všech vzorků rovněž prokazatelně snižoval během zimování.

Tabulka 9: Obsah tuku v zástupcích *I. typographus* analyzovaných na jednotlivých lokalitách v roce 2013-2014 v mg.

2013-2014			průměrná hodnota tuku na délku krovky (mg) ± směrodatná odchylka
Libavá	mateční brouci		0,36±0,17
		dceřiní brouci	před zimováním
	během zimování		0,26±0,12
	po zimování		0,21±0,10
Horní Planá	mateční brouci		0,23±0,15
		dceřiní brouci	před zimováním
	během zimování		0,41±0,16
	po zimování		0,13±0,13
Pec pod Sněžkou	mateční brouci		0,34±0,16
		dceřiní brouci	před zimováním
	během zimování		0,30±0,10
	po zimování		0,10±0,10
Podolánky	mateční brouci		0,30±0,15
		dceřiní brouci	před zimováním
	během zimování		0,58±0,18
	po zimování		0,43±0,12

Data o tukovém tělese získaná z lokality Horní Planá neměla normální rozdělení (Shapiro-Wilk test; $W=0,96858$, $p<0,001$), byl použit vícenásobný Kruskal Wallisův test. Ten prokázal, že obsah tukového tělesa během zimování klesá a každý další měsíc během zimování se snižuje (Graf 5). Signifikantně neprůkazný byl zjištěn pouze rozdíl mezi obsahem tuku u

matečných brouků a dceřiných brouků při ukončení přezimování (Graf 5, Tab. 10). Tuk u dceřiných brouků před zimováním a po něm se lišil o 82 %.



Graf 5: Změny v obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového na studijní lokalitě Horní Planá v letech 2013-2014. Paternal beetles = mateční brouci, before = dceřiní brouci před přezimováním, during = dceřiní brouci během přezimování, at the end = dceřiní brouci na konci přezimování.

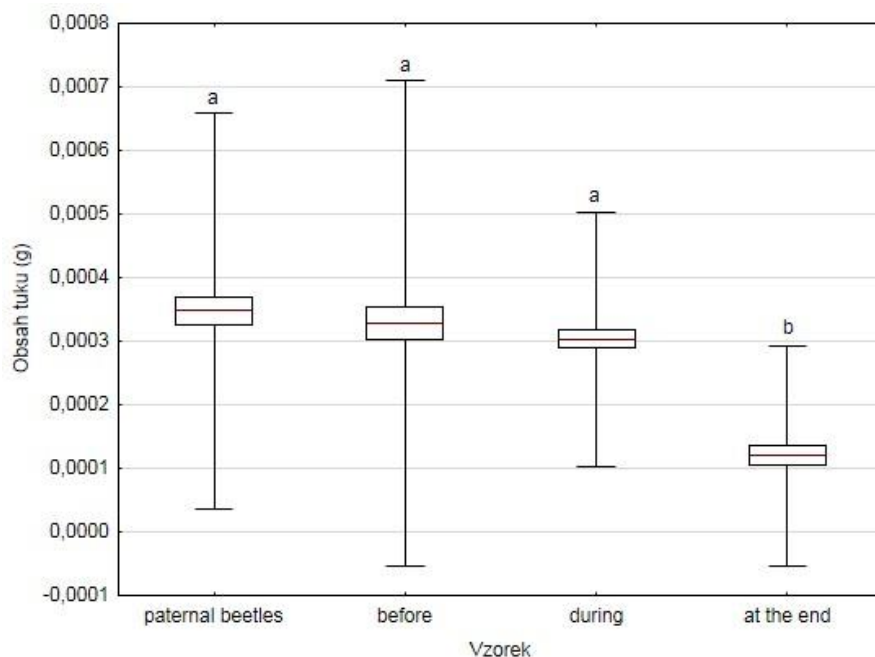
Krabicový graf tvoří průměr±směrodatná chyba, svorka znázorňuje průměr±2*směrodatná odchylka.

Tabulka 10: Vícenásobné porovnání obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového ze vzorků z Horní Plané během výzkumu v letech 2013-2014.

		Vícenásobné porovnání p hodnot (oboustr.); Tuk (Tabulka Nezávislá (grupovací) proměnná : Vzorek Kruskal-Wallisův test: H (3, N= 198) =131,3661 p =0,000			
Závislá: Tuk		paternal beetles R:58,368	before R:163,52	during R:97,831	at the end R:35,955
paternal beetles			0,000000	0,001253	0,714807
before		0,000000		0,000000	0,000000
during		0,001253	0,000000		0,000093
at the end		0,714807	0,000000	0,000093	

Obsah tuku během přezimování z jedinců získaných na lokalitě Pec pod Sněžkou rovněž neměla normální rozdělení (Shapiro-Wilk test; W=0,94724, p<0,00001). Vícenásobným porovnáním mediánů výběrů byl prokázán významný rozdíl mezi obsahem tuku u lýkožroutů

ukončujících zimování a všech ostatních skupin vzorků (Graf 6, Tabulka 11). Přičemž rozdíl obsahu tuku před zimování a po něm dosahoval 70 %.

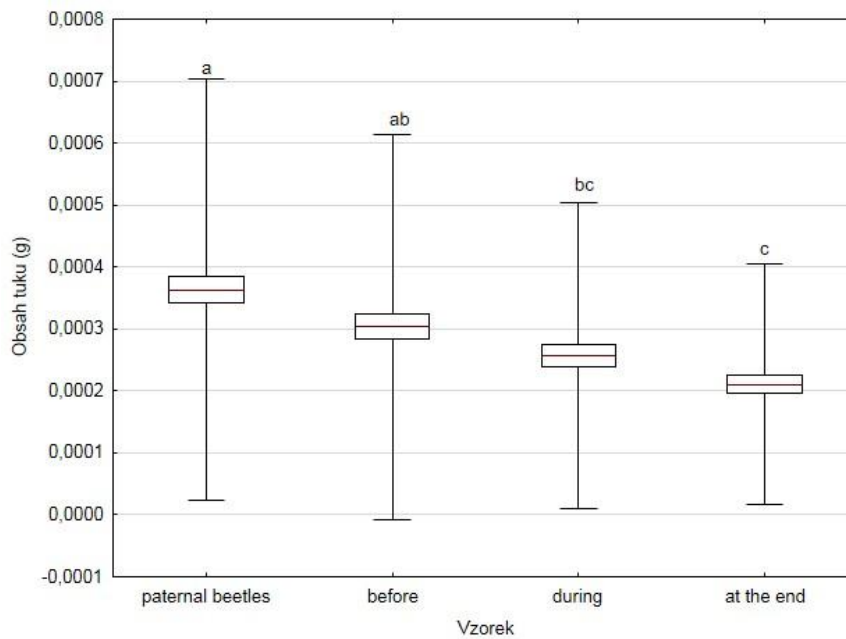


Graf 6: Změny v obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového na studijní lokalitě Pec pod Sněžkou. Paternal beetles = mateční brouci, before = dceřiní brouci před přezimováním, during = dceřiní brouci během přezimování, at the end = dceřiní brouci na konci přezimování.

Krabicový graf tvoří průměr±směrodatná chyba, svorka znázorňuje průměr±2*směrodatná odchylka.

Tabulka 11: Vícenásobné porovnání obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového ze vzorků z Pece pod Sněžkou během výzkumu v letech 2013- 2014.

		Vícenásobné porovnání p hodnot (oboustr.); Tuk (Tabulka1 Nezávislá (grupovací) proměnná : Vzorek Kruskal-Wallisův test: H (3, N= 197) =49,87367 p =,0000			
Závislá: Tuk		paternal beetles R:119,36	before R:109,68	during R:105,57	at the end R:34,953
paternal beetles			1,00000(1,00000(0,00000(
before		1,00000(1,00000(0,00000(
during		1,00000(1,00000(0,00000(
at the end		0,00000(0,00000(0,00000(



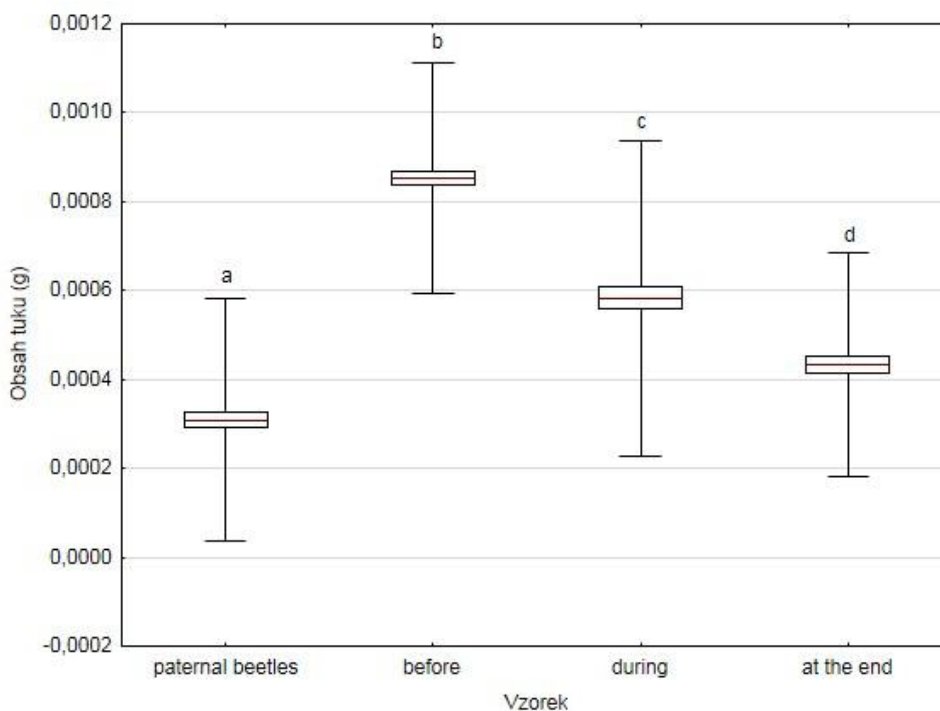
Graf 7: Změny v obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového na studijní lokalitě Libavá. Paternal beetles = mateční brouci, before = dceřiní brouci před přezimováním, during = dceřiní brouci během přezimování, at the end = dceřiní brouci na konci přezimování.

Krabicový graf tvoří průměr±směrodatná chyba, svorka znázorňuje průměr±2*směrodatná odchylka.

U vzorků z Libavé byl opět prokázán pokles hmotnosti tukového tělesa během přezimování, průkazně nejnižší byla zásoba tuku na konci přezimování (Shapiro-Wilk test; $W=0,95885$, $p<0,0001$; Graf 7, Tabulka 12) a tato hodnota se lišila o 27,6 % od hodnoty tuku před zimováním.

Tabulka 12: Vícenásobné porovnání obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového ze vzorků z Libavé během výzkumu v letech 2013-2014.

		Vícenásobné porovnání p hodnot (oboustr.); Tuk (Tabulka 1 Nezávislá (grupovací) proměnná : Vzorek Kruskal-Wallisův test: $H(3, N=209)=23,43615$ $p=,0000$			
Závislá: Tuk		paternal beetles R:130,35	before R:109,66	during R:94,673	at the end R:72,833
paternal beetles			0,379409	0,011089	0,000029
before		0,379409		1,000000	0,019638
during		0,011089	1,000000		0,529411
at the end		0,000029	0,019638	0,529411	



Graf 8: Změny v obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového na studijní lokalitě Podolánky. Paternal beetles = mateční brouci, before = dceřiní brouci před přezimováním, during = dceřiní brouci během přezimování, at the end = dceřiní brouci na konci přezimování.

Krabicový graf tvoří průměr±směrodatná chyba, svorka znázorňuje průměr±2*směrodatná odchylka.

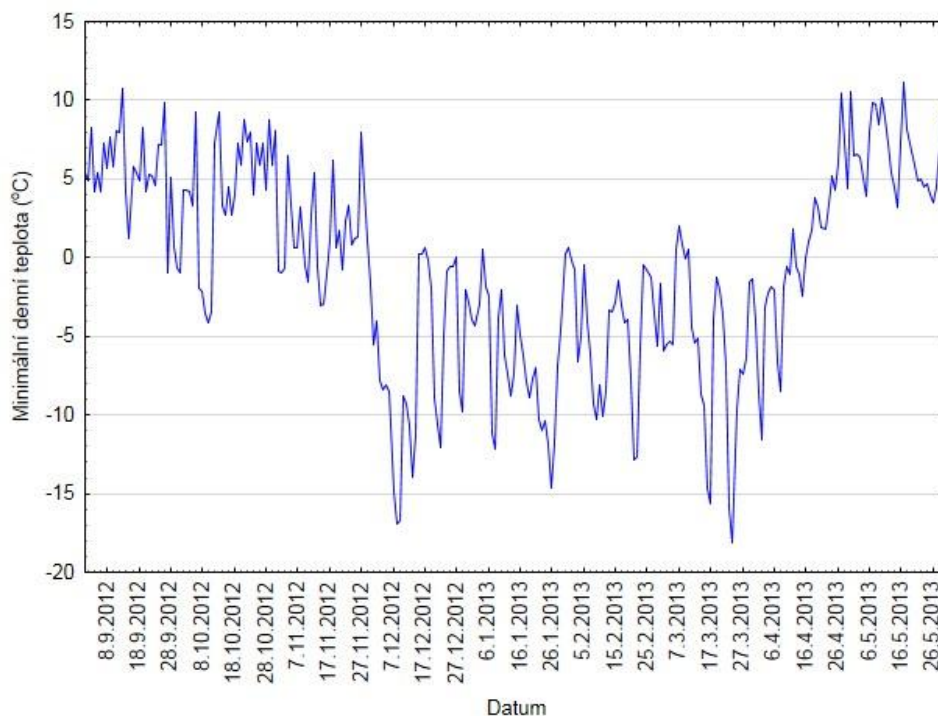
Jedinci získaní z lokality Podolánky vykazovali statisticky signifikantně odlišný obsah tuku během celého zimování. Nejnižší hmotnost tuku byla opět zaznamenána při ukončení zimování lýkožroutů (Shapiro-Wilk test; $W=0,98030$, $p<0,01$; Graf 8, Tabulka 13). Tento obsah tuku v těle se během zimování snížil o 47,6 %.

Tabulka 13: Vícenásobné porovnání obsahu tuku v těle lýkožrouta smrkového ze vzorků z Podolánek během výzkumu v letech 2013-2014.

		Vícenásobné porovnání p hodnot (oboustr.); Tuk (Tabulka 1) Nezávislá (grupovací) proměnná : Vzorek Kruskal-Wallisův test: $H(3, N=213)=146,6053$ $p=0,000$			
Závislá: Tuk		paternal beetles R:45,947	before R:179,10	during R:119,49	at the end R:80,184
paternal beetles			0,000000	0,000000	0,026113
before		0,000000		0,000000	0,000000
during		0,000000	0,000000		0,009573
at the end		0,026113	0,000000	0,009573	

5.3 Srovnání obsahu tukového tělesa u *I. typographus* v průběhu 2 sezón

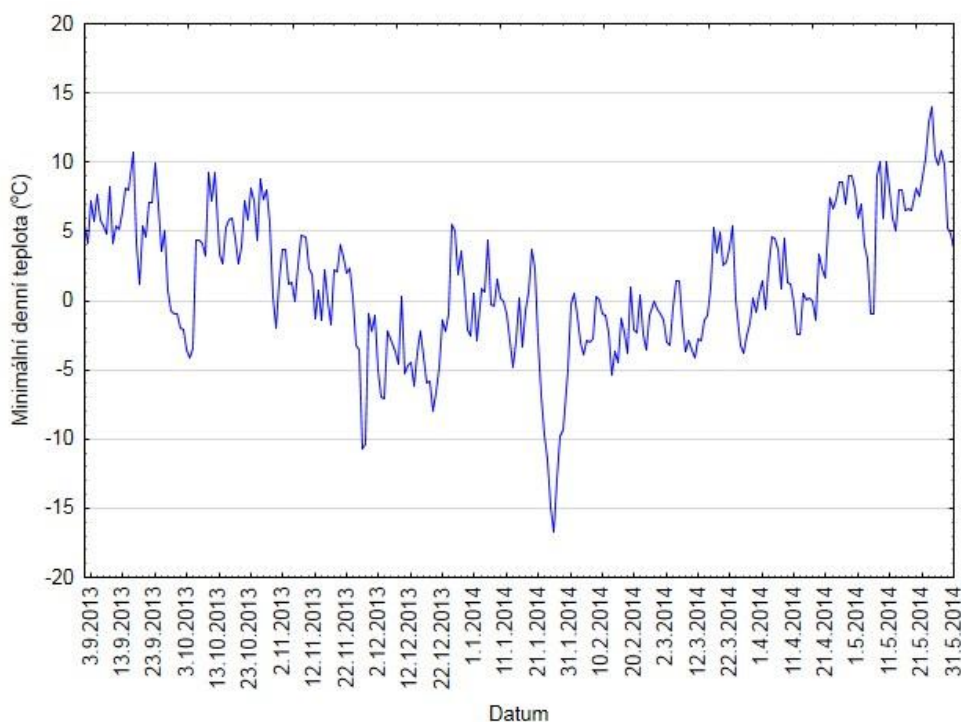
Během září až května 2013-2014 byly průkazně vyšší minimální denní teploty během přezimování *I. typographus* než během roku 2012-2013 (párový t-test; $t=-3,85944$, $p<0,001$). Z grafů 9 a 10 je navíc patrný mírnější průběh klesajících teplot během zimy 2013-2014.



Graf 9: Průběh minimálních denních teplot na studijní lokalitě Podolánky v roce 2012-2013.

Obsah tukového tělesa se na lokalitě Horní Planá nelišil ani před zimováním (Wilcoxonův párový test; $z=1,7511$, $p>0,05$) ani po něm (Wilcoxonův párový test; $z=0,5356$, $p>0,05$) v obou letech výzkumu. Nižší obsah tuku byl ale zjištěn u matečných dospělců (Wilcoxonův párový test; $z=4,9207$, $p<0,00001$) a také u jedinců, kteří byli zrovna uprostřed přezimování (Wilcoxonův párový test; $z=2,2227$, $p<0,05$) vždy během výzkumu v letech 2012-2013 (viz Graf 1 a 5).

Jedinci lýkožrouta smrkového získaní v Peci pod Sněžkou měli během studie v letech 2012-2013 menší obsah tuku v těle od počátku zimování i během něj (Wilcoxonův párový test; mateční brouci: $z=4,9354$, $p<0,00001$; dceřiní jedinci před přezimováním: $z=4,0639$, $p<0,0005$; dceřiní jedinci během přezimování: $z=2,4809$, $p<0,05$). Při ukončení přezimování však hodnoty tukových zásob byly v obou letech srovnatelné a statisticky signifikantně se nelišily (Wilcoxonův párový test; $z=1,8615$, $p>0,05$; viz Graf 2 a 6).



Graf 10: Průběh minimálních denních teplot na studijní lokalitě Podolánky v roce 2013-2014.

Výsledky srovnání obsahu tuku jedinců z lokality Libavá jsou obdobné jako u vzorků z Horní Plané. Průkazně nižší obsah tuku byl zjištěn v datech z let 2012-2013 u matečných brouků (Wilcoxonův párový test; $z=5,0795$, $p<0,00001$) a u jedinců *I. typographus* během přezimování (Wilcoxonův párový test; $z=4,5949$, $p<0,00001$). Dceřiní brouci před začátkem zimování (Wilcoxonův párový test; $z=1,1032$, $p>0,05$) i na jeho konci (Wilcoxonův párový test; $z=1,2411$, $p>0,05$) byli v obou letech v obsahu tuku srovnatelní (viz Graf 3 a 7).

6. Diskuse

V klimatických podmínkách mírného pásma je úspěšnost přezimování jedním z klíčových faktorů ovlivňujících početnost hmyzu. Mortalita během přezimování je ovlivňována biotickými i abiotickými faktory. Jako hlavní jsou uváděny nízká teplota (Wermelinger 2004) a malé tukové zásoby nutné k přezimování (Maslov & Matusevich 1990).

Ips typographus nejčastěji přezimuje ve stádiu dospělce. Výjimečně mohou přezimovat i jako larvy ve třetím instaru nebo jako kukly (Quaschik 1953). Dospělci brouci, kteří přezimují, přečkávají nepříznivé období v hrabance, zvláště pokud je strom narušen předchozím žírem (Zumr 1985). Někteří jedinci přečkávají zimu také v kůře stromu (vyhýbají se však vlhkému lýku), kde si vytvářejí malé dutinky (Doležal & Sehnal 2007). Pokud přezimuje stádium larvy nebo kukly, přečkávají tuto dobu vždy v kůře stromu (Doležal 2002).

U hmyzu, včetně lýkožroutů, jsou energetické zásoby uloženy téměř výhradně ve formě tuku (Arrese & Soulages 2010). Drtivá většina těchto tuků v těle hmyzu má právě funkci zásobní (Lease & Wolf 2011). Primárním místem jejich syntézy a skladování je tukové těleso, které se nachází kolem vnitřních orgánů (Hahn & Denlinger 2007). Tyto rezervy jsou rozhodující pro úspěšnost přežití při přezimování hmyzu (např. Anderbrant 1988; Hahn & Denlinger 2007), včasné rojení (Anderbrant 1988), nebo letovou aktivitu (např. Candy et al. 1997). Negativní vliv na velikost tukového tělesa má i populační hustota při osídlování napadeného stromu (Botteweg 1982), stejně jako je negativně ovlivněna velikost těla dceřiné generace (Sallé et al. 2005). Botterweg (1982) uvádí, že snižování tukového tělesa (snižování fitness) se zvyšováním hustoty populace může přispět ke snížení kolonizace a zpomalovat rozmnožování.

Energetické rezervy mohou také negativně ovlivnit chování při výběru hostitelského stromu (Sallé & Raffa 2007; Elkin & Reid 2010; Reid & Purcell 2011), syntézu feromonů (Anderbrant et al. 1985; Birgersson et al. 1988) nebo plodnost (Reid & Roitberg 1995; Amezaga & Garbisu 2000; Elkin & Reid 2005). Navíc někteří autoři tvrdí, že množství energetických zásob, tedy tukové těleso u kůrovců, souvisí s jejich schopností letu (Anderbrant et al. 1985; Gries 1985; Anderbrant & Schlyter 1989; Wallin & Raffa 2004; Williams & Robertson 2008). Někteří dospěli k závěru, že vysoká hustota jedinců by mohla mít negativní vliv na dynamiku a šíření populace. Hustotou napadení se zabýval i Anderbrant (1985), který zmiňuje, že potomstvo na řídkěji osídleném stromu bylo o 50 % těžší než potomstvo z hustěji osídleného místa. Obsah tuku v těle by se měl tedy zvyšovat s klesající hustotou osídlení. Při jeho výzkumu vyšlo také najevo, že samice obsahují méně tuku než samci. Vzhledem k tomu, že

jsme ve výzkumu nerozlišovali pohlaví analyzovaných jedinců, byla variabilita výsledků značná. Námi zkoumaní jedinci pocházeli z dceřiné populace opouštějící stromy, u které předpokládáme poměr pohlaví 1:1, jak uvádí např. Wermelinger (2004). Nemohlo tedy dojít k posunu nebo zkreslení výsledků.

Měření tukového tělesa se u hmyzu provádí více způsoby. My jsme zvolili metodu, kterou použil již Botterweg (1982) u svého výzkumu kůrovců, a tato metoda se také běžně používá při zjišťování tukového tělesa u střevlíků (Knapp & Knappová 2013). Další možnou metodou je nukleární magnetická rezonance, která umožňuje kvantifikaci aktivních jader exemplářů. Touto metodou může být dosaženo oddělení tuku a vody v živých organismech a změření těchto složek (Schilling et al. 2012).

Tukové těleso se zvětšuje hromaděním energetických rezerv před zimováním (Botterweg 1982; Wermelinger 2004). Během diapauzy jedinci nepřijímají potravu vůbec nebo jen ve velmi malém množství (Hahn & Denlinger 2007). Dochází k redukci létacích svalů a rozvoje tukového tělesa (Doležal 2002). Jak zmiňuje Kula (2014) je obsah tohoto tělesa přibližně třikrát vyšší před zimováním než v červenci a může tvořit jednu pětinu až jednu desetinu suché hmotnosti těla.

Obsah tuku se u námi zkoumaných jedinců pohybuje od 0,027 mg do 1,194 mg vztaženo na krovku, přičemž na začátku zimování a na jeho konci se obsah tuku v těle významně liší (Botterweg 1982; Schopf 1985; Leather et al. 1993; Kodrik 2004; Wermelinger 2004; Hahn & Denlinger 2007; Arrese & Soulages 2010; Bartošová 2010; Lease & Wolf 2011; Doležal 2013). Obsah tukového tělesa se může snižovat v důsledku působení mnoha nepříznivých činitelů, jako např. působením velmi nízkých teplot. Přičemž dospělí jedinci jsou odolnější vůči nízkým teplotám než nezralá stadia (larvy a kukly) (Annala 1969; Wermelinger 2004). Bylo zjištěno, že pokud se vyskytnou teploty -10°C delší dobu, nepřežije, mimo jiné také kvůli ztrátám na tukových zásobách, až 50 % jedinců. Toto tvrzení se nám nepodařilo prokázat, jelikož v letech 2012-2013 a 2013-2014 nebyly dlouhodobější teploty pod -10°C . Ačkoliv v roce 2013-2014 byla zima mírnější a teplota klesla za období přezimování (od září do května) pouze dvakrát k -10°C , průměrný úbytek tukového tělesa u lýkožroutů přezimujících toto období byl přesto 56,8 %. Navíc na konci přezimování měli dceřiní jedinci z jednotlivých lokalit v obou letech srovnatelný obsah tuku v těle a vliv klimatických podmínek tak můžeme vyloučit.

Dalším faktorem, jenž ovlivňuje ale pouze mortalitu přezimujících jedinců pod kůrou, je přítomnost široce rozšířených parazitoidů (organismus vyvíjející se v těle hostitele v podobě larvy a po dokončení vývoje hostitele usmrtí a zpravidla i zkonzumuje) jako například ko-

vověnka kladélkatá (*Roptrocerus xylophagorum*) (Ratzeburg, 1844) či lumčík dutohlav (*Ceoloides bostrichorum*) (Faccoli 2002). Jedinci, kteří jsou nakaženi schizogregarinami (Apicomplexa, Neogregarinida) *Menzbiera chalcographi* (Weiser, 1955) a *Mattesia schwenkei* (Purriani, 1977) mají postižené tukové těleso, plné člunkovitých spor a umírají pod kůrou stromu a nedojde k jejich výletu (Weiser 2002).

V naší studii je vliv parazitoidů vyloučen, protože brouci byli během přezimování celou dobu v půdě a uzavřeni v klíčkách, kam neměli přístup predátoři ani parazitoidi. Jediný možný vliv je mikroklima uvnitř pasti, kterému jsme se pokusili zabránit prodyšností klíček.

V průběhu zimování se tuk u našich jedinců snížil v průměru o téměř 56 %, což odpovídá Botterwegovu (1982) tvrzení, že jedinci lýkožrouta smrkového během přezimování ztratí 40-50 % svých celkových lipidů. Na některých lokalitách jako např. Horní Planá v roce 2013-2014 byla ztráta obsahu tukového tělesa mnohem vyšší až 82 %. Jedná se o lokalitu, kde dceřiní brouci před přezimováním měli nejvyšší zásoby tuku kolem 0,7-0,8 mg, ovšem na konci zimování dosahovali hodnot kolem 0,1 mg, což odpovídá i obsahu tukového tělesa jedinců po ukončení zimování i na dalších lokalitách.

7. Závěry

1. Celkově bylo měřeno tukové těleso u 1 469 jedinců *Ips typographus*, přičemž v roce 2013 (po přezimování 2012-2013) bylo měřeno 625 dospělců v roce 2014 (přezimování 2013-2014) pak 844 jedinců. Obsah tuku v těle lýkožroutů se v roce 2012-2013 pohyboval od 0,031 mg do 1,124 mg vztaženo na délku krovky. V roce 2013-2014 se tyto hodnoty pohybovaly od 0,027 do 1,196 mg vztaženo na délku krovky. U 3 ze 4 lokalit v roce 2012-2013 bylo prokázáno ubývání zásob tuku u lýkožroutů. V následujícím roce bylo toto tvrzení prokázáno u všech zkoumaných lokalit.

2. U všech jedinců byla změřena velikost krovky a byla použita jako kovariáta při statistických výpočtech. Hodnoty obsahu tuku v těle lýkožroutů byly tedy vztaženy na délku krovky.

3. Na všech analyzovaných lokalitách bylo prokazatelně zjištěno snižování tukových zásob v průběhu zimování o více než 50 %.

4. U jedinců odebraných ze stejných lokalit po dvou po sobě následujících sezonách byl na konci zimování zjištěn stejný obsah tukového tělesa, ačkoli teploty byly v prvním roce řešení výrazně nižší.

8. Literární zdroje

- Amezaga I. & Garbisu C. (2000): Effect of intraspecific competition on progeny production of *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology* 29, 1011-1017.
- Anderbrant O. (1985): Dispersal of reemerged spruce bark beetles, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae): A mark-recapture experiment. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 99: 21-25.
- Anderbrant O. (1988): Survival of parent and brood adult bark beetles, *Ips typographus*, in relation to size, lipid content and re-emergence or emergence day. *Physiological Entomology* 13: 121-129.
- Anderbrant O. & Schlyter F. (1989): Causes and effects of individual quality in bark beetles. *Ecography* 12: 488-493.
- Anderbrant O., Schlyter F. & Birgersson G. (1985): Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* 45:89-98.
- Annala E. (1969): Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Annales Zoologici Fennici* 6: 161-208.
- Arrese E. L. & Soulages J. L. (2010): Insect Fat Body: Energy, Metabolism, and Regulation. *Annual Review of Entomology* 55: 207-225.
- Bartošová E. (2010): Vliv energetických rezerv na úspěšnost přezimování a reprodukční potenciál Lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* (L.)). Diplomová práce, JČÚ České Budějovice.
- Birgersson G., Schlyter F., Bergström, G. & Löfqvist J. (1988): Individual variation in aggregation pheromone content of the bark beetle, *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 14: 1737-1761.
- Botterweg P. F. (1982): Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Journal of Applied Entomology* 94: 466-489.
- Candy D. J., Becker A. & Wegener G. (1997): Coordination and integration of metabolism in

- insect flight. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry and Molecular Biology* 117: 497-512.
- Doležal P. (2002): Diapauza u lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.). Magisterská diplomová práce, Biologická fakulta JU, České Budějovice, 51 pp.
- Doležal P. (2013): Výzkumné projekty grantové služby Lesy České republiky. Projekt: Diapauza u lýkožrouta smrkového - možná cesta ke zvýšení efektivity ochranných zásahů, Lesy České republiky, s.p., Hradec Králové.
- 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: 165-173.
- Elkin C. M. & Reid M. L. (2005): Low energy reserves *and* energy allocation decisions affect reproduction by mountain pine beetles, *Dendroctonus ponderosae*. *Functional Ecology* 19: 102-109.
- Faccoli M. (2002): Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps. *Journal of Pest Science* 75: 62-68.
- Forst P., Caban, J., Michalík P., Hendrych V. & Zezula A. (1985): Ochrana lesů a přírodního prostředí. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 409 pp.
- Forst P. & Dolejš K. (1966): Ochrana lesů. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 432 pp.
- Führer E. & Chen Z. Y. (1979): Zum Einfluss von Photoperiode und Temperatur auf die Entwicklung des Kupferstechers *Pityogenes chalcographus* L. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 98: 87-91.
- Gries G. (1985): As to the question of dispersal of *Ips typographus* L. *Journal of Applied Entomology* 99: 12-20.
- Hahn D. A. & Denlinger D. L. (2007): Meeting the energetic demands of insect diapause: *Journal of Insect Physiology* 53: 760-773.
- Holuša J. & Liška J. (2002): Hypotéza chřadnutí a odumírání smrkových porostů ve Slezsku (Česká republika). *Zprávy Lesnického Výzkumu* 47: 9-15.

- Christiansen E. & Bakke A. (1988): The spruce bark beetle of Eurasia. In: Berryman A. A. (ed.) Dynamics of Forest Insect Populations; Patterns, Causes, Implications, Plenum Press, New York, pp. 479-503.
- Knapp M. & Knappová J. (2013): Measurement of body condition in a common carabid beetle, *Poecilus cupreus*: a comparison of fresh weight, dry weight, and fat content. Journal of Insect Science 13: 1536-2442.
- Kodrik D. (2004): Fyziologie hmyzu. Učební texty. Entomologický ústav Akademie věd ČR a Biologická fakulta Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- Košťál V. (2006): Eco-physiological phases of insect diapause. Journal of Insect Physiology 52: 113-127.
- Kula E. (2014): Ochrana lesa ve středoevropských podmínkách 1. část, Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) kalamitní škůdce smrkových ekosystémů střední Evropy. Lesnická fakulta, Brno.
- Lease H. & Wolf B. (2011): Lipid content of terrestrial arthropods in relation to body size, phylogeny, ontogeny and sex. Physiological Entomology 36: 29-35.
- Leather S. R., Walters K. F. A. & Bale J. S. (1993): The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press, Cambridge, 255 pp.
- Lindelöw A., Risberg B. & Sjödin K. (1992): Attraction during flight of scolytids and other bark- and wood-dwelling beetles to volatiles from fresh and stored spruce wood. Canadian Journal of Forest Research 22: 224-228.
- Lobinger G. (1994): Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col, Scolytidae). Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz 67: 14-17.
- Maslov A. D. & Matusevich L. S. (1990): Mortality factors in *Ips typographus*. Lesovedenie 6: 11-18.
- Novák V., Hrozinka F., Starý B. (1986): Atlas schädlicher Forstinsekten. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 126 pp.

- Novák V. & Martínek V. (1953): Zimování kůrovce. Lesnická Práce 32: 28-33.
- Pfeffer A. (1993): Kůrovci v přírodních rezervacích. Lesnická práce 72: 150-151.
- Pfeffer A. (1955): Fauna ČSR. 6. Kůrovci - Scolytidae (Řád: Brouci - Coleoptera). Nakladatelství ČSAV, Praha, 324 pp.
- Quaschik E. (1953) : Der Fichtenborkenkäfer. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G. Leipzig, 36 str.
- Reid M. L. & Purcell J. R. C. (2011): Condition-dependent tolerance of monoterpenes in an insect herbivore. Arthropod-Plant Interactions 5: 331-337.
- Reid M. L. & Roitberg B. D. (1995): Effects of body-size on investment in individual broods by male pine engravers (Coleoptera, Scolytidae). Canadian Journal of Zoology 73: 1396-1401.
- 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.
- Sallé A. & Raffa K. F. (2007): Interactions among intraspecific competition, emergence patterns, and host selection behaviour in *Ips pini* (Coleoptera: Scolytinae). Ecological Entomology 32: 162-171.
- Schilling F., Dworschak K., Schopf R., Kühn R., Glaser S. J. & Haasel A. (2012): Non-invasive lipid measurement in living insects using NMR microscopy. The Journal of Experimental Biology 215: 3137-3141.
- Schopf A. (1985): Zum Einfluss der Photoperiode auf die Entwicklung und Kältresistenz des Buchdruckers, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz 58: 73-75.
- Schopf A. (1989): Die Wirkung der Photoperiode auf die Induktion der Imaginaldiapause von *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). Journal of Applied Entomology 107: 275-288.
- Skuhrový V. (2002): Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. Agrospoj, Praha, pp. 97-100.

- Wallin K. F. & Raffa K. F. (2004): Feedback between individual host selection behavior and population dynamics in an eruptive herbivore. *Ecological Monographs* 74: 101-116.
- Weiser J. (2002): Patogenní organismy. In Skuhravý V. (ed.) *Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. Der Buchdrucker und seine Kalamitäten*. Agrospoj, Praha, pp. 97-100.
- Wermelinger B. (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* review of recent research. *Forest Ecology and Management* 202: 67-82.
- Williams W. I. & Robertson, I. C. (2008): Using automated flight mills to manipulate fat reserves in Douglas-fir beetles (Coleoptera: Curculionidae). *Environmental Entomology* 37: 850-856.
- Zahradník P. & Knížek M. (2007): *Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*)*. Leták Lesní ochranné služby VÚLHM Strnady, Lesnická práce, Příloha, I-IV.
- Zumr V. (1985): *Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) a ochrana proti němu*. Academia, Praha, 124 pp.

Internetové zdroje

- Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Správa CHKO Jeseníky [online] AOPK ČR [cit. 2014-03-12] Dostupné z jeseniky.ochranaprirody.cz/charakteristika-oblasti/klimaticke-pomery
- Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Správa CHKO Beskydy [online] AOPK ČR [cit. 2014-03-12] Dostupné z beskydy.ochranaprirody.cz/charakteristika-oblasti/klimaticke-pomery
- Česká inspekce životního prostředí [online][cit. 2014-03-12] Dostupné z www.cizp.cz/%2Ffiles%2F%3D3800%2FMgr.Bilek_Ochrana_prirody_ve_VVP_Libava.pdf
- Chráněná oblast Beskydy [online] [cit. 2014-03-12] Dostupné z nature.hyperlink.cz/Beskydy/V_Podolankach.htm

In-počasí [online] InMeteo, s.r.o. [cit. 2014-03-12] Dostupné z www.in-pocasi.cz/archiv/stanice.php?stanice=pec_pod_snezkou

Jeseník, oficiální stránky lázeňského města [online] Voltage Multimedia Studio [cit. 2014-03-12] Dostupné z www.jesenik.org

Libavsko, jeho okolí a VVP Libavá [online][cit. 2014-03-12] Dostupné z www.libavsko.eu

Národní park Šumava [online] NP Šumava [cit. 2014-03-12] Dostupné z www.npsumava.cz/cz/1268/sekce/klima

Správa Krkonošského národního parku [online] Správa KRNAP [cit. 2014-03-12] Dostupné z www.krnep.cz/prirodni-pomery

Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem [online] Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem [cit. 2014-03-12] Dostupné z www.uhul.cz/ke-stazeni/informace-o-lese/zelene-zpravy-mze