

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

EXTEMIT-K

DIPLOMOVÁ PRÁCE

**Reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.) na
polomech**

Bc. Martin Leiner

Vedoucí:

Ing. Roman Modlinger, Ph.D.

Praha 2020

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval samostatně a použil pouze uvedených literárních pramenů.

V Praze, 30. 3. 2020

Poděkování

Rád bych tímto poděkoval především Ing. Romanu Modlingerovi, Ph.D. za systematické vedení diplomové práce, odborné rady, připomínky a za pomoc se zpracováním statistických dat, dále Ing. Kateřině Beránkové za pečlivé pročtení diplomové práce spolu s formálními i obsahovými připomínkami, Anně Zelené za jazykovou korekturu. Za pomoc při terénním šetření na Šumavě patří díky Ing. Zdeňku Roučovi a Bc. Danielu Tyšerovi. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat své rodině za důvěru a morální podporu při studiu.

Martin Leiner

OBSAH

PROHLÁŠENÍ	2
PODĚKOVÁNÍ	3
ANOTACE	6
ANNOTATION	7
SEZNAM OBRÁZKŮ A TABULEK	8
1 ÚVOD	10
2 CÍL PRÁCE	11
3 LITERÁRNÍ REŠERŠE	12
3.1 BIONOMIE LÝKOŽROUTA SMRKOVÉHO	12
3.1.1 Zoologické zařazení	12
3.1.2 Rozšíření.....	12
3.1.3 Morfologie.....	13
3.1.4 Požerek lýkožrouta smrkového	14
3.1.5 Popis životního cyklu	15
3.1.6 Nálet na stromy.....	17
3.2 VÝZNAM LÝKOŽROUTA SMRKOVÉHO V LESNICTVÍ	18
3.2.1 Legislativa	19
3.2.2 Základní metody kontroly a ochrany	20
3.2.3 Obranné metody	20
3.3 POPULAČNÍ DYNAMIKA LÝKOŽROUTA SMRKOVÉHO.....	25
3.3.1 Faktory ovlivňující populační dynamiku	25
3.4 REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH LÝKOŽROUTA SMRKOVÉHO	31
3.4.1 Vajíčka	31
3.4.2 Larvy	33
3.4.3 Kukly	33
3.4.4 Dospělci	34
4 METODIKA	37
4.1.1 Šumava.....	37
4.1.2 Zájmová lokalita.....	39
4.1.3 Studovaný kmen	41
4.1.4 Parametry analýzy	43
4.1.5 Statistické vyhodnocení.....	43
5 VÝSLEDKY	44
5.1 ZÁVRTOVÉ OTVORY	44
5.2 VÝLETOVÉ OTVORY	46
5.3 REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH	48
6 DISKUSE	50

7	ZÁVĚR	55
8	LITERATURA	56

Anotace

Práce zahrnuje přehled bionomie, morfologie, rozšíření, a současný význam lýkožrouta smrkového v lesním hospodářství. Detailněji se zabývá reprodukčním úspěchem lýkožrouta smrkového a faktory, které jej ovlivňují. V rámci studie byl analyzován náhodně vybraný ležící kmen nedaleko vrcholu Smrčina na Šumavě, na kterém byla provedena analýza obsazenosti lýkožroutem smrkovým a byl zjištěn počet vyvinutých jedinců.

Počet závrtoých otvorů byl významně ovlivňován vzdáleností a osluněním. Se zvětšující se vzdáleností od paty kmene vzrůstal počet závrtoých otvorů až k místu nasazení koruny a to především na osluněných částech. Stejně faktory ovlivnily i počet výletových otvorů. Reprodukční úspěch byl nejvyšší na pravé straně studovaného kmene orientované jižním směrem, zbylé strany oblíny kmene vykazovaly mnohem nižší reprodukční úspěch. Z výsledků vyplynulo, že faktor oslunění mělo největší vliv jak na obsazenost kmene, tak na reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového.

Klíčová slova: lýkožrout smrkový, polom, reprodukční úspěch, populační dynamika, horské smrkové lesy, ochrana lesa

Annotation

Thesis including an overview of bionomy, morphology, distribution and the current importance of the European spruce bark beetle in forestry. It deals in more detail with its reproductive success and the factors influencing it. In the study was analyzed a randomly selected lying stem near the Smrčina Mt. in the Šumava, on which an analysis of occupancy by the European spruce bark beetle and reproductive success was performed.

The number of entrance holes was significantly affected by the distance and the sun exposure. Number of entrance holes was increasing from the base of the stem until beginning of the crown, especially on the sunlight parts. The same factors affected the number of exit holes. Reproductive success was highest on the right side of the studied strain oriented to the south, the remaining parts of the stem showed less reproductive success. The results showed that the sunlight had the most influence on both the occupancy of the strain and the reproductive success of the European spruce bark beetle.

Keywords: European spruce bark beetle, wind-blown tree, reproductive success, population dynamics, mountain spruce forest, forest pest management

Seznam obrázků a tabulek

Obr. 1: Vývojová stadia a rozlišovací znaky l. smrkového (NOVÁK ET AL. 1976)	14
Obr. 2: Vývoj kůrovcových těžeb v posledních letech (ZELENÁ ZPRÁVA MZE 2018)	18
Obr. 3: Detail čerstvých drtinek po závrtu lýkožrouta smrkového (M. Leiner)	21
Obr. 4: Štěrbínový feromonový lapač Theyson (R. Modlinger).....	24
Obr. 5: Lokalita Šumava (zkr.npsumava.cz)	39
Obr. 6: Vývraty a polomy ve studované oblasti	40
Obr. 7: Lokalita studovaného kmene (zkr.npsumava.cz)	40
Obr. 8: Detail vyznačených závrtových a výletových otvorů (M. Leiner)	42
Obr. 9: Detail rozmístění sekci na hodnoceném kmeni (R. Modlinger)	42
Obr. 10: Počet závrtových otvorů na 1 m ² v různé vzdálenosti od paty kmene, podle umístění hodnocené sekce na kmeni. Linie představuje vyhlazovací funkci a šedivý pás 95% interval spolehlivosti vyhlazovací funkce.	45
Obr. 11: Počet závrtových otvorů na 1 m ² ve vztahu k pozici na kmeni a oslunění. Příčná linie uvnitř grafu reprezentuje medián, konec vertikální linie vyjadřuje 25% a 75% kvantil dat.	45
Obr. 12: Počet výletových otvorů na 1 m ² v různé vzdálenosti od paty kmene, podle umístění hodnocené sekce na kmeni. Linie představuje vyhlazovací funkci a šedivý pás 95% interval spolehlivosti vyhlazovací funkce.	47
Obr. 13: Počet výletových otvorů na 1m ² ve vztahu k pozici na kmeni a oslunění. Příčná linie uvnitř grafu reprezentuje medián, konec vertikální linie vyjadřuje 25% a 75% kvantil dat.	47
Obr. 14: Reprodukční úspěch zjištěný v různé vzdálenosti od paty kmene. Linie představuje vyhlazovací funkci a šedivý pás 95% interval spolehlivosti vyhlazovací funkce.	49
Obr. 15: Reprodukční úspěch ve vztahu se vzdáleností od paty kmene. Příčná linie uvnitř grafu reprezentuje medián, konec vertikální linie vyjadřuje 25% a 75% kvantil dat.	49

Tab. 1: Výsledky reprodukčního úspěchu jednotlivých autorů	36
Tab. 2: Předpokládaný růst populace lýkožrouta smrkového v průběhu roku při různé mortalitě, různém poměru pohlaví a při 1-3 generacích. Vysvětlivky: M=samec, F=samice (Skuhrový 2002).....	36
Tab. 3: Analýza rozptylu pro závislou proměnnou – počet závrťových otvorů lýkožrouta smrkového.....	44
Tab. 4: Porovnání počtu závrťových otvorů podle pozice na kmeni pomocí kontrastů ..	44
Tab. 5: Průměr, směrodatná odchylka a medián pro hodnoty závrťových otvorů	45
Tab. 6: Analýza rozptylu pro závislou proměnnou – počet výletových otvorů lýkožrouta smrkového.....	46
Tab. 7: Porovnání počtu výletových otvorů podle pozice na kmeni pomocí kontrastů ..	46
Tab. 8: Průměr, směrodatná odchylka a medián pro hodnoty závrťových otvorů	47
Tab. 9: Analýza rozptylu pro závislou proměnnou – reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového.....	48
Tab. 10: Porovnání reprodukčního úspěchu podle pozice na kmeni a vzdálenosti pomocí kontrastů	48
Tab. 11: Průměr, směrodatná odchylka a medián pro hodnoty reprodukčního úspěchu	49

1 Úvod

Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.) je nedílnou součástí každého smrkového lesa, kde kolonizuje poškozené, umírající či mrtvé stromy. V důsledku napadení stromu zahajuje rozklad kůry a dřeva (WERMELINGER 2004). Při nižších populačních hustotách se projevuje jako sekundární škůdce, který napadá přednostně polomové stromy či porosty oslabené suchem, či jinými činiteli, avšak při zvýšení populačních hustot se stává primárním škůdcem (ZUMR 1995; SKUHRAVÝ 2002).

Gradace lýkožrouta smrkového nejčastěji způsobují extrémní podmínky počasí. Rozsáhlé polomy v smrkových lesích po bořivých větrech vedou téměř nevyhnutelně k následnému přemnožení lýkožroutů. Jejich populace se nejprve vyvíjí na padlých kmenech, následně brouci napadají i živé stromy sousedící s disturbovaným územím. (WERMELINGER 2004).

V současné době je téměř celá Česká republika postižena kůrovcovou kalamitou nebyvalého rozsahu (MODLINGER & TRGALA 2019). Meziroční nárůst v těžbě kůrovcového dříví je řádově dvojnásobný, v porovnání s předchozím rokem (ZELENÁ ZPRÁVA MZE 2018). Ačkoliv hlavní abiotickou příčinou tohoto nepříznivého stavu je sucho (MODLINGER & TRGALA 2019), důležitý vliv měly v nemalé míře větrné polomy. Bořivý vítr výrazně ovlivnil i situaci na studované lokalitě, kde měl podstatný vliv orkán Herwart z října roku 2017.

Následkem tohoto orkánu byla na území NP Šumava vyvrácena řada lesních porostů. Ve studované bezzásahové oblasti I. zóny NP – Smrčina došlo k řadě rozsáhlejších polomů v blízkosti státní hranice s Rakouskem. V sousedícím soukromém opatství Schlägl, které sousedí bezprostředně s I. zónou Smrčina, panovala obava z šíření lýkožrouta smrkového z české strany.

Z této obavy vznikla studie monitoringu šíření lýkožrouta smrkového mezi I. zónou NP – Smrčina a rakouskou stranou, vedenou Ing. Romanem Modlingerem, Ph.D. z České zemědělské univerzity a jeho skupiny. V rámci monitoringu šíření byl zjišťován i reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.) na polomech, to mi jako členovi zmíněné skupiny bylo navrženo coby téma k mé diplomové práci.

2 Cíl práce

Tato diplomová práce má za cíl zjistit obsazenost ležícího kmene lýkožroutem smrkovým vzhledem ke vzdálenosti od paty kmene a orientace studované plošky k podélné ose kmene. K tomu byl použit náhodně vybraný vyvrácený kmen, který se po větrné bouři Herwart roku 2017 stal ideální příležitostí k rozmnožování pro lýkožrouta smrkového. Studovaný kmen se nacházel v bezzásahové I. zóně NP Šumava nedaleko vrcholu Smrčina. Za další cíl si tato práce stanovila zjistit reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového a porovnat dosažené výsledky s odbornou literaturou.

3 Literární rešerše

3.1 Bionomie lýkožrouta smrkového

3.1.1 Zoologické zařazení

Lýkožrouta smrkového – *Ips typographus* (Linnaeus 1758) řadíme k řádu brouků (Coleoptera) a následně do čeledi nosatcovití (Curculionidae) a podčeledi Kůrovcovití (Scolytinae). Jde o jednoho z šesti zástupců tohoto rodu, kteří se vyskytují v České republice. Za zmínku stojí i lýkožrout menší – *Ips amitinus* (Eichhoff 1871) a lýkožrout severský – *Ips duplicatus* (Sahlberg 1836), kteří se rovněž vyskytují na smrku ztepilém a mnohdy tento druh doprovázejí (ZAHRADNÍK & KNÍŽEK 2007).

3.1.2 Rozšíření

Obecně se kůrovci (Scolytinae) vyskytují ve všech světadílech a žijí na všech hlavních skupinách terestrických rostlin (VEGA & HOFSTETTER 2015). V Evropě je výskyt kůrovců úzce spjat s přítomností dřevin, tudíž je zjevná závislost na fytogeografických a zoogeografických poměrech (PFEFFER 1955).

Areál výskytu lýkožrouta smrkového zaujímá kromě Evropy také značnou část Asie. Jde o montánní druh, který se však vlivem času adaptoval k životu i v nižších nadmořských výškách a je hojný i v kolinním a planárním výškovém stupni. Vzhledem k zeměpisnému rozšíření se lýkožrout smrkový nejzápadněji vyskytuje v Pyrenejích, na španělsko-francouzských hranicích, východně sahá až k ostrovu Hokkaidó. Na severu areál rozšíření probíhá Laponskem, na jihu severním Řeckem a Tureckem (SKUHRAVÝ 2002). Z pohledu Evropy je lýkožrout smrkový přirozeně rozšířen po celém kontinentu (ZAHRADNÍK & KNÍŽEK 2007).

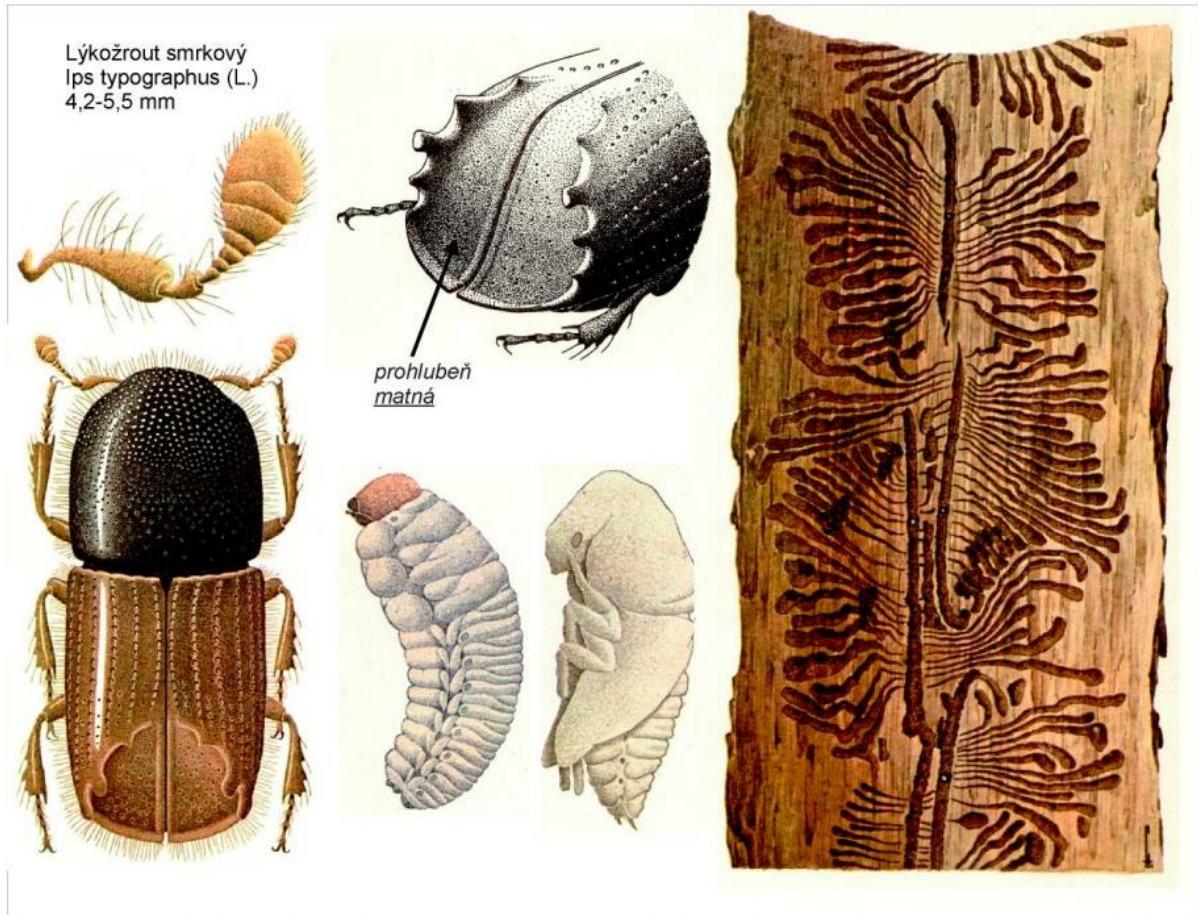
V České republice se v současnosti vyskytuje na celém území, kde se nachází smrkové porosty. Historicky byl v našich podmínkách lýkožrout smrkový rozšířen pouze v horských smrčinách, avšak došlo k jeho rozšíření do nížin v okamžiku, kdy smrkové porosty v nížinách dorostly do věku vhodného k napadení lýkožroutem a utvořily souvislé porosty. Jak uvádí ZAHRADNÍK (2010), ještě před 2. světovou válkou se lýkožrout smrkový vyskytoval pouze v horských oblastech nad 800 m.

3.1.3 Morfologie

Velikost válcovitého těla lýkožrouta smrkového se pohybuje mezi 4,2–5,5 mm a řadíme jej mezi naše největší kůrovce (KINDLMANN et al. 2012). Mohou se vyskytovat i značně menší jedinci, např. pouze 3,9 mm dlouzí, což může být způsobeno důsledkem nižšího množství přijímané potravy ve stádiu larvy (SKUHRAVÝ 2002). Šířka imága se uvádí okolo 1,9 mm (SKUHRAVÝ 2002). Dospělec lýkožrouta se jeví matný, což je způsobeno velkým množstvím chloupků, kterými je pokryto jejich tělo. Lýkožrout jako takový je ale lesklý, to je dobře pozorovatelné pod binokulárním mikroskopem či lupou (SKUHRAVÝ 2002). Čerstvě vylíhlí brouci z kukly jsou bílí, následně po ekdysi je jejich barva žlutavá, přičemž kutikula při průběhu zralostního žíru následně hnědne a později tmavne. Barva dospělce je hnědočerná (PFEFFER 1955; SKUHRAVÝ 2002). Čelo lýkožrouta smrkového je zrnitě hrbolkované, u samců s velkým a zřetelným hrbolkem ve středu předního okraje (SCHLYTER & CEDERHOLM 1981). Tykadla jsou žlutavá, na jejich konci je palička se zřetelnými zprohýbanými švy. Délka štítu lýkožrouta je téměř stejná, jako jeho šířka. Na přední část hrbolkovaného štítu navazuje zadní část jemně tečkovaná. Válcovité krovky se slabě dozadu sbíhají, mezi řádky jsou hluboce tečkované, celé lesklé až na zadní vyhloubenou část, ta je matná. Zadní část krovek je v profilu rovněž matná a velmi jemně a řídko tečkovaná, při zadním okraji protažená vlnovitě (PFEFFER 1955).

Lýkožrout smrkový patří mezi skupinu lýkožroutů, pro něž je charakteristické, že mají zadní část krovek ozdobenou čtyřmi hrbolky. Do této skupiny dále patří např.: (*Ips amitinus* Eichh., *Ips cembrae* Heer. a *Ips duplicatus* Sahlb.). Horní zub se nachází na vyhloubené části krovek a je nejmenší, druhý zub shora je na bázi viditelně ztloustlý, následuje třetí a nejdelší zub, který je knoflíkovitě protažen a čtvrtý zub je opět menší (Obr. 1). Mezi samci a samicemi lze pozorovat pohlavní dimorfismus. Samice lýkožrouta smrkového se liší od samců například větší hustotou chloupků v přední části pronota či rýhami pod ústním ústrojím. Na rozdíl od ostatních druhů, které nesou stejné znaky na krovkách, je pro lýkožrouta smrkového charakteristická právě vzdálenost mezi suturálními zoubky, která je víceméně stejná. Mezi další rozlišovací znaky od jednotlivých druhů spadajících do skupiny s čtyřmi zoubky patří pro lýkožrouta smrkového například zmíněné hladké a netečkované mezirýží, typické žluté chloupky po těle či palička se zřetelně zprohýbanými švy (PFEFFER 1955; SKUHRAVÝ 2002; KINDLMANN et al. 2012). Podobný *Ips amitinus* je poněkud menší (3,5–4,5 mm) a protáhlejší, od lýkožrouta smrkového se odlišuje především tykadlovou paličkou

s rovnými švy a tečkovaným meziřížím. *Ips cembrae* se nejvíce podobá l. smrkovému, od něhož se liší tečkovanými meziřížími a lesklou vyhloubenou zadní částí krovek. *Ips duplicatus* se odlišuje od ostatních tím, že vzdálenost mezi prvním a druhým zoubkem je dvojnásobná než mezi druhým a třetím zoubkem, ty spolu splývají a tvoří široký dvojzub.



Obr. 1: Vývojová stadia a rozlišovací znaky l. smrkového (NOVÁK ET AL. 1976)

3.1.4 Požerek lýkožrouta smrkového

Požerek lýkožrouta smrkového je specifický, ze snubní komůrky směřují nahoru a dolů matečné chodby v délce 6–12 cm a šířce 3–3,5 mm. Tyto chodby jsou vždy svislé, rovné a nezprohýbané, tím se vylíší od ostatních druhů lýkožroutů. Jeho požerek bývá nejčastěji dvojramenný, často se nachází i tříramenné, kdy na jednu stranu míří svisle dvě chodby. Méně časté jsou požerky až šestiramenné. Požerek *Ips cembrae* se skládá z 3–4 matečných chodeb hvězdicovitě probíhajících, až 30 cm dlouhých a 2,5 mm širokých. *Ips amitinus* má požerek z 3–6 lehce zvlněných matečných chodeb navazujících na

snubní komůrku převážně v podélném směru. Požerku *Ips typographus* je podobný požerek *Ips duplicatus*, avšak jeho chodby jsou kratší, dosahují délky 7–10 cm a šíře 2 mm (PFEFFER 1955).

3.1.5 Popis životního cyklu

V případě, že nebereme v úvahu přemnožení lýkožrouta smrkového, tak dospělci instinktivně vyhledávají příhodné prostředí pro svůj vývin (PFEFFER 1955). Vývoj lýkožroutů probíhá ve smrkovém lýku, do kterého jsou brouci vábeni uvolňovanými těkavými látkami, mezi které patří zejména pineny, carén, limonen a kamfén (LINDELOW et al. 1992). Tyto látky se většinou ve velkém množství uvolňují z vývrátů smrkových kmenů, které vznikly po větrné kalamitě či z polomů způsobených sněhem (PFEFFER 1955). Avšak důležitou roli při napadení hraje i orientace svahu, na které se porost nachází, jeho odkrytí, věk a další faktory jako např. sluneční záření. JAKUŠ (1998a) udává, že náletem lýkožrouta bývají více zasaženy osluněné, 70–100 let staré stromy s jižní expozicí. Až při silném přemnožení nastává situace, kdy kůrovec nenalézá vhodné prostředí pro vývoj, a tak napadá i zdravé stromy. První krok v náletu na strom započne sameček, který vyhledává odstávající šupiny smrku, okolí suku a podobná místa, kde se následně závrtá pod kůru. Místo po závrtu je možné pozorovat podle drtě, která má hnědavou barvu. Zdravé kmeny z počátku odolávají, roní pryskyřici, avšak při přemnožení nejsou schopni ani svými obrannými mechanismy odolat náletu kůrovce a jeho útoku podlehnou. Sameček následně začne tvořit snubní komůrku, což trvá cca 2–4 dny. Samečka následují samičky, které jsou přiváběny a pomocí čichu hledají místo závrtu. Sameček se ve snubní komůrce spáří se samičkami, které po kopulaci začnou hlodat v lýku matečné chodby a následně i klást vajíčka. Při jarním pokolení se objevují první vajíčka v matečných chodbách po 3–8 dnech od náletu kůrovce. Při letním pokolení se mohou vajíčka objevit již druhý den po závrtu samečka (PFEFFER 1955). Samička je během svého života schopna naklást až 100 vajíček v závislosti na tom, zda vykladla vajíčka pouze při prvním náletu, nebo pokračovala v kladení i při sesterském pokolení. Samice běžně naklade okolo 60 kusů vajíček, které mají oválný tvar, jsou bílá a lesklá. Mezi jednotlivými zářezy pro vajíčka samice vytváří mezery v rozmezí 1–10 mm. Během kladení vajíček se samice vícekrát páří, přitom klade denně jedno až dvě vajíčka. Po 7–14 dnech se líhnou bělavé beznohé larvy stěží 2 mm dlouhé. Po vylíhnutí se larvy zažírají do lýka, kde hlodají kolmo na směr matečné chodby a vytváří vlastní chodby. Po 3 týdnech jsou na odloupené kůře napadeného stromu viditelné různě

dlouhé chodby, ve kterých se vyvíjejí larvy, vajíčka i kuklíci se larvy. Délka vývoje larvy je úzce spjatá s teplotou (PFEFFER 1955).

Následné stádium kukly trvá 8 dní při příznivém počasí, obvykle však 14 dní. Poměr pohlaví bývá 1:1, po vylíhnutí nejsou brouci ihned schopni dalšího rozmnožování, musí pohlavně dozrát. V té době brouk hlodá nepravidelnou chodbu z místa vylíhnutí, tzv. úživný žír (PFEFFER 1955). Tento úživný žír trvá 7–14 dní. Při tomto žíru brouk zcela ztmavne. Při kalamitě se může stát, že vylíhlý brouk nenajde dostatek vhodné potravy v kmeni, prokouše se kůrou a hledá jiná vhodná místa (PFEFFER 1955).

Brouci, kteří dokončí svůj vývoj až na podzim, obvykle vyletují až na jaře následujícího roku. Mezitím mohou přezimovat jednak pod kůrou stromů, pokud není příliš narušená a nezačne opadávat a jednak v hrabance (KINDLMANN et al. 2012). Celkový vývoj jedné generace počínaje stádiem vajíčka až po dospělého brouka trvá 6–10 týdnů. Během roku se za příznivých teplotních podmínek mohou vyvinout dvě až tři generace (SKUHRAVÝ 2002).

S jarem nastává rojení lýkožroutů. Spouštěčem tohoto procesu je teplota, pakliže se hrabanka nebo kůra zahřeje na 14 °C, brouci začnou být aktivní. Při 20 °C nastává silné rojení a vrcholí při 29 °C kdy zároveň teplota v noci neklesá pod 10 °C (PFEFFER 1955; SKUHRAVÝ 2002). V nižších nadmořských výškách mohou lýkožrouti létat již v polovině dubna, ve vyšších nadmořských výškách za méně příznivých teplot začínají létat později (SKUHRAVÝ 2002). Jarní rojení lýkožrouta bývá hromadné, mezi létajícími lýkožrouty je třeba rozlišovat dvě skupiny. První skupinou jsou brouci ne zcela vyspělí, neschopní dosud reprodukce. Druhou skupinou jsou brouci vyspělí, plně schopni svatebního rojení. První skupina léta vždy o 7–14 dní dříve před pravým svatebním rojením, nalétává přitom na okraje seschlé kůry u pařezů, na okraje neoloupaných klád, na silnější čerstvě odseknuté větve apod., kde zahájí úživný žír a pohlavně dospějí. Následně po dvou týdnech ukončí úživný žír a nalétávají na kmeny, aby se rozmnožili. Dospělci, kteří dokončili úživný žír už na podzim, zakládají snubní komůrky již po prvním poletování, tak zahájí rozmnožování dříve než nedozralí brouci přestože se vyvinuli později. Souhrnně je možno uvést, že jakmile přijde s jarem období teplých a slunných dní, tak s nimi přijde i rojení lýkožrouta. Nezačíná však všude stejně, je podmíněno expozicí a nadmořskou výškou dané lokality. Rojení na jaře je vždy početnější než letní rojení. Lýkožrouti během několika dní nalétají po celé délce napadených kmenů (PFEFFER 1955).

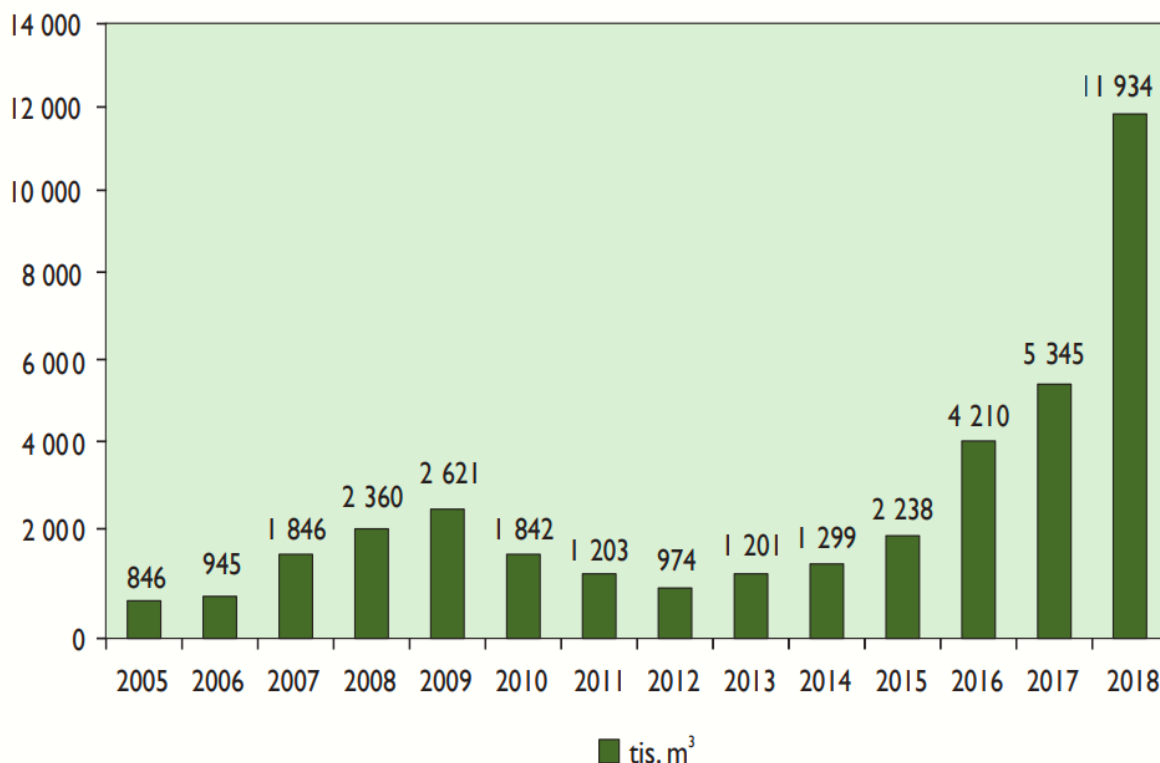
Vzdálenost, kterou jsou lýkožrouti schopni překonat aktivním letem je rozdílná. Tato letová vzdálenost je vždy podmíněna několika faktory, kterými mohou být třeba zda jde o jarní první generaci, která se v květnu rozletuje a hledá živé stromy, či o druhou generaci v červenci.. Dalším faktorem je například dostatečná zásoba tukového tělesa (SKUHRAVÝ 2002).

3.1.6 Nálet na stromy

V průběhu evoluce se u lýkožroutů vyvinul účinný prostředek k překonání obraných mechanismů u stromů – agregační feromony. Lýkožrout je polygamní druh, u polygamních druhů nejdříve nalétávají na strom samci, tzv. průzkumníci. Obecně se berou v úvahu dvě hypotézy. Podle první se předpokládá, že lýkožrouti při náletu upřednostňují oslabené stromy, u nichž se vlivem chemických změn ve floému uvolňují primární atraktanty a tyto atraktanty lákají lýkožrouty (SKUHRAVÝ 2002). Podle druhé hypotézy, se předpokládá „náhodný“ nálet na stromy, přičemž jsou splňovány minimální nároky pro rozvoj lýkožrouta (BYERS 1996). Těmito minimálními nároky rozumíme např. teplotní podmínky – u smrků na okrajích porostu, kde nejméně vitální stromy nemají dostatečné schopnosti ubránit se pionýrským broukům, kteří zahájí produkci agregačních feromonů a v důsledku toho nastane hromadný nálet lýkožroutů na daný strom a následně i na okolní stromy (SKUHRAVÝ 2002).

3.2 Význam lýkožrouta smrkového v lesnictví

Všichni kůrovci žijí na úkor rostlin a z nich především na vrub dřevin, tudíž se velmi často dotýkají hospodářských zájmů člověka (PFEFFER 1955). Lýkožrout smrkový spadá mezi lesnický nejvýznamnější hospodářské škůdce smrkových porostů, SKUHRAVÝ (2002) ho považuje za vůbec nejvýznamnějšího hmyzího škůdce. Aktuálně lesní hospodářství v České republice prochází krizí způsobenou kůrovcovou kalamitou (Obr. 2). V Zelené zprávě Mze (2018) bylo uvedeno, že v České republice bylo za rok 2018 evidováno 12 mil. m³ smrkového kůrovcového dříví, což představuje nárůst téměř o 200% ve srovnání s rokem 2017, kdy bylo zaznamenáno 5,34 mil. m³. Pro představu, v roce 2016 bylo evidováno 4,21 mil. m³ (ZELENÁ ZPRÁVA MZE 2018). Podle MODLINGERA & TRGALY (2019) existuje mnoho příčin této situace, mezi ty hlavní řadí dlouhodobý nedostatek půdní vláhy, nepružnost současného systému provádění prací v lese, nedostatek pracovních sil v lesnictví či nevhodně nastavená opatření v ochraně lesa.



Obr. 2: Vývoj kůrovcových těžeb v posledních letech (ZELENÁ ZPRÁVA MZE 2018)

3.2.1 Legislativa

Ochrana lesních porostů před lýkožroutem smrkovým je ustanovena v § 32 zákona č. 289/1995 Sb., o lesích a o změně a doplnění některých zákonů („lesní zákon“), v platném znění. Podrobněji ji rozvádí navazující vyhláška Mze č. 101/1996 Sb., resp. vyhlášky 236/200 Sb. v nejnovejším znění vyhlášky č. 76/2018 Sb., kde je uvedeno zejména provádět taková opatření, aby se předcházelo a zabránilo působení škodlivých činitelů na les zahrnující evidenci výskytu a rozsah těchto činitelů, preventivně bránit jejich vývoji, šíření a přemnožení. Dále v technické normě ČSN 48 100 Ochrana lesa proti kůrovci na smrku. Uvedené předpisy zavazují vlastníka lesa věnovat pozornost lýkožroutu smrkovému ve všech lesních porostech s podstatným zastoupením smrku.

Při stanovení způsobu kontroly a případné množství kontrolních opatření se vychází dle objemu kůrovcového dříví zpracovaného od 1. srpna do 31. března následujícího roku. Stav populace lýkožrouta smrkového člení legislativa na základní, zvýšený a kalamitní.

Základní stav lýkožrouta smrkového je početní stav, kdy objem kůrovcového dříví z roku předchozího v průměru nedosáhl 1 m^3 na 5 ha smrkových porostů, přičemž nedošlo k vytvoření kůrovcových ohnisek.

Zvýšený stav je takový početní stav lýkožroutů, kdy objem kůrovcového dříví z roku předchozího nedosáhl či nepřekročil 1 m^3 na 5 ha a nedosáhl 5 m^3 na 5 ha smrkových porostů, přičemž byly vytvořeny kůrovcová ohniska. Tímto stavem je upozorněno na možnost kalamitního přemnožení lýkožrouta.

Kalamitní stav je takový početní stav lýkožroutů, kdy objem kůrovcového dříví z roku předchozího v průměru dosáhl či překročil 5 m^3 na 5 ha smrkových porostů, a který způsobuje rozsáhlá poškození na stěnách lesních porostů či vznik ohnisek uvnitř lesních porostů až plošné napadení lesních porostů.

3.2.2 Základní metody kontroly a ochrany

Kontrola je konána ve všech smrkových porostech starších 50 let, ve smíšených porostech tam, kde smrk zaujímá alespoň 20 % zastoupení v porostní skladbě. Popřípadě i v porostech mladších (ZAHRADNÍK 2005). Dle vyhlášky č. 76/2018 Sb. se činí:

V základním stavu se kontrola lýkožrouta smrkového může provádět prostřednictvím odchyťových zařízení. Současně se celoročně monitoruje výskyt kůrovcových stromů a zajišťuje se jejich časná a účinná asanace.

Při zvýšeném stavu se ochrana proti lýkožroutovi smrkovému provádí pomocí odchyťových zařízení ve smrkových porostech. Počet odchyťových zařízení pro zachycení jarního rojení se stanovuje podle kalamitního základu a početně se rovná ekvivalentu 1/10 objemu včas zpracovaného kůrovcem napadeného dříví.

Při kalamitním stavu je cílem zejména zajistit aktivní vyhledávání kůrovcových stromů, jejich asanaci v porostu či jejich navazující odvoz. Těžba kůrovcových souší tak může být odložena. Za kalamitního stavu lze počet odchyťových zařízení snížit na množství, které odpovídá počtu zařízení pro odchyt dle horní hranice zvýšeného stavu. Dle veřejné vyhlášky opatření obecné povahy č. 17110/2020 a její přílohy není vlastník lesa dle katastrálního území povinen používat jako obranná opatření lapače a lapáky, zůstává mu však povinnost aktivně vyhledávat kůrovcové dříví, provádět jejich včasnou těžbu a asanaci.

3.2.3 Obranné metody

Základem úspěšné ochrany je důsledné plnění preventivních opatření. V první řadě je třeba před začátkem rojení odstranit z lesa všechno dříví, které je pro lýkožrouta vhodné k založení nové generace (vývraty, zlomy, vytěžené dříví apod.) pokud není zamýšleno využít je jako obranná opatření. Při zpracování polomů je vhodné začít zpracovávat roztroušenou hmotu, u které hrozí rozptýl na velké ploše a tak založení i vyššího počtu ohnisek. Teprve potom je účelné zpracovávat soustředěnou hmotu, kde se v případě časového presu dají uplatnit ochranná opatření (ZAHRADNÍK 2005). V polohách 800 m n. m. je nutné zpracování napadeného dříví do konce března, ve vyšších polohách do konce dubna (MODLINGER et al. 2015). Podle veřejné vyhlášky k opatření obecné povahy se na kůrovcové souše nevztahuje povinnost jejich zpracování v rámci nahodilé těžby až do 31. prosince 2022.

3.2.3.1 Těžba napadených stromů

Základní metodou pro úspěšné potlačení rozvoje lýkožrouta smrkového je těžba jím napadených stromů. Podle PFEFFERA (1954) je nejspolehlivějším znakem pro včasné zjištění napadeného stromu právě hnědá drť (Obr. 3), kterou vyhazují lýkožrouti při hlodání snubní komůrky či matečné chodby, která se následně hromadí za šupinami kůry, ale téměř vždy na kořenových náběžích a kolem paty stromu. Dalšími symptomy, podle kterých lze identifikovat napadený strom je smolení, závrtové otvory, defoliace jehličí a změna barvy jehličí (MODLINGER et al. 2015).

Drtiny však mohou být smývány deštěm, avšak na krytých místech (např. rozhraní šupinek a kůry) jsou patrné dlouho (ZAHRADNÍK 2005). Identifikace dle změny jehličí nemusí být vždycky dostačující, může se totiž projevit se zpožděním nebo až potom, kdy je lýko napadeného stromu už lýkožroutem opuštěné. Podle KULY (2014) je orientace podle barvy jehličí na konci vegetačního období a začátku zimy zavádějící, tyto projevy nemusí být zřetelné. V případě, kdy dochází k opadávání kůry ze stromu je většinou na asanaci pozdě (MODLINGER et al. 2015).



Obr. 3: Detail čerstvých drtiněk po závrtu lýkožrouta smrkového (M. Leiner)

3.2.3.2 Stromové lapáky

Lapáky jsou nejznámější kontrolní metodou pro lýkožrouta smrkového (PFEIL 1827 ex JUHA et al. 2012; HOLUŠA et al. 2014). Stromové lapáky jsou pokácené a většinou odvětvené zdravé stromy (Obr. 4), které slouží k lákání a odchytu lýkožroutů při jarním a letním rojení (MODLINGER et al. 2015). Lýkožrouti nalétávají na zmíněné stromy kvůli založení populace, jsou přitahováni pomocí tzv. primárních atraktantů, které se uvolňují z oslabeného lýka. Po nalétnutí a založení požerku samci začnou produkovat agregační feromon, což je signál zprostředkující hromadnou kolonizaci napadeného kmene. Důležitá je příprava lapáků a jejich umístění, HOLUŠA et al. (2009) doporučuje lapáky kácet osm týdnů před rojením a uvádí, že ve vyšších polohách je možné lapáky připravovat už na podzim. Atraktivita těchto lapáků může být ovlivněna pod sněhovou pokrývkou nad 20 cm. První série, určená k zachycení jarního rojení, je připravována na okrajích porostů, přičemž dvě třetiny stromu leží na výsluní, zbývající třetina v polostínu. Druhá série, určená k zachycení letního rojení, je připravována s dvoutýdenním předstihem předpokládaného začátku letního rojení (MODLINGER et al. 2015). Tyto lapáky pro letní rojení se v nižších polohách připravují na dno širších údolí či při úpatí svahů nebo do okraje porostů tak, aby nebyly vystavovány na přímé oslunění (ZUMR 1995). Avšak v horských polohách jsou lapáky káceny na slunná místa (MODLINGER et al. 2015).

Dle ČSN 48 100 jsou stromové lapáky kontrolovány v intervalech 7–10 dní, kdy je zjišťován stupeň jejich napadení a sledován je i vývoj lýkožrouta pod kůrou. Pro vyhodnocení stupně napadení se užívá místo nejpočetnějšího napadení. Pro slabý stupeň napadení platí napadení 0,5 závrtu, pro střední stupeň 0,5–1 závrt a pro silný stupeň více jen 1 závrt na dm². Při zjištění silného napadení umístíme do okolí další lapák. Asanace lapáků cílí k tomu, aby v nich nedošlo k vývoji nové generace lýkožrouta (MODLINGER et al. 2015).

3.2.3.3 Feromonové lapače

Metoda feromonových lapačů se zakládá na využití agregačních signálů (tj. sekundárních atraktantů), které produkuje lýkožrout smrkový (KULA 2014). Feromonové lapače lze rozdělit na bariérové a štěrbínové, které vyrábí firma Theysohn, dále na trubicové lapače, trinety a woodnety. Tyto lapače jsou umístovány přímo do ohnisek výskytu lýkožrouta v blízkosti porostních stěn, nejdále však do vzdálenosti

25 metrů od nich. Při aplikaci lapačů je nezbytné dodržení vzdálenosti minimálně 10 metrů od nejbližšího potencionálně atraktivního smrku. Feromonové lapače jsou nasazovány jednotlivě nebo ve trojicích, jejich počet vychází z kalamitního základu. Feromonové odparníky, jsou umísťovány do lapačů těsně před začátkem. Stupeň odchytu podle ČSN 48 100 se řídí podle počtu odchycených brouků, slabý stupeň čítá méně jak 1000 lýkožroutů, střední stupeň v rozmezí 1000–4000 jedinců a silný stupeň představuje více jak 4000 odchycených lýkožroutů. V praxi je běžné využívání kombinace feromonových lapačů a stromových lapáků v místech, kde je třeba umístit vyšší počet ochranných opatření a není žádoucí kácet větší množství stromových lapáků (MODLINGER et al. 2015).

3.2.3.4 Otrávené lapáky

Otrávený lapák je definován jako skáceny a odvětvený smrk či jeho část – optimální jsou však čtyřmetrové výřezy s ohledem na účinnost použité feromonové návnady a sortimentaci. Otrávený lapák je pak celopovrchově ošetřen insekticidem ze skupiny pyretroidů (KULA 2014). Ošetření insekticidem proběhne ještě před napadením lýkožroutem a na lapák se umístí feromonová návnada. Stejně se používá i trojice čerstvých polen dlouhých 1–1,5 m sestavených v trojnožku s feromonovou návnadou těsně umístěnou pod vrcholem trojnožky. Feromonová návnada u trojnožky (feromonový odparník) by měla být krytá před přímým slunečním svitem (KULA 2014), a zároveň je trojnožky možné tvořit i z výřezů menších dimenzí. V případech trojnožky je přítomnost feromonového odparníku nezbytná kvůli insekticidem ošetřenému povrchu kmene (MODLINGER et al. 2015). Avšak LUBOJACKÝ & HOLUŠA (2014) upozorňují, že trojnožky působí velké ztráty v množství necílových entomofágů. Zásady umístění trojnožek jsou stejné, jako u feromonových lapačů, tj. bezpečná vzdálenost zvolené feromonové návnady k nejbližšímu žijícímu smrku vhodnému k napadení, tzn. dle vyhlášky 50 let, by měla být 10–25 m (ZAHRADNÍK 2005), JENIŠ & VRBA (2007) uvádí minimální vzdálenost pouze 6 m. Využití otrávených lapáků je především na špatně přístupných místech, kde jsou náročné pravidelné kontroly, a to pouze při zvýšeném či kalamitním stavu. Kontrola otrávených lapáků spočívá v tom, aby pod jeho kůrou nedocházelo k vývoji požerků lýkožrouta (MODLINGER et al. 2015). Za podstatnou nevýhodu otrávených lapáků lze považovat jejich negativní dopad na biodiverzitu, mimo jiné především kvůli výraznému snižování početnosti predátorů (JAKUŠ et al. 2015). Při zhodnocení účinnosti otrávených lapáků a trojnožek nedošel LUBOJACKÝ & HOLUŠA (2014) k žádným zásadním rozdílům

vyjímaje prvního týdne letové aktivity, kdy otrávené lapáky zachytili větší množství lýkožrouta smrkového.

3.2.3.5 Stojící stromy

Jednou z méně běžných metod ochrany je i metoda usměrňování náletu lýkožrouta smrkového na porostní stěny, k čemuž se využívají feromony. Tato metoda je použita tehdy, kdy je značné riziko napadení porostních stěn při použití klasických obranných metod a pouze při kalamitním stavu lýkožrouta. V porostní stěně je vybráno 3–5 stromů, na které je následně umístěn feromonový odparník. Vzdálenost mezi vybranými stromy se pohybuje okolo 10–20 metrů. Tato metoda se využívá pro jarní i letní rojení (MODLINGER 2015).



Obr. 4: Štěrbínový feromonový lapač Theyson (R. Modlinger)

3.3 Populační dynamika lýkožrouta smrkového

Populační dynamika je chápána jako kontinuální proces, který charakterizuje zejména abundance, natalita, mortalita a migrace druhu, zahrnuje ale také změny věkové struktury, poměru pohlaví, plodnosti, konstituci či zdravotním stavu (TKADLEC 2008). Populační dynamika tedy zahrnuje změny populace včetně jejich příčin, které bývají endogenního či exogenního charakteru. Populační dynamiku charakterizujeme jako soubor kvantitativních a kvalitativních znaků populace na základě poznání, podle něhož lze vyvozovat prognózy o následujícím vývoji (MATOUŠEK 2012).

Pro lýkožrouta smrkového jsou typické cyklické gradace, při kterých dochází k nenadálému vzestupu populační hustoty a následně ke snížení na relativně malé četnosti (KINDLMANN et al. 2012). Gradace lýkožrouta má několik fází, zprvu jde o fázi latence, kdy se vyskytuje v malém až nezjistitelném množství. Následuje fáze akrescence, kdy se populace pohybuje v rozmezí normálního stavu. Při třetí fázi progresu početnost populace roste a objevují se škody. Předposlední fáze regrese nastává za prudkého poklesu populační hustoty až na normální stav. Poslední fáze dekrescence uzavírá cyklus, při níž početnost populace klesá až na minimum pod hranici normálního stavu (SKUHRAVÝ 2002).

3.3.1 Faktory ovlivňující populační dynamiku

Faktorů, které ovlivňují populační dynamiku lýkožrouta smrkového je mnoho, mezi abiotické vlivy patří: teplota, vlhkost (krátkodobý a dlouhodobý přísun srážek), vítr (polomy způsobené jak větrem, tak sněhem či námrazou), ale také vitalita stromů, celkový zdravotní stav a jejich schopnost obrany. Mezi biotické faktory patří např. choroby stromů či predátoři (MATOUŠEK 2012). Podstatným faktorem je také samotné složení lesních porostů (monokultury, stáří porostu, porostní hustota). SKUHRAVÝ (2002) uvádí, že důsledkem některých z uvedených faktorů může být snížení vitality stromů, snížený přírůst, ztráta jehličí, postupné snížení až úplná ztráta odolnosti vedoucí až k chřadnutí celých porostů.

Řada autorů se již v minulosti zabývala otázkou růstu populace lýkožrouta smrkového, nicméně v názoru na příčiny vzniku přemnožení se značně rozchází (SKUHRAVÝ 2002). Jedním z nich byl i MARTÍNEK (1961), který se domníval, že hlavním důvodem ovlivňující růst populace lýkožrouta smrkového je především počet sesterských rojení, které závisí zejména na klimatických podmínkách. Roli populační hustoty

MARTÍNEK (1961) nepovažoval za natolik významnou. ANDERBRANT (1990) však naopak přikládal největší význam právě denzitě.

Základním faktorem ovlivňujícím početnost lýkožrouta smrkového je mortalita. Ta ve stádiu vajíček dosahuje podle THALENHORSTA (1958) ex MATOUŠEK (2012) až 15 %, na ní mají podle ZUMRA (1985) největší podíl entomofágové (dospělci drabčika, larvy pestrokrovečníka a další.) Ve stádiu larev bylo prokázáno, že početnost larev klesá spolu s rostoucí hustotou mateřských chodeb (ANDERBRANT 1990). Na mortalitě následného stádia kukel se výrazně podílejí ptáci a při ročním období s vyšší vlhkostí způsobují velkou úmrtnost i různé druhy plísní. Ztráty v počtech dospělců jsou, hlavně mezi samci, působeny obrannými reakcemi stromů (ZUMR 1985). K největšímu úhynu v řadách samců dochází při náletu na zdravé stromy. Napadený strom se brání výronem pryskyřice v místě závrtu a až 2/3 samců mohou být takto zahubeni (MATOUŠEK 2012). Kromě ztrát při obraně stromu KALINA (2000) uvádí jako jednoho z největších regulátorů dospělců zástupce blanokřídlého hmyzu, především chalcidek [Hymenoptera: Pteromalidae] a lumčků [Hymenoptera: Braconidae].

Podle mnoha autorů je teplota považována za jeden z nejvýznamnějších faktorů populační dynamiky. Pokud během vegetačního období dojde ke zvýšení teploty, dochází k vývoji dvou generací, v příznivých podmínkách se mohou vyvinout i tři generace. Brzký nástup teplot na jaře či vysoké teploty v srpnu prodlužují čas vhodný pro let lýkožrouta smrkového, a tudíž i pro napadání stromu a kladení vajíček. WERMELINGER (2004) uvádí minimální požadovanou teplotu pro vývoj 8,3 °C. Konkrétními teplotními limity letové aktivity se zabývali WERMELINGER & SEIFERT (1998) a uvádí, že pokud je možné od 1. dubna dosáhnout sumy efektivních teplot nad 140, lýkožrout smrkový začne letovou aktivitu. Naproti tomu k útlumu letové aktivity dojde, pokud délka světelné části dne klesne pod 14 hodin. Od doby nakladení vajíčka po dospělé imago trvá vývoj 334,2 stupňo-dnů, k čemuž se připočítává 222,7 stupňo-dnů zahrnujících úživný žír (MATOUŠEK 2012). Pro produkci vajíček je dolní teplotní limit při 11,4 °C (WERMELINGER & SEIFERT 1999). Ideální pro vývoj mladých brouků stanovili WERMELINGER & SEIFERT (1998) teplotu 30,4 °C a pro následnou reprodukci dospělců 28,9 °C. K podobným závěrům dospěl i PFEFFER (1955) a teplotu 29 °C považuje za tepelné optimum pro život lýkožrouta. Vývoj lýkožrouta smrkového podstatně omezují nízké teploty, podle FACCOLIHO (2002) je teplota -10 °C hraniční pro přezimování, v ležících stromech se počet dospělců snížil na polovinu. Délka celkového

vývoje je tedy vyčíslena jako suma efektivních teplot o počtu 557 stupňo-dnů (PFEFFER 1955; WERMELINGER 2004). Současné vyšší teploty během vegetačního období způsobují rychlejší vývoj jednotlivých stádií lýkožrouta. Umožňují založení vyššího počtu generací, v roce 2017 a 2018 došlo na většině území České republiky ke kompletnímu dokončení 3. generace lýkožrouta smrkového (MODLINGER & TRGALA 2019).

Sesterským pokolením je definováno potomstvo založené samičkou, která po částečném kladení vajíček prodělala regenerační žír. Podle MARTÍNKA (1961) ovlivňuje populační růst lýkožrouta smrkového především počet sesterských rojení. Významnými faktory jsou ty, které ovlivňují množství sesterských pokolení a jejich úspěšnost. Samice při sesterském rojení opouští původní požerek a vyhledávají volné místo na témže stromu nebo jiný strom, kde zakládají novou matečnou chodbu. Jiný důvod vedoucí k opuštění požerku (úhyn samečka, zaschnutí lýka) a náletu na jiný strom, kde se neuskutečnil regenerační žír, se nepovažuje za sesterské pokolení (KULA 2014). MARTÍNEK (1956) zjistil, že samička lýkožrouta smrkového je schopna pokračovat i třikrát v kladení vajíček, přičemž celkově 91 % samic vstupuje do jednoho regeneračního žíru a z toho 38 % samic i do druhého regeneračního žíru a sesterského pokolení. Samotný počet sesterských přerojování je podmíněn klimaticky a nezávisí na hustotě populace (MARTÍNEK 1961), podle ANDERBRANTA (1990) je intenzita sesterského rojení závislá na denzitě. Ve střední Evropě přistupují 2/3 samic k první sesterské snůšce z původního počtu rodičovských brouků a z těchto samic pak 1/3 samic prodělá druhou sesterskou snůšku (MATOUŠEK 2012).

Kvalita potravy má vliv na rychlost vývoje lýkožrouta smrkového. Nevhodná kvalita potravy lýkožrouta způsobuje mortalitu, naopak i hladovění zase snižuje jeho schopnost odolávat infekci patogenů (MATOUŠEK 2012). Kvalita lýka a množství potravy je podstatné především pro larvy lýkožrouta. Přesněji uvádí PFEFFER (1955), že pro larvy je vhodnou potravou málo zavadlé a čerstvé lýko. Když však dojde k přemnožení a nedostatku potravy, vzniká konkurence o lýko. Podle ANDERBRANTA (1990) tento stav lýkožrout řeší kladením nižšího počtu vajíček, či založením sesterské generace na méně obsazeném stromě (MARTÍNEK 1961).

Rozhodujícími faktory pro úspěch útoku kůrovců jsou anatomie kůry a fyziologické podmínky eventuální hostitelské dřeviny (MATOUŠEK 2012). Smrky se silnější kůrou a

hustšími pryskyřičnými kanálky jsou odolnější proti útoku lýkožroutů, než smrky se slabší kůrou (WERMELINGER 2004). Podle JAKUŠE (1998b) je limitujícím faktorem pro napadení kůrovcem šířka kůry v částech kmene převyšujících tloušťku 68 cm. ZUMR (1995) uvedl, že lýkožrout smrkový preferuje smrkové stromy, jejichž kůra spolu s lýkem dosahuje tloušťky 4–10 mm. Hostitelská dřevina se brání pomocí fyziologických mechanismů. Prvním dvoufázovým mechanismem je vypouštění pryskyřice při pokusu o penetraci kůry, pryskyřice obsahuje terpenoidy a fenolické látky, které jsou pro kůrovce toxické. Ve druhé fázi prvního mechanismu strom produkuje výron, jehož účelem je zastavit postup kůrovce dále. Druhým mechanismem stromu je produkce obranných chemikálií u vstupního otvoru, jejichž funkce je znechucení lýka pro brouka (MATOUŠEK 2012). Odolnost stromů se mění v čase s teplotou, srážkami, hladinou podzemní vody či koncentrací živin a strukturou lesa (KAUSRUD et al. 2012). Avšak SKUHRAVÝ (2002) uvádí, že při velké populační hustotě se kmen není schopen ubránit napadení výronem pryskyřice.

Nízké srážky a celkově suché období působí na stromy velice negativně. Dlouhotrvající sucho je považováno za podstatný faktor vyvolávající přemnožení lýkožrouta smrkového (ANNILA 1969). Nedostatek srážek způsobuje stres, tím klesá tlak (turgor) uvnitř stromu, což způsobuje snížení obranyschopnosti stromů proti útokům lýkožrouta smrkového (SKUHRAVÝ 2002). Na cyklus lýkožrouta smrkového má negativní vliv chladné jarní počasí. S vyšší vlhkostí tak mohou v jeho chodbách růst plísně, které škodí vývojovým stádiím. Horší zdravotní stav lesních dřevin, nedostatek srážek a tím i snížení jejich odolnosti vede k rozvoji houbových patogenů (TURČÁNI et al. 2009).

Vítr, sníh a námraza jsou činitelé, které dávají za vznik polomům, jež jsou velmi často spouštěcím mechanismem ke vzniku kalamit lýkožrouta smrkového. Děje se tak v důsledku náhlého zvýšení potravní nabídky pro tohoto škůdce. Ke značnému zvýšení populační hustoty lýkožrouta smrkového mnohdy dochází už v první roce po polomové kalamitě (PFEFFER 1955; SKUHRAVÝ 2002). KAUSRUD et al. (2012) uvádí, že v nízkých nadmořských výškách vrcholí početnost lýkožrouta smrkového v létě druhého roku po bouři, která způsobila polomy, ve vyšších nadmořských výškách to může být až ve třetím roce. Tuto situaci ovlivňuje především fyziologický stav stromů. Polomy poskytují nejideálnější podmínky pro dostatečnou výživu lýkožrouta, stejně tak i pokácené neodkorněné stromy, avšak pouze po omezenou dobu v závislosti na procesu vysušení lýka (KAUSRUD et al. 2012).

Šířením lýkožrouta smrkového a otázkou letových hladin se zabývalo mnoho autorů. Podle jedné studie byla maximální četnost odchytu lýkožrouta smrkového zaznamenána v nenavazajících bariérových pastech instalovaných ve výšce 5 m nad zemí. V jiných studiích byla maxima odchytu zaznamenána v pastech ve výšce do 2 m nad zemí, zatímco odchvyty v pastech instalovaných ve výšce nad 10 m byly minimální. Odlišné poznatky byly zjištěny u stromů větších dimenzí, kdy v 10 metrech nad zemí může být omezujícím faktorem tloušťka kůry (MODLINGER et al. 2015). Disperze lýkožrouta smrkového je proměnlivá a doposud ne zcela objasněná, její směr je ovlivněn zejména rychlostí větru a složením okolních porostů (FRANKLIN et al. 2000). Silný vítr pasivně ovlivňuje přenos lýkožrouta, avšak při $<1 \text{ ms}^{-1}$ je lýkožrout schopný letět i proti směru větru (MODLINGER et al. 2015). Při disperzi se lýkožrouti řídí čichem, při střetu s volatilními látkami hostitele změni dráhu letu k jejich zdroji, na krátké vzdálenosti to bývá feromon (FRANKLIN et al. 2000; MODLINGER et al. 2015). Ten ovlivňuje brouky nejen při výletu ze dřeviny, ale i z hrabanky po přezimování. Pokud nenajdou po opuštění dřeviny zdroj feromonu, stráví méně času prozkoumáváním okolí a odlétají pryč. Vzdálenost, kterou jedinci překovávají aktivním letem je různá a jsou podmíněny několika faktory, např. pokud jde o jedince, kteří mají vytvořenou dostatečnou tukovou zásobou či naopak (SKUHRAVÝ 2002). KAUSRUD et al. (2012) uvádí, že lýkožrout je schopný denně dosáhnout vzdáleností převyšujících 750 m. Podle WERMELINGERA (2004) je schopnost letové aktivity lýkožroutů delší než 500 m, avšak až z 90 % napadají stromy ve vzdálenosti do 100 m. Intenzita letu je v korelaci s teplotou (SKUHRAVÝ 2002).

Nálet lýkožrouta smrkového na stojících stromech i lapácích začíná obvykle na rozhraní kmene a koruny, dále postupuje oběma směry. V případě ležícího dříví začíná nálet na horní oblině, při silném napadení zůstává nenapadená pouze část dotýkající se půdy (PFEFFER 1954; ZAHRADNÍK 2005). Aby se lýkožrout smrkový mohl vyvíjet i na zdravém stromě, musí pionýrští brouci překonat jeho obranný systém, k tomu jim kromě masového náletu napomáhají i symbiotické houby (CHRISTIANSEN et al. 1987). Jejich množství je závislé na několika faktorech, jedním je prostorové rozmístění lýkožroutů na smrku, dalším je vitalita stromu či schopnost obranných reakcí. LIEUTIER et al. (2004) uvádí rozsah 300–850 lýkožroutů / m^2 k překonání obranných opatření zdravého stromu v evropských podmínkách. Po založení požerků a produkci agregačních feromonů jsou přilákány další samci a samice (SKUHRAVÝ 2002).

JAKUŠ (1998a) se zabýval pokryvností kmene kůrovci na zlomených a vyvrácených kmenech. Dle jeho výsledků je zřejmé, že efekt oslunění je důležitý pro složení guildy podkorního hmyzu. Lýkožrout smrkový preferuje osluněná místa, početnost podkorního hmyzu preferujícího osluněné plochy se vytrácí v prostoru koruny, kde oslunění omezují stínící větve. Z výsledků JAKUŠE (1998a) se jeví jako ideální k obsazení kmene prostor mezi patou kmene a nasazením koruny. Výsledky jeho šetření potvrzují, že hustota napadení stromu prudce vzrostla s osluněním kmene a vrcholila při nasazení koruny. S tím souvisí i parazitace lýkožrouta smrkového, která výrazně roste směrem k partiím se slabší kůrou, kdy ve vrcholových částech dosahuje parazitace svého maxima (KALINA 2005).

Místem výskytu největšího napadení odvětvených a neodvětvených lapáků se zabývali i KULA & ŠOTOLA (2017), kteří svůj výzkum uskutečnili v porostní stěně. Z důvodu eliminace vzájemného ovlivňování kladli také s odstupem minimálně 10 m od sebe dva neodvětvené lapáky. Atraktivita lapáků byla hodnocena podle počtu závrtoých otvorů na pevně fixovaných ploškách (20x50 cm) umístěných na horní straně kmene průběžně v profilu celého stromu. Tyto plošky byly umístěny do sekcí: oddenková sekce (2 m od paty kmene), středokmenová sekce (mezi oddenkovou a podkorunovou sekcí), podkorunová sekce (pod původně nasazenou zelenou korunou) a středokorunová sekce. Před asanací byly kontrolní plošky odkorněny a spočteny požerky lýkožrouta smrkového. Struktura obsazení odvětvených a neodvětvených lapáků lýkožroutem smrkovým byla dle KULY & ŠOTOLY (2017) odlišná. Na neodvětvených lapácích byl nálet soustředěný do korunové a podkorunové části kmene a směrem k oddenkové sekci byla početnost lýkožrouta nižší. U lapáků odvětvených abundace klesala od sekce oddenkové ke korunové sekci. Z výsledků KULY & ŠOTOLY (2017) je patrné, že neodvětvené lapáky jsou výrazněji obsazovány v podkorunové a středokorunové sekci, zatímco u odvětvených lapáků je preferována silnější část kmene v oddenkové a středokmenové sekci.

3.4 Reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového

Reprodukční úspěch lze definovat jako šanci přenosu genů do další generace skrze plodné potomstvo. V obecné ekologické koncepci zahrnuje kromě plodnosti jako základní populační proměnné i přežití (BEGON et al. 1997). U vývojově vyšších živočichů je podmíněna především zdatností (fitness), kdy přírodní výběr upřednostňuje jedince s největším podílem k vývoji populace. V případě hmyzu se většinou zjišťuje jako průměrný počet dcer na jednu samičku (PRICE 1997). Plodnost samiček ovlivňuje několik faktorů, jedním z nich je sexuální index či absolutní reprodukční činitel, který udává počet vykladených vajíček při optimálních podmínkách. Velikost snůšky je ovlivňována kvalitou potravy, klimatickými faktory, cizopasníky a celkovým stavem gradace (ZUMR 1985).

3.4.1 Vajíčka

Názory týkající se počtu vajíček produkovaných jednou samicí se v odborné literatuře rozcházejí. Podle PFEFFERA (1954) samice v průměru kladou 60 vajíček, avšak jako rozmezí uvádí 20–100 podle toho, zda samice prodělala sesterské rojení. Velikost snůšky se podle ZUMRA (1985; 1995) liší z pohledu nadmořských výšek, kdy s nadmořskou výškou klesá i počet vajíček. V nadmořské výšce 1200 m. n. m. uvádí snůšku 25 vajíček, v nadmořské výšce 500 m. n. m. i více než 80 vajíček. Hodnotu 80 vajíček udává WERMELINGER (2004) jako maximální produkci vajíček na jednu samici. MARTÍNEK (1961) v souvislosti se sesterským pokolením a přerojováním uvádí plodnost 40–70 vajíček, které opakovaně samice vyklade po 10–40 kusech, avšak jako hranici fyziologických možností lýkožrouta udává množství 120 vajíček z prvního i druhého sesterského rojení. Zakládání sesterského pokolení, populační hustota a dřívější upuštění místa žiru ovlivňují délku matečné chodby, tudíž i počet vykladených vajíček v požerku.

Přerojováním samice lýkožrouta smrkového řeší kompetici larev o lýko, která by nastala. Opouští tak matečnou chodbu a v kladení pokračují na jiném místě (MARTÍNEK 1961). Výsledkem toho je kratší matečná chodba a v důsledku i nižší počet vykladených vajíček (ANDERBRANT 1990; MATOUŠEK et al. 2012). Mezi délkou matečné chodby a počtem kladených vajíček vyjádřil ANDERBRANT (1990) těsný lineární vztah rovnicí $y = 0,53x - 1,5$ (y = počet nakladených vajíček, x = délka matečné chodby). Použil pro to v laboratorních podmínkách čerstvě nařezaná polena s předvrtanými vstupními otvory v denzitě 2 a 8 na 1 dm², do nichž byli vpuštěni samci v počtu dle denzity a

následně i stejný počet samic. Při hustotě 2 samic / dm² byla průměrná délka matečných chodeb vyšší.

Počet nakladených vajíček se snižuje se stoupající populační hustotou (ŠVIHRA 1973; ANDERBRANT 1990). To je omezením plochy, kterou mají samičky k dispozici. BOMBOSCH (1954) ve své studii vyjádřil 54 vajíček pro 150 matečných chodeb na 1 m², dále 41 vajíček pro 250 matečných chodeb na 1 m² a 34 vajíček pro 350 matečných chodeb na 1 m². ŠVIHRA (1973) odebral 6 vzorků v místě nejvyšší četnosti závrtových otvorů z každého ze 120 stromových lapáků a zjistil, že při průměrné hustotě 1,8–2,75 závrtů / dm² a hustotě matečných chodeb 353–503 / m² nakladly samičky průměrně 34–43 vajíček na jednu mateřskou chodbu, při hustotě 1–1,5 závrtů / dm² a hustotě matečných chodeb 158–261 m² nakladly samice v průměru 49–55 vajíček na jednu mateřskou chodbu. Při menší hustotě, než byl 1 závrt na 1 dm² nakladla samička průměrně 58 vajíček do matečné chodby. Avšak ŠVIHRA (1973) ve výsledcích uvedl, že velikost snůšky vajíček nelze posuzovat podle hustoty závrtů, ani podle počtu matečných chodeb v požerku.

Základními údaji o natalitě lýkožrouta smrkového se zabývali i MATOUŠEK et al. (2012) při různé hustotě obsazení stromových lapáků. Jejich zjištěný střední počet nakladených vajíček v poměru na jednu matečnou chodbu (35) byl nižší, než udává PFEFFER (1954) a pohybuje se při spodní hranici v rozpětí ZUMRA (1995). Ve studii MATOUŠKA et al. (2012) obecně platilo, že četnost nakladených vajíček byla nejnižší v první sekci (u paty kmene) v mediánu obsahovala 32–37 vajíček, což se odvíjelo dle lokality. Následně četnost vajíček rostla se vzdáleností od paty kmene, čtvrtá sekce v mediánu obsahovala 35–45 vajíček. Výsledky považuje za významně rozkolísané. Maximální hodnoty snůšky nepřevyšovaly 80 vajíček, kterou stanovil WERMELINGER (2004). Pozitivní korelace mezi délkou matečné chodby a počtem nakladených vajíček stanovená MATOUŠKEM et al. (2012) nebyla tak těsná jako v případě ANDERBRANTA (1990).

Rozkolísanost v počtu nakladených vajíček při stejné hustotě vzbuzuje úvahy o významné roli kvality substrátu, především v případě stromových lapáků. (MATOUŠEK et al. 2012). Podle MARTÍNKA (1961) má substrát významnou roli v počtu kladených vajíček a to již při hustotě 3 požerky na 1 dm². Ačkoliv počet vykladených vajíček s denzitou klesá (ŠVIHRA 1973; MATOUŠEK et al. 2012), počet vyvíjejících

jedinců se celkově zvyšuje (MATOUŠEK et al. 2012). Kromě substrátu dalšími faktory ovlivňující četnost vykladených vajíček mohou být i extrémní klimatické vlivy, např. náhlé ozáření, náhlé přílišné zavlhčení (MARTÍNEK 1961). Další důležitý faktor podle BOMBOSCHE (1954) je závislost mezi snůškou vajíček a stářím ohniska.

Podstatným faktorem je i mortalita vajíček. Názory na procentuální vyjádření mortality vajíček se liší, povětšinou se ale hodnoty pohybují okolo 10 % (THALENHORST 1958 ex MATOUŠEK 2012). ŠVIHRA (1973) udává mortalitu vajíček 5 %. Počet vajíček je ovlivněn i sesterským rojením. Podle MARTÍNKA (1961) je při sesterském rojení kladeno až o 30 % více vajíček, ty jsou často umístěny na konci matečné chodby a nevyvíjejí se.

3.4.2 Larvy

V následném vývojovém stádiu larev se také projevuje určitá mortalita. ZUMR (1985) přisuzuje největší vliv na mortalitě larev entomofágům, např. larvám pestrokrovečníka, dospělcům drabčků a dalším, naopak WESLIEN & REGNANDER (1990) považují za nejdůležitější mortalitní faktor hustotu obsazení kmene. V dalších studiích bylo prokázáno, že početnost larev klesá spolu s rostoucí hustotou mateřských chodeb (ANDERBRANT 1990). Toto tvrzení uvádí i ŠVIHRA (1973), který došel k výsledkům, že pokud se hustota závrtů pohybovala průměrně mezi 1,8–2,8 na 1 dm² při průměrné hustotě mateřských chodeb 303–465 na 1 m², mortalita larev dosahovala vlivem vnitrodruhové konkurence k 47–74 %. Rovněž podle ŠVIHRY (1973) platí, že pokud je hustota závrtů nižší než 1,5 na 1 dm², či počet mateřských chodeb je nižší než 300 na 1 dm², stává se konkurence náhodným faktorem. Při porovnání stojících a ležících pokácených stromů dospěli HEDGREN & SCHROEDER (2004) k závěru, že mortalitu larev značně ovlivňuje i substrát, kdy u stojících stromů může larválnímu vývoji prospívat proud asimilačních látek. Mortalitou larev při přezimování se zabýval ZUMR (1985), analyzoval 35 kmenů a následně z celkového počtu lýkožroutů zjistil 20,1 % mortalitu.

3.4.3 Kukly

Entomofágové se značně podílí i na mortalitě kukel, zde se jedná např. o plísně, houby, roztoče či ptáky (ZUMR 1985). Rovněž uvádí, že úmrtnost populace na stojících stromech dosahuje až 70 %, především u larev a kukel.

3.4.4 Dospělci

Lýkožrout smrkový za normálních podmínek napadá především čerstvě odumřelé stromy (vývraty, zlomy). Až v okamžiku přemnožení, kdy nemá dostatek vhodného materiálu k založení další generace, atakuje i stromy stojící či oslabené (WERMELINGER 2004; ZAHRADNÍK 2005).

Reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového je odlišný dle toho, probíhá-li kladení na živých stojících stromech nebo na pokácených stromech (HEDGREN & SCHROEDER 2004; KOMONEN et al. 2011) popřípadě na stromech vyvrácených po větrné disturbanci, ale stále částečně spojených s půdou přes kořeny (ERIKSSON et al. 2008).

Nejpodstatnějším faktorem ovlivňujícím reprodukční úspěch je silná hustota kolonizace, tj. hustota mateřských chodeb, která má negativní vztah k reprodukčnímu úspěchu. Hustota mateřských chodeb totiž negativně ovlivňuje délku mateřských chodeb (WESLIEN & REGNANDER 1990; KOMONEN et al. 2011). K tomu došel již ANDERBRANT et al. (1985), který využil k predikci počtu potomků laboratorní podmínky, při kterých využil smrkové kůly s hustotami 0,5; 2; 4; 8 a 32 samců na 1 dm² kůry. Těmto samcům byly předvrtány závrtové otvory. Z výsledků ANDERBRANTA et al. (1985) je patrné, že počet potomků vyprodukovaných jednou samicí výrazně klesá s rostoucí hustotou matečných chodeb, nejvyšší počet potomků (33) byl dosažen při hustotě 8 samic na 100 cm². Následně poměr vyprodukovaných potomků na mateřského brouka klesal. Avšak jeho hodnoty nejsou zcela porovnatelné s terénními podmínkami, kde se vyskytují faktory vnitrodruhové konkurence či predátorů. MARTÍNEK (1956) považuje za typické napadení rozmezí 150–300 závrtů na 1 m² s 301–500 matečnými chodbami na 1 m². Hodnotu 500 matečných chodeb na 1 m² WERMELINGER (2004) považuje za optimální a uvádí, že taková hustota zaručuje nejvyšší počet přeživších potomků.

Při vysoké hustotě mateřských chodeb je vysoká interspecifická konkurence uvnitř požerku, k tomu dochází především při kalamitním stavu. To snižuje počet nově narozených potomků (WESLIEN & REGNANDER 1990; KOMONEN et al. 2011). Naproti tomu ANDERBRANT (1990) zmiňuje, že při kalamitním stavu se lýkožrout smrkový může naopak vyhnout interspecifické konkurenci díky velkému množství materiálu k reprodukci. Avšak většina autorů předpokládá, že výletovým otvorem opustil dřevinu

pouze jeden lýkožrout, to při vysokých hustotách může podhodnocovat reprodukční úspěch (SCHLYTER et al. 1984).

SKUHRAVÝ (2002) uvádí množství polomových stromů, které mohou ročně vzniknout bez rizika přemnožení lýkožrouta, toto množství stanovuje na 10 stromů/ha (zejména stromů slabých dimenzí). Obecně přijímaný názor je, že na stojících stromech je reprodukční úspěch nižší než na stromech pokácených či vyvrácených. K tomuto názoru se přiklání KOMONEN et al. (2011), ten posuzoval rozdíl ve vývoji lýkožrouta smrkového mezi vývraty a stojícími stromy (Tab. 1). Vzorky z vývratů byly odebrány z jejich horní, levé a pravé strany, vzorky ze stojících stromů byly odebrány v 2, 7 a 15 m. Reprodukční úspěch byl vyšší u vývratů (4–11 nově vylíhlých potomků), ačkoliv u stojících stromů (1–3 nově vylíhlých potomků) byla vyšší kolonizační hustota.

Stojící stromy odolávají lýkožroutům pomocí obranných mechanismů, které jsou u pokácených stromů a vývratů omezeny (WERMELINGER 2004). Naproti tomu ve svém výzkumu došli HEDGREN & SCHROEDER (2004) k opačnému výsledku. Posuzovali reprodukční úspěch mezi stojícími a pokácenými stromy. Tyto stromy byly umístěny v porostních stěnách nedaleko od sebe při podobném ovlivnění slunečním zářením. Ve výsledku byl reprodukční úspěch výrazně vyšší u stojících stromů, kde se pohyboval v rozmezí od 2,8–4,3 nově vylíhlých brouků na jednu samici při průměrné hustotě 460 požerků na 1 m². U pokácených stromů byl reprodukční úspěch na jednu samici nižší, pohyboval se v rozmezí 0,6–2,6 nově vylíhlých brouků při průměrné hustotě 522 požerků na 1 m² (Tab. 1) Výsledky této studie HEDGREN & SCHROEDER (2004) nedokázali vysvětlit, k tomuto výsledku mohl přispět fakt, že průměrná délka matečných chodeb byla u pokácených stromů nižší. HEDGREN & SCHROEDER (2004) se především přiklání k faktu, že u stojících stromů stále účinkuje proud asimilačních látek, který podporuje larvální vývoj v průběhu vývojového cyklu lýkožrouta. Naproti tomu u pokácených stromů je proud asimilačních látek okamžitě přerušen. K tomu mohl přispět vliv slunečního záření, jelikož všechny stromy byly situovány na jih (KAUSRUD et al. 2012).

Vývraty částečně spojené kořeny mohou oproti pokáceným stromům přežívat i 1–3 roky (ERIKSSON et al. 2008). Při své studii srovnával ERIKSSON et al. (2008) reprodukční úspěch mezi pokácenými a vyvrácenými stromy (Tab. 1). Experimentální

plochy se nacházely ve dvou oblastech, reprodukční úspěch byl vždy vyšší u pokácených stromů (5–6 nově vylíhlých brouků) než u vývrátů (3–4 nově vylíhlých brouků).

Tab. 1: Výsledky reprodukčního úspěchu jednotlivých autorů

	Počet potomků / 1 samice		
	stojící stromy	pokácené stromy	vývraty
Hedgren & Schroeder (2004)	2,8-4,3	0,6-2,6	x
Eriksson et al. (2008)	x	5,0-6,0	3,0-4,0
Komonen et al. (2011)	1,0-3,0	x	4,0-11,0

Vzhledem k reprodukčnímu úspěchu vyvstává otázka, kolik lýkožroutů smrkových je schopných se vyvinout na jednom stromu. PFEFFER (1932) ex KULA (2014), došel k hodnotě 23 000 brouků v následné generaci, použil hustotu 127 závrťů na metrovou sekci kmene a celkově 1945 závrťů na celém kmeni při snůšce 60 vajíček bez ohledu na mortalitu. K podobným údajům došel i FLEISCHER (1875) ex KULA (2014) a uvedl, že potomstvo jednoho páru při počtu zhruba 60 vajíček a poměru pohlaví 1:1 může mít ve třetí generaci až 54 000 jedinců, při přepočítání na jeden strom následně uvádí v přepokládaném počtu 21 000 párů pro následnou generaci počet až 1 260 000 jedinců. Avšak je třeba zmínit, že FLEISCHER (1875) ex KULA (2014) v těchto počtech nebral v úvahu mortalitu. Podobně i WESLIEN & REGNANDER (1990) stanovili při hustotě 499 matečných chodeb na 1 m² s plodností 60 vajíček hodnotu 30 000 dceřiných brouků. ZAHRADNÍK (1994) ex SKUHRÁVÝ (2002) uvádí vyšší počet – 190 000 brouků, k tomu dospěl kalkulací kmene s výškou 20 m při průměru 25 cm, vzal v úvahu naklazení 60 vajíček samičkou, následný poměr pohlaví samců k samicím 1:2 a hustotě 1 závrť / dm². MARTÍNEK (1956) z analýzy 85 kmenů při abundanci 150–300 závrťů na 1m² odvodil až 400 000 imag schopných vyvinout se z jednoho kmene.

V populaci rodičovských brouků je poměr samců a samic obvykle 1:1–1:3. Při gradaci je častější poměr 1:1–1:2, v období latence pak je nejčastější poměr 1:2–1:3 (SKUHRÁVÝ 2002).

Tab. 2: Předpokládaný růst populace lýkožrouta smrkového v průběhu roku při různé mortalitě, různém poměru pohlaví a při 1-3 generacích. Vysvětlivky: M=samec, F=samice

Mortalita	0%			60%			90%		
	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.
1M:1F	50	1 250	31 250	20	500	12 500	5	125	3 125
1M:2F	100	5 000	250 000	40	2 000	100 000	10	50	25 000
1M:3F	150	11 250	843 750	60	4 500	337 500	15	1 125	84 375

4 Metodika

4.1.1 Šumava

Šumava je krajina táhlých kopců a modravých hor, která spolu s rakouskou a německou částí tvoří zbytek „hercynského lesa“, který doposud zůstává nejrozsáhlejším lesním komplexem ve střední Evropě. Spolu s předhořím zaujímá více jak 5 000 km². Jde o pohoří, které je celkově ukloněné k severovýchodu. Zasahuje do České republiky, Rakouska a Spolkové republiky Německo. Pohoří má přibližnou délku 140 km, kdy pozvolna přechází z předhůří do vrchoviny a má maximální šířku 25 km. Střední nadmořská výška je okolo 932 m s průměrným sklonem svahů 7,6°. Do dnešní doby je Šumava krajina s neobyčejnou lesnatostí a nejméně zalidněným územím České republiky, jako celek vyniká nejméně narušenými a nejzachovalejšími horskými ekosystémy. Od roku 1963 je chráněnou krajinou oblastí, následně od roku 1991 byl na části této oblasti byl vyhlášen Národní park Šumava (PRŮŠA 2001; ALBRECHT et al. 2003; VACEK et al. 2008).

Z regionálně geologického hlediska Šumavu tvoří dvě jednotky, moldanubikum silně metamorfovaných hornin (migmatity, pararuly, svorové ruly atd.) a moldanubický pluton (granitové masivy). Klimaticky spadá k mírně chladnému okrsku, v nejvyšších bodech k chladnému či horskému. Podnebí je perhumidní, převažuje jeho oceánický charakter s chladnějšími jary a teplejšími podzimy. V nejvyšších polohách Šumavských Plání (1–100 m a více) se pohybuje průměrná roční teplota v rozmezí 3,7–5,1 °C při průměrném ročním úhrnu srážek 1 027–1486 mm (VACEK et al. 2008). Zimní srážky se podílí asi z 40 % na celkových srážkách, což odpovídá více než 500 mm. Nejbohatší sněhové polohy se táhnou podél státní hranice, kde sněhová pokrývka přetrvá průměrně i 120–150 dní v roce, přičemž má mocnost 1–1,5 m (max 3–4 m). Šumavský členitý terén ovlivňuje i směr a rychlost větru. Nejvyšší průměrná rychlost větru se pohybuje od 5 až 8 m.s⁻¹ na volných plochách, v uzavřených údolích se pohybuje okolo 1–2 m.s⁻¹ (ALBRECHT et al. 2003). Délka vegetační doby je rozkolísaná, pohybuje se mezi 60–100 dny (VACEK et al. 2008).

Z pohledu lesních společenstev jsou na Šumavě nejvíce rozšířeny smrkové bučiny (43 %), nad nimi jsou bukové smrčiny (14 %). V nejvyšších polohách dosahuje 13 % lesní vegetační stupeň (LVS) smrkový, ve kterém jsou nepatrně zastoupeny jeřábové smrčiny, podmáčené smrčiny a převažují vlastní smrčiny. Smrkový LVS dosahuje na

Šumavě největší souvislé rozlohy z celé ČR. Smrk je na Šumavě nejvíce zastoupenou dřevinou, v současné druhové skladbě tvoří 81,7 %, v přirozené druhové skladbě tvořil 51,5 %. Z ostatních dřevin to je buk, v současnosti 6,2 % a borovice 5,6 % (PRŮŠA 2001).

Zdravotní stav lesních porostů na Šumavě ovlivňuje řada faktorů, jedním z nejdůležitějších je jejich původ, což se odráží v adaptaci na místní podmínky prostředí. Vývoj smrkových porostů na Šumavě již cca 20 let narušují probíhající kůrovcové disturbance (*Ips typographus*). Jejich původ sahá do r. 1983, kdy Národní park Bavorský les vyhlásil bezzásahové území o rozloze 5 500 Ha. Ve stejném roce a následujícím roce 1984 se objevily na obou stranách hranice rozsáhlé větrné polomy, které nebyly včas zpracovány. V posledních 10 letech 20. století bylo vyhlášeno bezzásahové území i v NP Šumava o rozloze cca 1 400 ha. V roce 1995 došlo k explozivní gradaci lýkožrouta, následující rok bylo započato s intenzivními opatřeními, jejichž důsledkem narůstala i rozloha holin. Od poloviny 90. let následně odumřely cca 3 tisíce ha smrkových porostů zejména podél bezzásahových území (VACEK et al. 2008).

Šumavský národní park provází gradace lýkožrouta smrkového s menšími výkyvy už od jeho počátku. Do roku 2012 bylo přemnožením lýkožrouta zasaženo až 6,5 tis. ha. smrkových porostů (KNÍŽEK et al. 2012).

V národním parku Šumava je prohlášeno 13 % plochy za I. bezzásahovou zónu s nejpřísnější ochranou, 82 % plochy je přiřazeno do II. zóny s cílenou péčí, aby byla postupem času přiřazena do I. zóny (PRŮŠA 2001).

4.1.2 Zájmová lokalita

Výzkum reprodukčního úspěchu lýkožrouta smrkového na polomech byl studován nedaleko vrcholu Smrčina (1332 m), která se nachází v národním parku Šumava (Obr. 5). Masiv Smrčina leží přímo na rozmezí česko-rakouských hranic, na jihovýchodním okraji hraničního Plešského hřbetu. Oblast se vyskytuje v I. Zóně NP Šumava.

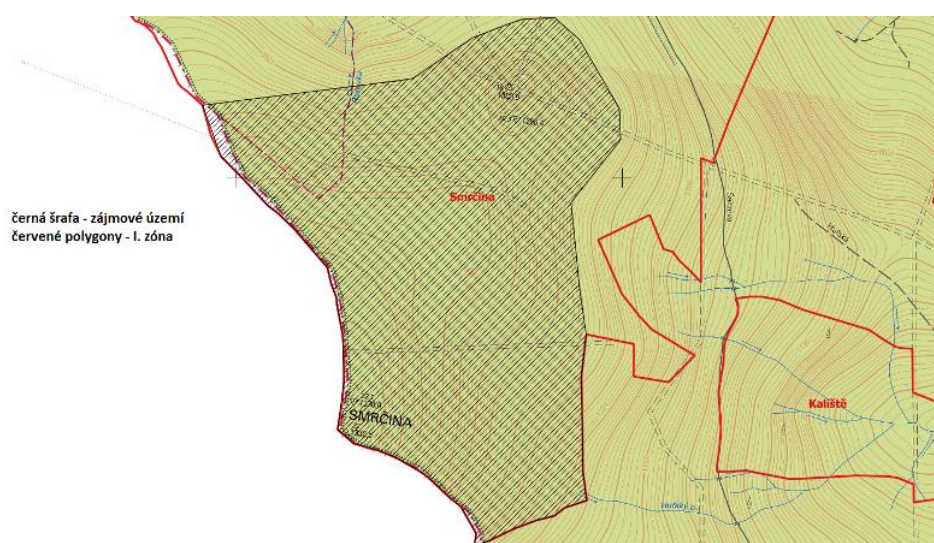
Na konci října roku 2017 následkem větrné bouře Herwart byla vyvrácena řada lesních porostů, která zasáhla i oblast Smrčiny, kde zanechala velké množství vývrátů a polomů, materiálu vhodného pro vývoj lýkožrouta (Obr. 6). V těchto problematicky přístupných místech byl i hodnocený padlý kmen, který byl v mírně svažitém terénu s východní expozicí, okolní strukturu porostu tvořil převážně roztroušeně smrkový nárost či mlazina. Jeho umístění bylo nedaleko červené turistické trasy spojující rozcestí Smrčina a Pod Smrčinou (Obr. 7).



Obr. 5: Lokalita Šumava (zkr.npsumava.cz)



Obr. 6: Vývraty a polomy ve studované oblasti (M. Leiner)



Obr. 7: Lokalita studovaného kmene (zkr.npsumava.cz)

4.1.3 Studovaný kmen

Ve dnech 21.–23. srpna roku 2018 bylo provedeno detailní šetření obsazenosti kmene lýkožroutem smrkovým podél celého profilu kmene (Obr. 8). Délka studovaného kmene byla 22,6 m, tloušťka ve vzdálenosti 0,5 m od paty kmene byla 60 cm. Kmen byl následně rozdělen do jednotlivých sekcí 30 x 50 cm (0,15 m²), které byly umístěny na horní oblině kmene (H) a po bočních stranách studovaného kmene (L/P) a souvisle na sebe navazovaly. Levá strana kmene byla orientovaná na sever, pravá strana kmene byla orientovaná na jih. K vyznačení sekcí byly použity provázky rozměřené na 30 x 50 cm, které po svém propojení tvořily obdélníkový tvar sekcí a pomocí značícího spreje byly sekce zvýrazněny (Obr. 9). Na začátku každé sekce byl změřen průměr kmene a jednotlivé studované sekce byly vyhodnoceny z hlediska počtu závrtočných otvorů lýkožrouta smrkového, z hlediska zastínění, změřena byla i jejich vzdálenost od paty kmene. Zastínění způsobovaly především okolní trsy kapradin či smrková obnova.

Jednotlivé závrtočné otvory na celé oblině kmene byly označeny modelářským špendlíkem, následně byly spočteny. Z hlediska zastínění byly jednotlivé sekce rozděleny na osluněné (O) a zastíněné (Z). Pro měření tloušťky kmene v jednotlivých sekcích byla použita průměrka či krejčovský metr, pro vzdálenost sekcí od paty kmene bylo použito pásmo. Ve výjimečných případech, kdy v určité sekci chyběla kůra, bylo její chybějící množství procentuálně odhadnuto.

Modelářské špendlíky byly na hodnoceném dni ponechány až do 5. -9. září roku 2019, kdy byl zjištěn počet výletových otvorů náležících ke každému rodičovskému požerku, resp. na každé sekci. K tomu byla použita ruční sekyra pro přesné odsekání vyznačené sekce a na její vnitřní straně byly spočteny výletové otvory.



Obr. 8: Detail vyznačených závrtových a výletových otvorů (M. Leiner)



Obr. 9: Detail rozmístění sekci na hodnoceném kmeni (R. Modlinger)

4.1.4 Parametry analýzy

Závrtové otvory byly počítány na základě všech vstupních otvorů, které byly na studovaném kmeni patrné. Standartně jeden závrtový otvor čítal 3 jedince lýkožrouta (1 ♂ a 2 ♀), tento poměr pohlaví byl v požercích na lokalitě Smrčina nejčastější.

Výletové otvory čítaly všechny neoznačené nově vytvořené otvory, které byly počítány v následujícím roce. Bylo považováno, že jedním výletovým otvorem standartně opustí napadený kmen 1 lýkožrout smrkový.

Veličina reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového kombinuje počty závrtových otvorů a výletových otvorů na stejné sekci. Počítána byla jako průměrný počet potomstva na jednoho rodiče.

Parametr vzdálenost vyjadřuje vzdálenost studované plošky od paty kmene, hodnocen byl i vztah tohoto parametru k parametru oslunění a pozici plošky.

Pozice značí pozici plošky vzhledem k příčné ose kmene, označovány byla jako P/H/L v závislosti na orientaci směrem ke koruně stromu od paty kmene.

Oslunění charakterizuje umístění plošky vzhledem k slunečnímu svitu v průběhu dne, kdy standartně byly plošky hodnoceny jako osluněné či zastíněné.

4.1.5 Statistické vyhodnocení

K statistickému vyhodnocení byl použit generalizovaný lineární model (GLM). Při tvorbě modelu byly aplikovány postupy podle PEKÁRA & BRABCE (2009). Jako závislé proměnné byly separátně analyzovány tři veličiny (počet závrtových otvorů, počet výletových otvorů a reprodukční úspěch). Tyto proměnné nabývaly četnostního charakteru, tudíž byla při tvorbě GLM použita Poissonova distribuční funkce. Při kontrole disperzního parametru modelu byl ve všech případech porušen předpoklad pro použití Poissonova rozdělení, dosažení stálého rozptylu vzhledem k velikosti proměnné. Pro řešení tzv. overdispersion byla použita korekce distribuční funkce aplikací quasipoisson korekcí. Významnost faktorů byla zjištěna analýzou rozptylu (ANOVA) aplikovanou na konečný GLM model. Pro porovnání úrovní statisticky signifikantních faktorů bylo použito treatment kontrastů (PEKÁR & BRABEC 2009). Významnost faktorů byla stanovena na obvyklých hladinách významnosti $\alpha < 0,05$ *; $\alpha < 0,01$ **; $\alpha < 0,001$ ***. Statistické analýzy byly provedeny v programu R (R CORE TEAM 2018).

5 Výsledky

5.1 Závrtové otvory

Výskyt závrtů lýkožrouta smrkového byl významně ovlivňován několika faktory (Tab. 3), Zejména vzdáleností od paty kmene (ANOVA: $df = 1$; $p < 0,001$), a pozicí na kmene vzhledem k příčné ose kmene (ANOVA: $df = 2$; $p < 0,001$). Oslunění kmene mělo významný vliv pouze v interakci se vzdáleností od paty kmene (ANOVA: $df = 1$; $p < 0,01$) a souviselo s přítomností větví v koruně kmene (Tab. 3).

Tab. 3: Analýza rozptylu pro závislou proměnnou – počet závrtových otvorů lýkožrouta smrkového.

	Df	Deviance Resid,	Df	Resid, Dev	F	Pr(>F)
NULL			89	209,68		
Vzdálenost	1	46,934	88	162,74	35,763	5,25E-08 ***
Pozice	2	32,145	86	130,6	12,2471	2,15E-05 ***
Oslunění	1	0,25	85	130,35	0,1906	0,663507
Vzdálenost:Oslunění	1	12,872	84	117,48	9,8085	0,002391 **

Počet závrtových otvorů se s rostoucí vzdáleností od paty kmene snižoval (Obr. 10). Na levé a horní části oblíny kulminoval ve vzdálenosti 6 m od paty kmene, následně strmě klesal. Na horní části oblíny byla obsazenost podstatně četnější než na ostatních částech kmene a kulminovala ve vzdálenosti 4 metry od paty kmene, a dále se postupně snižovala. Na pravé straně kulminoval počet závrtových otvorů až ve vzdálenosti 10 m od paty kmene.

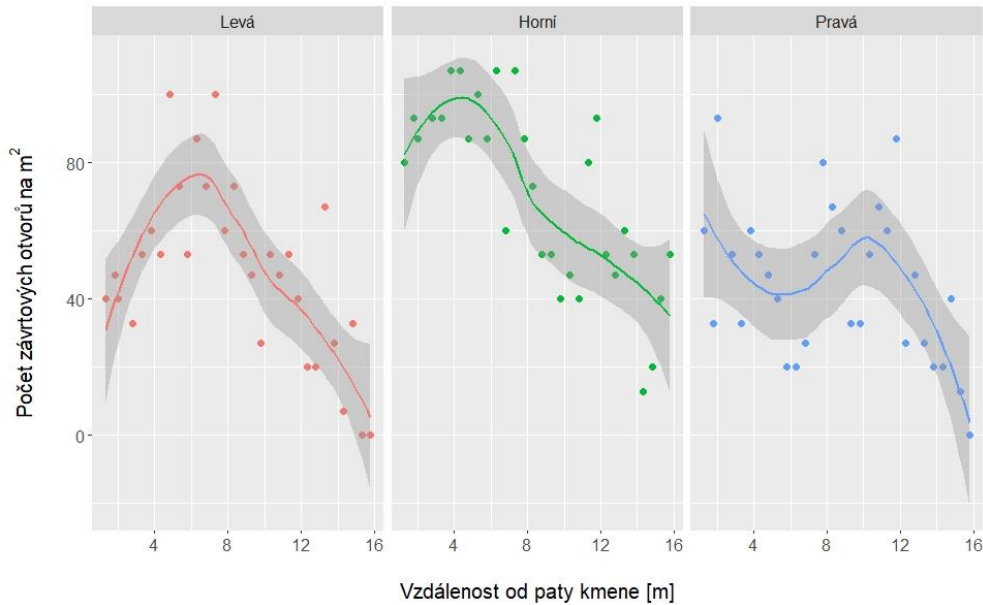
Počet závrtových otvorů byl statisticky významně nižší na sekcích umístěných v levé části stromu (Tab. 4) oproti ostatním. Závrtové otvory byly převážně soustředěny na osluněné části kmene s ohledem na orientaci (Tab. 5). Osluněné sekce na horní oblíně kmene byly lýkožroutem nejčetněji vyhledávány k založení požerku (Obr. 11).

Tab. 4: Porovnání počtu závrtových otvorů podle pozice na kmene pomocí kontrastů

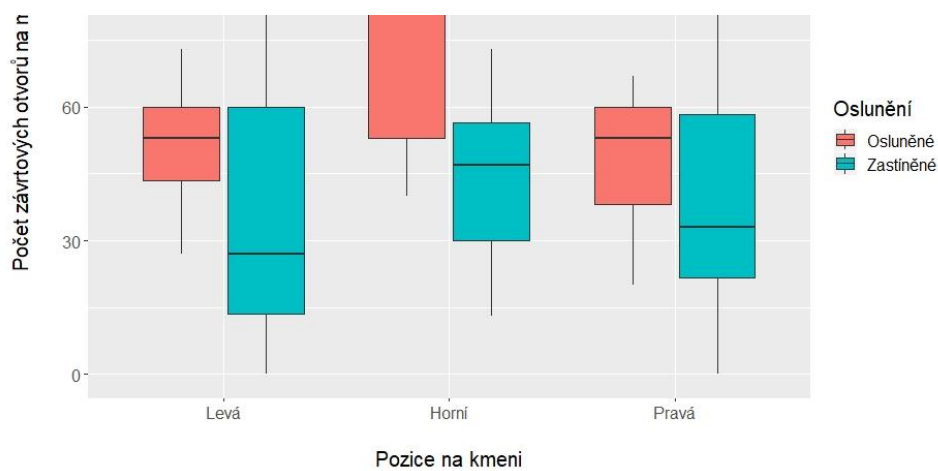
	levá	horní	pravá
levá	x	9,94E-03 **	3,77E-02 *
horní	0.000232 ***	x	0,56
pravá	3,77E-02 *	0,56	x

Tab. 5: Průměr, směrodatná odchylka a medián pro hodnoty závrťových otvorů

		průměr	směrodatná odchylka	medián
Osluněné	Levá	54.68421	18.10480	53
	Horní	78.56522	23.10613	87
	Pravá	51.00000	18.92569	53
Zastíněné	Levá	36.36364	32.78497	27
	Horní	43.71429	21.36753	47
	Pravá	39.66667	23.87221	33



Obr. 10: Počet závrťových otvorů na 1 m² v různé vzdálenosti od paty kmene, podle umístění hodnocené sekce na kmeni. Linie představuje vyhlazovací funkci a šedivý pás 95% interval spolehlivosti vyhlazovací funkce.



Obr. 11: Počet závrťových otvorů na 1 m² ve vztahu k pozici na kmeni a oslunění. Příčná linie uvnitř grafu reprezentuje medián, konec vertikální linie vyjadřuje 25% a 75% kvantil dat.

5.2 Výletové otvory

Výskyt výletových otvorů lýkožrouta smrkového ovlivňovaly stejné faktory, jako výskyt závrťových otvorů. Počet výletových otvorů významně ovlivňovala vzdálenost od paty kmene (ANOVA: $df = 1$; $p < 0,001$), pozice na kmeni vzhledem k příčné ose kmene (ANOVA: $df = 2$; $p < 0,001$) a rovněž interakce vzdálenosti a oslunění kmene (ANOVA: $df = 1$; $p < 0,01$), (Tab. 6).

Tab. 6: Analýza rozptylu pro závislou proměnnou – počet výletových otvorů lýkožrouta smrkového.

	Df	Deviance Resid,	Df	Resid, Dev	F	Pr(>F)
NULL			89	3185,9		
Vzdálenost	1	556,23	88	2629,7	29,7304	4,892E-07 ***
Pozice	2	1062,08	86	1567,6	28,3839	3,825E-10 ***
Oslunění	1	0,03	85	1567,6	0,0015	0,969471
Vzdálenost:Oslunění	1	148,83	84	1418,7	7,9548	0,005982 **

Nejvyšší počet výletových otvorů byl zjištěn na pravé straně kmene (Obr. 12). Od paty kmene do cca 10 m se udržoval na maximálních hodnotách a následně začal strmě klesat. Na horní straně počet výletových otvorů kulminoval mezi 4–6 m od paty kmene, poté začal pozvolna klesat. Nejméně výletových otvorů vykazovala levá strana kmene, ve které nejvyšší počty výletových otvorů byly ve vzdálenosti 8 m od paty kmene, počty výletových otvorů byly oproti ostatním hodnoceným stranám kmene poměrně vyvážené. Rozdíly mezi stranami vzhledem k příčné ose kmene byly statisticky významné (Tab. 7).

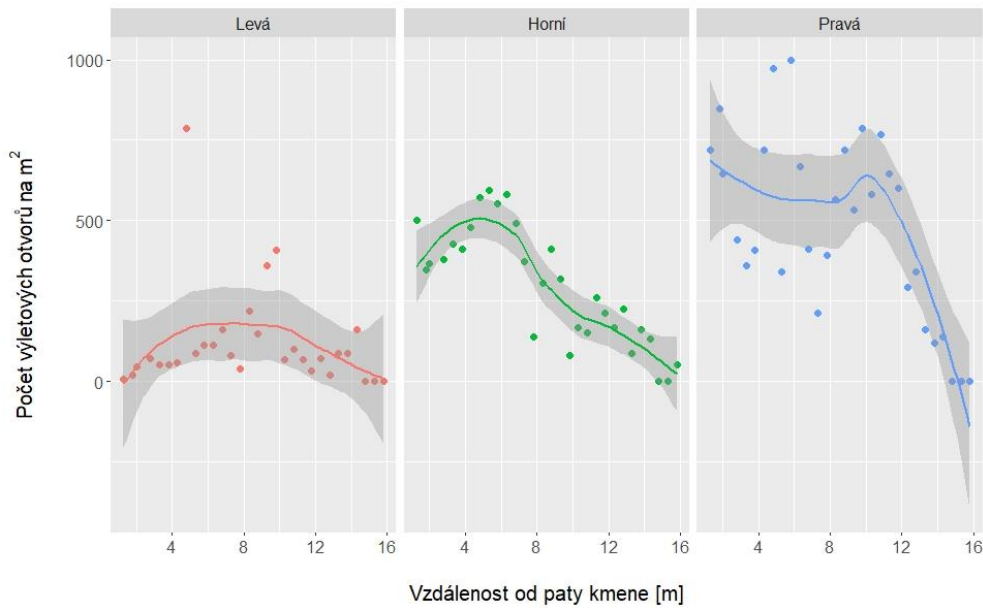
Tab. 7: Porovnání počtu výletových otvorů podle pozice na kmeni pomocí kontrastů

	levá	horní	pravá
levá	x	5,54E-05 ***	1,24E-09 ***
horní	5,54E-05 ***	x	0,0030 **
pravá	1,24E-09 ***	0,0030 **	x

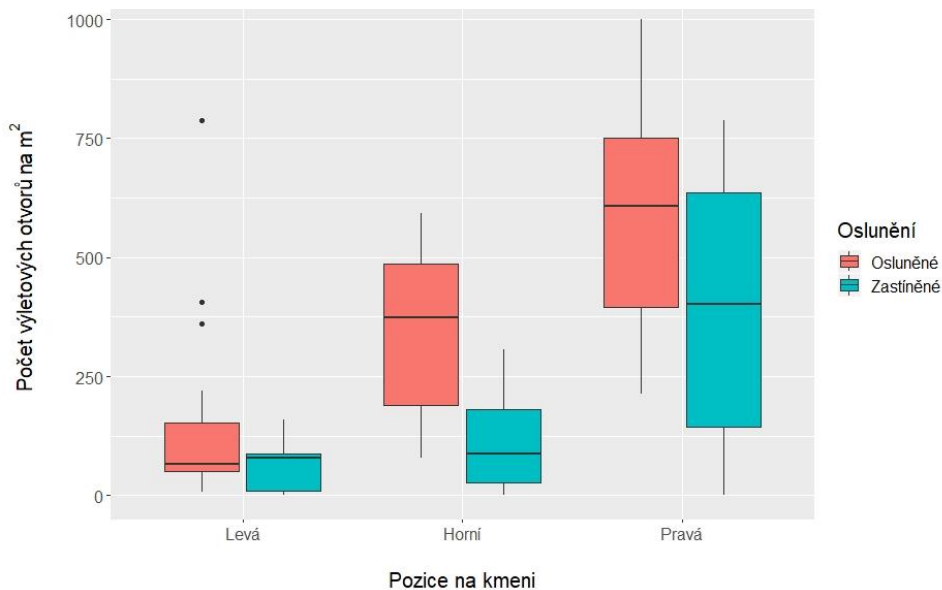
U hodnocení výletových otvorů se mnohem výrazněji projevil vliv oslunění. Nejvyšší hodnoty byly zjištěny na pravé osluněné straně, kdy ve variantě osluněné dosahovaly počty v průměru až 600 výletových otvorů a na zastíněné části kolem 400. U horní oblíny byl rozdíl v počtu výletových otvorů mezi zastíněnou a osluněnou částí takřka dvojnásobek (Obr. 13). V 16 m od paty kmene četnost závrťových a výletových otvorů byla téměř nulová. Nejvyšší hodnoty výletových otvorů vykazovala oproti ostatním pravá strana kmene.

Tab. 8: Průměr, směrodatná odchylka a medián pro hodnoty výletových otvorů

		průměr	směrodatná odchylka	medián
Osluněné	Levá	148.10526	189.31159	67
	Horní	354.4348	160.1893	373
	Pravá	602.8333	257.6039	607
Zastíněné	Levá	64.27273	52.69173	80
	Horní	115.2857	116.0527	87
	Pravá	397.7778	277.3852	403



Obr. 12: Počet výletových otvorů na 1 m² v různé vzdálenosti od paty kmene, podle umístění hodnocené sekce na kmeni. Linie představuje vyhlazovací funkci a šedivý pás 95% interval spolehlivosti vyhlazovací funkce.



Obr. 13: Počet výletových otvorů na 1m² ve vztahu k pozici na kmeni a oslunění. Příčná linie uvnitř grafu reprezentuje medián, konec vertikální linie vyjadřuje 25% a 75% kvantil dat.

5.3 Reprodukční úspěch

Faktorem, který největší měrou ovlivňoval reprodukční úspěch lýkožrouta byla pozice na kmeni vzhledem k příčné ose kmene (ANOVA: $df = 2$; $p < 0,001$). V menší míře byl reprodukční úspěch závislý i na vzdálenosti od paty kmene (ANOVA: $df = 1$; $p < 0,05$), a interakci vzdálenosti s osluněním (ANOVA: $df = 1$; $p < 0,05$) a interakcí s pozicí na kmeni (ANOVA: $df = 1$; $p < 0,05$; Tab. 9).

Tab. 9: Analýza rozptylu pro závislou proměnnou – reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového

NULL		89	207,88				
Vzdálenost	1	8,407	88	199,48	4,8805	0,02995	*
Pozice	2	69,254	86	130,22	20,1009	7,874E-08	***
Oslunění	1	0,221	85	130	0,1281	0,72129	
Vzdálenost:Oslunění	1	7,283	84	122,72	4,2277	0,04295	*
Vzdálenost:Pozice	2	13,546	82	109,17	3,9316	0,02341	*

Reprodukční úspěch ve vztahu ke vzdálenosti od paty kmene byl nejvyšší na pravé straně, kde kulminoval ve vzdálenosti okolo 6 m. Ostatní dvě strany obliny byly hodnotově velmi podobné, na nich reprodukční úspěch nebyl ovlivňován vzdáleností od paty kmene a s rostoucí vzdáleností od paty kmene se výrazně neměnil. (Obr. 14). Reprodukční úspěch na pravé straně se statisticky významně odlišoval jak od ostatních stran jak v porovnání základních úrovní faktoru pozice (Tab. 10), tak v interakci se vzdáleností.

Pravá strana kmene, které vykazovala nejvyšší reprodukční úspěch, byla v průběhu

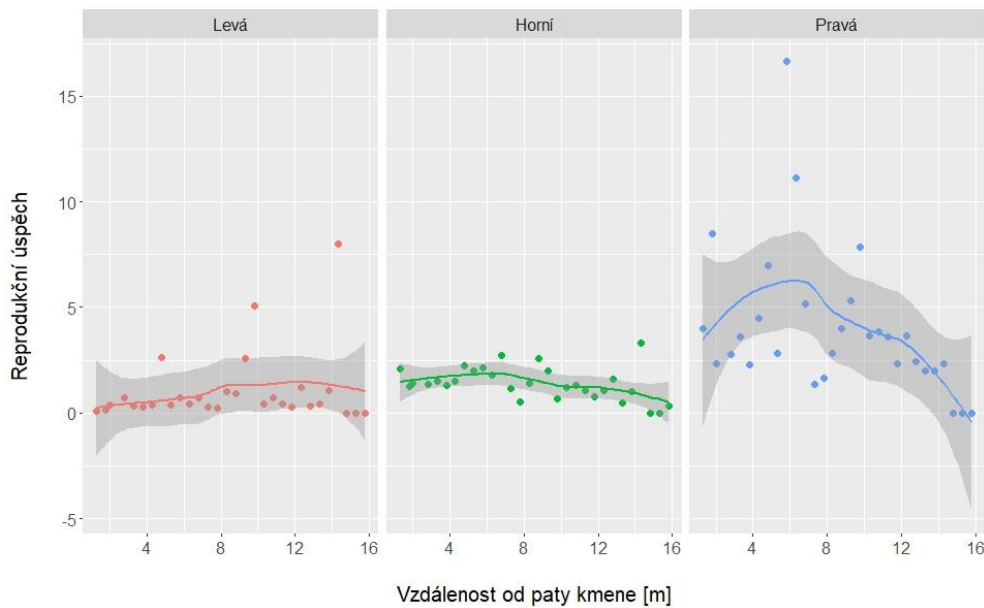
Tab. 10: Porovnání reprodukčního úspěchu podle pozice na kmeni a vzdálenosti pomocí kontrastů

	vzdálenost:levá	vzdálenost:horní	vzdálenost:pravá
vzdálenost:levá	x	0,04357 *	8,55E-03 **
vzdálenost:horní	0,04357 *	x	7,42E-01
vzdálenost:pravá	8,55E-03 **	7,42E-01	x

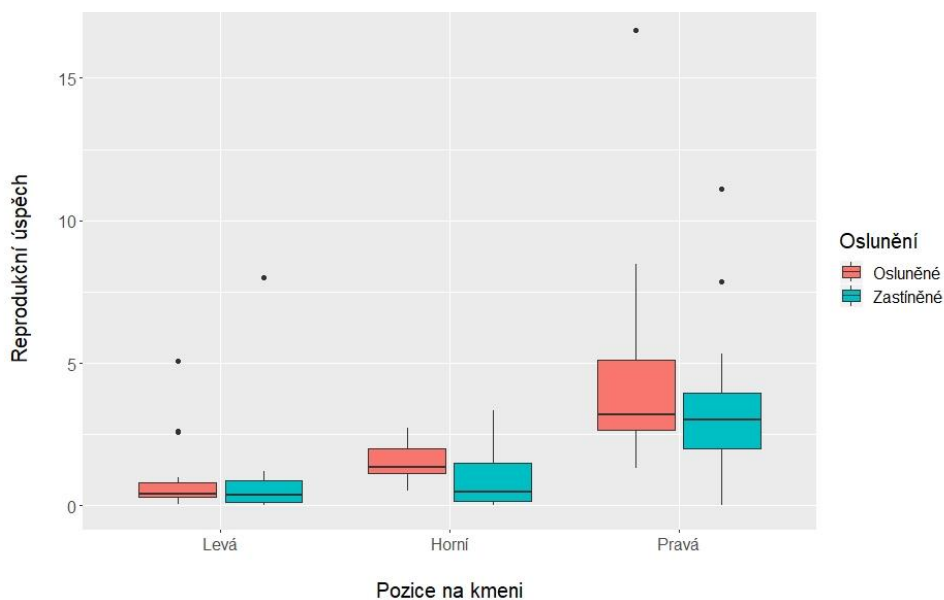
dne nejvíce osluněna. Průměrně nejvyšší hodnoty vykazovala pravá strana pro zastíněné i osluněné části kmene (Tab. 11). Horní a levá strana obliny kmene byly z hlediska zjištěného reprodukčního úspěchu srovnatelné (Obr. 15).

Tab. 11: Průměr, směrodatná odchylka a medián pro hodnoty reprodukčního úspěchu

		průměr	směrodatná odchylka	medián
Osluněné	Levá	0,9336842	1,231987	0,42
	Horní	1,503478	0,5918738	1,36
	Pravá	4,875	4,239937	3,215
Zastíněné	Levá	1,13	2,315854	0,39
	Horní	1,021429	1,2028775	0,48
	Pravá	3,383889	2,786062	3,01



Obr. 14: Reprodukční úspěch zjištěný v různé vzdálenosti od paty kmene. Linie představuje vyhlazovací funkci a šedivý pás 95% interval spolehlivosti vyhlazovací funkce.



Obr. 15: Reprodukční úspěch ve vztahu se vzdáleností od paty kmene. Příčná linie uvnitř grafu reprezentuje medián, konec vertikální linie vyjadřuje 25% a 75% kvantil dat.

6 Diskuse

Studovaná lokalita v rámci Šumavy náleží do smrkového lesního vegetačního stupně, ve kterém je smrk dominující dřevinou a ostatní dřeviny jsou zastoupeny pouze nepatrně. Smrk ztepilý (*Picea abies*) je druh obzvláště citlivý k větrným disturbancím z důvodu jeho mělkého kořenového systému a vysoko nasazené koruna (MÍCHAL & PETŘÍČEK 1999). Po bouři Herwart roku 2017 vzniklo na studované lokalitě značné množství polomů a vývrátů, což mělo za následek rozvolnění porostu a zvýšení jeho náchylnosti k abiotickým i biotickým škůdcům. Právě polomy, vývraty či padlé či skácené a neodkorněné stromy představují ideální příležitost pro lýkožrouta smrkového, avšak v závislosti na procesu vysušení kůry resp. lýka (KAUSRUD et al. 2012). Studovaný kmen byl prvně hodnocen na konci srpna roku 2018, na horní straně obliny kmene byla zjištěna maximální hustota 100 závrťových otvorů na m², což podle MARTÍNKA (1956) odpovídá slabému napadení. Nízké napadení studovaného kmene lze vysvětlit doposud nízkou populační hustotou lýkožrouta. Četnost lýkožrouta smrkového vrcholí ve vyšších nadmořských výškách až v létě třetího roku po větrné disturbanci (KAUSRUD et al. 2012). K podobným závěrům dospěl i JAKUŠ (1998b), podle kterého v prvním roce po větrném polomu lýkožrout napadá především zlomené stromy a v následujících letech napadá stromy vyvrácené.

Intenzita a množství lýkožroutů napadajících smrkové porosty je ovlivněna mnoha faktory (SKUHRAVÝ 2002), podstatným faktorem na studované lokalitě je však to, že studovaný kmen byl vyvrácený ze země a lze tedy předpokládat, že byla částečně snížena jeho obranyschopnost a odolnost. KAUSRUD et al. (2012) uvádí, že odolnost stromu se v čase mění spolu s teplotou, srážkami, hladinou podzemní vody či koncentrací živin, všechny tyto faktory mohly studovaný vývrát negativně ovlivnit. Podle ZAHRADNÍKA (2005) začíná nálet lýkožrouta smrkového na horní oblině v případě ležícího dříví. Na základě výsledků šetření provedeného v NP Šumava je patrné, že největší četnost závrťových otvorů se vyskytovala v rámci horní částečně osluněné části kmene, což souhlasí s výsledky ZAHRADNÍKA (2005), kde se však studovaný kmen přímo nedotýkal země.

V případě nejvíce napadené horní strany kmene se počet závrťových otvorů postupně zvyšoval až do 5 m od paty kmene zkoumaného stromu, kde počet závrťových otvorů kulminoval a od tohoto místa dále se postupně snižoval. Na levé části kmene byla

četnost závrtoých otvorů celkově nižší a na bázi kmene v porovnání s horní stranou dokonce výrazně nižší. Počet závrtoých otvorů na levé straně kmene vrcholil rovněž v podobné vzdálenosti – 6 m od paty kmene. Prostor mezi patou kmene a nasazením koruny je pro lýkožrouta smrkového ideální (JAKUŠ 1998a). Avšak situace na pravé osluněné části kmene se podstatně lišila, poměrně vysoký počet závrtoých otvorů na bázi kmene se vzdáleností od paty kmene mírně klesal, v 5 m začal opět stoupat a toto stoupání vyvrcholilo v 10 m od paty kmene. Za touto vzdáleností začal počet závrtoých otvorů strmě klesat dolů, tato skutečnost souhlasí s tvrzením KULY & ŠOTOLY (2017), kde byl nálet lýkožrouta smrkového soustředěný do korunové a podkorunové sekce. Podle HOLUŠI et al. (2009) se maximum obsazenosti kmene může posunout i do sekce středokorunové. Na všech stranách kmene byl počet závrtoých otvorů poměrně vysoký už na bázi kmene, k tomu mohl přispět fakt, že tloušťka studovaného kmene byla už ve výčetní výšce pouze 60,5 cm, což nespĺňuje hodnotu 68 cm, kdy je tloušťka kůry limitujícím faktorem (JAKUŠ 1998b). Avšak vyšší míra oslunění může i tak lýkožroutům umožnit napadnout silnější části kůry, než je to v případě zastíněných částí (JAKUŠ 1998b). Tudíž tloušťka kůry měřeného stromu nebyla limitujícím faktorem k napadení. Dalším faktorem vysvětlujícím vysoké napadení v poměrně nízké výšce může být to, že studovaný kmen měl nasazenou korunu poměrně nízko (v 10 m), podle ZUMRA (1995) je právě prostor v místě nasazení koruny zpravidla prvním cílem při ataku lýkožroutů. K podobným počtům závrtoých otvorů na ležících kmenech dospěl KOMONEN et al. (2011). V jeho studii platilo, že s rostoucí vzdáleností od paty kmene se snižovala i hustota kolonizace lýkožroutem. Z pohledu oslunění byla nejvíce obsazena horní strana kmene, která byla až dvojnásobně více napadena v porovnání se zbývajícími stranami. Při zastínění byl počet závrtoých otvorů ze všech stran srovnatelný. Efekt oslunění u ležících stromů považuje za významný i JAKUŠ (1998a) a výsledky podporují i jeho tvrzení, že lýkožrout smrkový osídluje více osluněná místa.

Reprodukční úspěch mimo jiné ovlivňuje počet vajíček vykladených lýkožroutem smrkovým, při zohlednění lokality Smrčina (1 332 m n. m.) by neměl přesahovat 25 vajíček vykladených jednou samicí, tuto hranici stanovil ZUMR (1995). Ani při největším počtu závrtoých otvorů až (90/m²) na horní oblině by samičky neměly být omezeny disponibilní plochou lýka, která se dramaticky zmenšuje s hustotou napadení. V takovém případě mohou samičky lýkožrouta vyřešit vzrůstající kompetici o lýko předčasným opuštěním matečné chodby a následně založením sesterského pokolení

(MARTÍNEK 1961). S nedostatečnou disponibilní plochou se snižuje i množství vajíček, které jsou samičky schopny naklást (ANDERBRANT 1990). Stejně tvrzení uvedl i ŠVIHRA (1973), podle kterého největší množství vajíček nakladla samička právě při hustotě 1 závrtu na 1 dm², což je srovnatelné s hustotou závrtů u studovaného kmene. Podle ANDERBRANTA (1990) je počet nakladených vajíček v požerku úměrný délce požerku. Poměrně příznivé podmínky pro kladení vajíček ale mohly být omezeny jejich mortalitou, která může dosahovat podle různých autorů až 10 % (THALENHORST 1958 ex MATOUŠEK 2012).

V polomech má lýkožrout smrkový optimální prostředí pro vývoj, přičemž během studie nebyla zaznamenána vysušená kůra na oblině kmene, která se mnohdy stává omezujícím faktorem (KAUSRUD et al. 2012). Kvalita lýka a dostatek potravy je podstatný faktor především pro larvy, které by vzhledem k hustotě mateřských chodeb na studovaném kmene nemuseli být omezovány na počtu (ANDERBRANT 1990). Podle PFEFFERA (1955) je pro larvy vhodnou potravou málo zavadlé a čerstvé lýko, vzhledem k datu, kdy se Šumavou přehnala větrná bouře Herwart (2017), bylo lýko v době studie napadeného kmene stále vhodným substrátem. Projevit se na nich mohla ale mortalita, na které se podílí entomofágové (ZUMR 1985). Ta je ovlivňována i vnitrodruhovou konkurencí, kterou označuje ŠVIHRA (1973) jako náhodný faktor při hustotě závrtů nižší než 1,5 na 1 dm², což splňuje podmínky studovaného kmene. ŠVIHRA (1973) se zabýval i mortalitou larev, která dle jeho výsledků souvisela s množstvím závrtů a při nejnižší hustotě závrtů (1,5 na 1 dm²) byla mortalita larev vlivem vnitrodruhové konkurence nejnižší, cca 17–30 %. Pokud lýkožrout smrkový nestihne dokončit vývoj a přezimuje ve stádiu larvy, ANNILA (1969) považuje hodnotu - 13 °C za bod umrznutí larev.

Entomofágové se mimo larvy značně podílí i na mortalitě kukel (ZUMR 1985). Avšak vzhledem ke studované lokalitě v nadmořské výšce přesahující 1300 m n. m. se pravděpodobně na mortalitě přezimujících larev bude podílet především nízká teplota. MATOUŠEK (2012) uvedl, že ke značným ztrátám v počtu larev dochází při poklesu teplot pod - 20 °C, to vzhledem k horskému okrsku Šumavy s oceánickým charakterem počasí může hrát podstatnou úlohu. ANNILA (1969) stanovil ještě nižší kritickou hodnotu pro kukly, z jeho výsledků vzešla teplota -17 °C.

Při hodnocení studovaného kmene bylo předpokládáno, že každým výletovým otvorem opustil napadený kmen pouze jeden lýkožrout. Vzhledem k relativně nízkým

hustotám napadení nebylo bráno v potaz závěr SCHLYTERA et al. (1984), že při vyšších hustotách může předpoklad jednoho výletového otvoru spadajícího na jednoho lýkožrouta smrkového podceňovat reprodukční úspěch.

Počet výletových otvorů se nejvíce vyskytoval na pravé straně studovaného kmene, která byla v průběhu dne nejvíce osluněna. Už na bázi studovaného kmene bylo zaznamenáno kolem 700 výletových otvorů na 1 m². S rostoucí vzdáleností od paty kmene četnost výletových otvorů nepatrně klesala. Ve vzdálenosti 10 m od kmene byl počet výletových otvorů na 1 m² cca 650. Ve studii KOMONEN et al. (2011) vzrůstala populační hustota se vzdáleností od paty kmene, ale počet výletových otvorů byl nejvyšší ve vzdálenosti 2 m od paty kmene. Počet výletových otvorů na pravé straně kmene začal od vzdálenosti 10 m strmě klesat, avšak přesto dosahoval i dvojnásobného počtu v porovnání s levou zastíněnou stranou. Náhlý pokles hustoty výletových otvorů započal v prostoru koruny, kde se podle JAKUŠE (1998b) vytrácí počet výletových otvorů vlivem stínících větví. Výrazný pokles výletových otvorů v tomto prostoru jeho výsledky potvrzují. Nejnižší počet výletových otvorů vykazovala levá strana kmene, která byla v největší míře zastíněna. Na bázi kmene se nevyskytovaly téměř žádné závrtové otvory, jejich počet ale částečně s rostoucí vzdáleností od kmene stoupal a vrcholil na cca 8 m od paty kmene, kdy dosahoval hodnoty okolo 175 výletových otvorů na 1 m². Oproti pravé a horní straně kmene, ale četnost závrtového otvorů klesala značně pozvolněji, což bylo pravděpodobně zapříčiněno preferencí lýkožrouta smrkového k osluněným místům (JAKUŠ 1998a). Na horní straně kmene byl počet výletových otvorů početně mezi nejvyšší levou a nejvyšší pravou stranou. Na bázi kmene bylo zaznamenán počet cca 350 výletových otvorů, který se pozvolna zvyšoval. Ve vzdálenosti cca 5 m od paty kmene kulminoval při hodnotách cca 500 výletových otvorů na 1 m², následně začal klesat. Vzhledem k relativně nízkému počtu závrtového a výletových otvorů je možné předpokládat nižší hustotu požerků, ve vztahu k tomu by vylíhlí lýkožrouti mohli mít dostatečný obsah tuku, který ovlivňuje následnou disperzi (ANDERBRANT et al. 1985).

Reprodukční úspěch lýkožrouta smrkového na studovaném kmeni mohlo ovlivnit mnoho faktorů. Jedním z nich mohlo být částečné spojení kořenů s půdou, které podle HEDGRENA & SCHROEDERA (2004) podporují proud asimilačních látek skrz kořeny, což může prospívat vývoji. Naopak hustota mateřských chodeb zvyšuje intraspecifickou konkurenci (ANDERBRANT 1990; WESLIEN & REGNANDER 1990).

Na základě získaných výsledků je zřejmé, že nejvyšší reprodukční úspěch byl dosažen na pravé straně kmene, kde vrcholil v cca 6 m od paty kmene. V kulminaci dosahoval až 6 potomků na 1 samici na pravé straně, která byla nejvíce osluněna. Tyto výsledky jsou porovnatelné s ERIKSSONEM et al. (2008), v jehož případě šlo o pokácené stromy, které nebyly v kontaktu s kořenovým systémem a hustotu 5 nových jedinců na jednoho mateřského brouka zjistil na horní straně oblíny, která mohla být díky orientaci podstatně více osluněna než horní strana našeho studovaného kmene. Na levé a horní straně studovaného kmene byl reprodukční úspěch porovnatelný, nedosahoval ani 2 nových jedinců na jednoho mateřského brouka.

Obecně platil trend, že počet výletových i závrtových otvorů se začal výrazně snižovat v 10 m od paty kmene, což představovalo místo nasazení koruny, kde došlo k značnému úbytku oslunění. Stejně tak i reprodukční úspěch byl nejvyšší na osluněných pozicích na kmeni. Lýkožrout preferuje osluněná místa (JAKUŠ 1998a), jež na studovaném kmeni ovlivňovalo několik faktorů. Kromě již zmíněných větví mohla mít jistý podíl na reprodukčním úspěchu i okolní vegetace (některé části kmene byly obklopeny hustým porostem papratky horské (*Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz) a s tím spojená vlhkost. Studovaný vyvrácený kmen byl z velké části ovlivněn okolní vegetací, se kterou byl v přímém kontaktu, to mohlo zvýšit vlhkost a přispět k rozvoji houbových patogenů zejména na zastíněných místech kmene.

7 Závěr

V současné době se Česká republika potýká se silnou kůrovcovou kalamitou, která neminula ani Národní park Šumava. Zvláště ohrožené jsou I. zóny spadající do bezzásahových území. V těchto oblastech je vítr důležitým činitelem, který vytváří rozsáhlé polomy a následná kůrovcová ohniska. Uvedená diplomová práce si stanovila za cíl na ležícím kmeni smrku ztepilého zjistit jeho obsazenost lýkožroutem smrkovým vzhledem ke vzdálenosti od paty kmene a orientace studované plošky k podélné ose kmene. Studovaný kmen se nacházel právě v I. zóně NP Šumava, v lokalitě rozsáhlých polomů následkem orkánu Herwart v roce 2017 nedaleko vrcholu Smrčina. Po celé délce profilu kmene byly v srpnu 2018 označeny závrtové otvory a v září 2019 byly rovněž na celém profilu kmene spočteny otvory výletové.

V první části výsledků byla hodnocena obsazenost kmene podle počtu závrtových otvorů. Ty byly nejčetnější už u paty studovaného kmene a postupně se jejich počet zvyšoval až do vzdálenosti kolem 6–10 m v závislosti na orientaci studovaných plošek k podélné ose kmene. Ve výšce 10 m od paty kmene byla nasazena koruna, a od tohoto místa se počet závrtových otvorů postupně snižoval. Podstatně vyšší četnost napadení vykazovala horní a pravá oblina kmene, což byly osluněné části kmene.

Dalším cílem bylo zjistit reprodukční úspěchu lýkožrouta smrkového a porovnat získané výsledky s odbornou literaturou. Podle hodnocení počtu výletových otvorů na studovaném kmeni byl následně vypočten reprodukční úspěch lýkožrouta. Z hlediska výletových otvorů dominovaly rovněž osluněné části kmene, které připadaly zejména k horní a pravé oblince kmene, naopak levá část kmene byla více zastíněná. Nejvyšší reprodukční úspěch vykazovala pravá část kmene ve vzdálenosti okolo 6 m od paty kmene.

Ze zjištěných výsledků vyplývá, že právě faktor oslunění má největší vliv na obsazení kmene a reprodukční úspěch. Všechny studované proměnné dosahovaly nejvyšších hodnot v prostoru mezi patou kmene a vzdáleností cca 10 m od paty kmene, v této části byl kmen nezavětvený. Nasazení koruny výrazně ovlivnilo všechny zjišťované parametry, měřené hodnoty od tohoto místa výrazně klesaly.

8 Literatura

- ALBRECHT, J. Českobudějovicko. In MACKOVČIN, P.; SEDLÁČEK M. (eds.). *Chráněná území ČR*. Svazek VIII. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a Eko centrum Brno : Praha, 2003. 808 s. ISSN 80-86064-65-4
- ANDERBRANT, O. Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. *Ecological Entomology*, 1990, vol. 15, no. 1, s. 1–8. ISSN 0307-6946.
- ANDERBRANT, O.; SCHLYTER, F.; BIRGERSSON G. Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos*, 1985, vol. 45, no. 1, s. 89–98. ISSN 0030-1299.
- ANNILA, E. Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Annales Zoologici Fennici*, 1969, vol. 6, no. 2, s. 161-207. ISSN 0003-455X
- BEGON M.; HARPER J.L.; TOWNSEND C.R. *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Univerzita Palackého , Olomouc, 1997, 949 s. ISBN 80-7067-695-7
- BOMBOSCH, S. Zur Epidemiologie des Buchdruckers (*Ips typographus* L.) In Wellenstein, G. (eds.). Die Grosse Borkenkalamitat in Sudwestdeutschland 1944-1951, 1954, s. 239-283.
- BYERS, J.A. An encounter model of bark beetle populations searching at random for susceptible host trees. *Ecological Modelling*, 1996, vol. 91, no. 1–3, s. 57–66. E-ISSN 1872-7026.
- ČESKO. Vláda. Zákon č. 289 ze dne 3. listopadu 1995 o lesích a o změně a doplnění některých zákonů (lesní zákon). Dostupné z WWW: <<https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1995-289>>
- ČESKO. Ministerstvo zemědělství. Vyhláška č. 101 ze dne 28. března 1996, kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážce. Dostupné z WWW: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1996-101>
- ČESKO. Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti. Česká technická norma. Ochrana lesa proti kůrovčům na smrku ČSN 48 100. Český normalizační institut, 2005.
- ČESKO. Ministerstvo zemědělství. Vyhláška č. 76 ze dne 11. května 2018, kterou se mění vyhláška Ministerstva zemědělství č. 101/1996 Sb., kterou se stanoví podrobnosti

- o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážce. Dostupné z WWW: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/2018-76>>.
- ČESKO. Ministerstvo zemědělství. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2018. Dostupné z WWW: < <http://www.uhul.cz/ke-stazeni/informace-o-lese/zelene-zpravy-mze>>.
- ČESKO. Ministerstvo zemědělství. Vyhláška č. 17110/2020 ze dne 2. dubna 2020, kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních obecné povahy. Dostupné z WWW: <<http://eagri.cz/public/web/mze/lesy/lesnictvi/pestovani-a-ochrana-lesu/kurovcova-kalamita/informace-k-oo1a2.html>>.
- ERIKSSON, M.; NEUVONEN, S.; ROININEN, H. *Ips typographus* (L.) attack on patches of felled trees: “Wind-felled” vs. cut trees and the risk of subsequent mortality. *Forest Ecology and Management*, 2008, vol. 255, no. 3–4, s. 1336–1341. E-ISSN 1872-7042.
- FACCOLI, M. Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps. *Anzeiger Fur Schadlingskunde – Journal of Pest Science*, 2002, vol. 75, no. 6, s. 62–68.
- FRANKLIN, A.; DEBRUYNE C.; GRÉGOIRE J.C. Recapture of *Ips typographus* L. (Col. Scolytidae) with attractants of low release rates: localized dispersion and environmental influences. *Agricultural and Forest Entomology*, 2000, vol 2, no. 11, s. 259–270.
- HEDGREN, P.O.; SCHROEDER, L.M. Reproductive success of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) and occurrence of associated species: a comparison between standing beetle-killed trees and cut trees. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 203, no.1–3, s. 241–250.
- HOLUŠA, J.; KULA, E.; KNÍŽEK, M.; KOZÁK, D.; ZĄBECKI, W. Atraktivita lapáků. Atraktivita smrkových lapáků napadených václavkou *Armillaria* sp. pro kambiofágy. *Lesy České republiky*, 2009, 39 s.
- HOLUŠA, J.; HLÁSNY, T.; MODLINGER, R.; LUKÁŠOVÁ, K.; KULA, E. Felled trap trees as the traditional method for bark beetle control: Can the trapping performance be increased? *Forest Ecology and Management*, 2014, vol. 404, s. 165–173. ISSN: 0378-1127
- CHRISTIANSEN, E.; WARNING, R.H.; BERRYMAN, A.A. Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for general relationships. *Forest Ecology and Management*, 1987, vol. 22, no. 1–2, s. 89–106. E-ISSN 1872-7042.

- JAKUŠ, R. Patch level variation on bark beetle attack (Col., Scolytidae) on snapped and uprooted trees in Norway spruce primaveral natural forest in endemic conditions: Species distribution. *Journal of Applied Entomology*, 1998a, vol. 122, no. 2-3, s. 65–70. E-ISSN 1439-0418.
- JAKUŠ, R. Patch level variation on bark beetle attack (Col., Scolytidae) on snapped and uprooted trees in Norway spruce primaveral natural forest in endemic conditions: effects of host and insolation. *Journal of Applied Entomology*, 1998b, vol. 122, no. 8, s. 409–421. E-ISSN 1439-0418.
- JAKUŠ, R.; HOLUŠA, J.; BLAŽENEC, M. *Principy ochrany dospělých smrkových porostu před podkorním hmyzem*. 1. vydání. Praha : ČZU Praha, 2015. 198 s. ISBN 978-80-213-2605-7.
- JENIŠ, J.; VRBA, M. Srovnání účinnosti lapáků, otrávených trojnožek a lapačů. *Lesnická práce*, 2007, vol. 86, no. 9.
- JUHA, M.; LUKÁŠOVÁ, K.; HOLUŠA, J.; TURČÁNI, M. Netradiční způsoby boje s lýkožroutem smrkovým – *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae). Certifikovaná metodika, *Lesnický průvodce*, 2012, ISBN 978-80-7417-058-4
- KALINA, V. Mortalita lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) v průběhu vývoje pod kůrou v Národním parku Šumava a její ovlivňování blanokřídlými parazitoidy (Hymenoptera: Pteromalidae: Braconidae). In PODRÁZSKÝ, V; RYŠÁNKOVÁ, H.; VACEK, S., ULBRICHOVÁ, I. (eds.) *Monitoring, výzkum a management ekosystémů Národního parku Šumava*. Sborník z celostátní konference. Kostelec nad Černými lesy, 2000, s. 44–50.
- KAUSRUD, K.; ØKLAND, B.; SKARPAAS, O.; GRÉGOIRE, J.C.; ERBILGIN, N.; STENSETH, N.C. Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews*, 2012, vol. 87, no. 1, s. 34–51. ISSN 1464–7931.
- KINDLMANN, P.; MATĚJKA, K.; DOLEŽAL, P. *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody*. 1. vyd. Praha : Karolinum, 2012. 325 s. ISBN 978-80-246-2155-5.
- KNÍŽEK, M.; LIŠKA, J.; MODLINGER, R. Mass outbreak of *Ips typographus* (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in Šumava National Park. 75–79. In DELB, H., PONTUALI, S. (eds.). *Biotic risks and climate change in forests*. Proceedings of the Working Party 7.03.10 Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe, 10th Workshop. Freiburg, Germany September 20th – 23rd 2010, - Berichte Freiburger Forstliche Forschung, 2012, Heft 89, FVA: 198 s.

- KOMONEN, A.; SCHRODER, L.M.; WESLIEN, J. *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in northern Sweden. *Journal of Applied Entomology*, 2011, vol. 135, no. 1-2. s. 132–141. E-ISSN 1439-0418.
- KULA, E. Ochrana lesa ve středoevropských podmínkách 1. část lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) kalamitní škůdce smrkových ekosystémů střední Evropy. Brno, 2014. 69 s.
- KULA, E.; ŠOTOLA V. Lýkožrout smrkový na neodvětvených a odvětvených smrkových lapácích. *Zprávy z lesnického výzkumu*, 2017, vol. 62, no. 1, s. 42–49.
- LIEUTIER, F. Host resistance to bark beetles and its variations. In LIEUTIER, F.; KEITH, D.R.; BATTISTI, A.; GRÉGORIE, J.C.; EVANS, H.F. *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. 1. vyd. Dordrecht-Boston-London : Kluwer Academic Publishers, 2004, s. 135–180. ISBN 1-4020-2240-9.
- LINDELOW, A.; RISBERG, B.; SJODIN, K. Attraction during flight of scolytidae and other bark and wood-dwelling beetles to volatiles from fresh and stored spruce wood. *Canadian Journal of Forest Research*, 1992, vol. 22, s. 224-228.
- LUBOJACKÝ, J.; HOLUŠA, J. Attraction of *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) beetles by lure-bait insecticide-treated tripod traps logs and trap trees, *International Journal of Pest Management*, 2014, vol. 60, s. 153-159. ISSN: 0967-0874.
- MARTINEK, V. Číselně vyjádření hustoty náletu kůrovce *Ips typographus* L. na kmene při přemnožení. *Sborník ČZAV*, 1956, vol. 29, s. 411–426.
- MARTÍNEK, V. Problém natality a gradace kůrovce *Ips typographus* L. ve střední Evropě. *Rozpravy ČSAV*, 1961, vol. 71, s. 1–77.
- MATOUŠEK, P.; MODLINGER, R.; HOLUŠA, J.; TURČÁNI, M. Počet vajíček kladených lýkožroutem smrkovým *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) na stromových lapácích: vliv vybraných faktorů. *Zprávy lesnického výzkumu*, 2012, vol. 57, no. 2, s. 126–132. ISSN 0322-9688.
- MATOUŠEK, P. Populační dynamika lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) v různých gradačních fázích: plodnost na klasických lapácích, Disertační práce, Praha, 2012, 172 s.
- MÍCHAL, I.; PETŘÍČEK V. (eds.) *Péče o chráněná území II., Lesní společenstva*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha. 1999, 713 s. ISBN 978-80-8606-414-7
- MODLINGER, R.; LIŠKA, J.; KNÍŽEK, M.; ADAM, D.; JANÍK, D.; HORT, L. Ochrana lesa před lýkožroutem smrkovým v ochranném pásmu lesních rezervací ponechaných

- samovolnému vývoji. VÚLHM, Strnady. *Lesnický průvodce* 9, 2015. 67 s. ISBN 978-80-7417-104-8.
- MODLINGER, R.; TRGALA, K. *Možné příčiny a důsledky kůrovcové kalamity v lesích ČR s ohledem na specifika při zpracování kalamitního dříví*. 1. vydání. Praha : ČZU Praha, 2019. 39 s. ISBN 978-82-213-2942-3.
- PEKÁR, S.; BRABEC, M. *Moderní analýza biologických dat 1*, 1. vyd. Praha : Scientia, 2009. 225 s. ISBN 978-80-86960-44-9.
- PFEFFER, A. *Kůrovec lýkožrout smrkový a boj proti němu*. 2. vyd. Praha : SZN, 1954. 46 s.
- PFEFFER, A. *Fauna ČSR, svazek 6. Kůrovci – Scolytoidea*. 1. vyd. Praha : Nakladatelství ČSAV, 1955. 324 s.
- PRICE, W.P. *Insect Ecology*. New York, John Wiley & Sons. 1997. 874 s. ISBN 0-471-16184-5
- PRŮŠA, E. *Pěstování lesů na typologických základech*. Kostelec nad Černými lesy : *Lesnická práce*, 2001. 593 s. ISBN 80-86386-10-4.
- R CORE TEAM. (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. available from WWW: <<https://www.R-project.org/>>
- SCHLYTER, F.; CEDERHOLM, I. Separation of the sexes of living spruce bark beetles, *Ips typographus* (L.), (Coleoptera: Scolytidae). *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*, 1981. vol. 92. s. 42-47. ISSN 0044-2240
- SCHLYTER, F.; ANDERBRANT, O.; HARDING, S.; RAVN, H. Offspring per emergence hole at different attack densities in the bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). *Z. Angew. Entomol.* 1984, vol. 97, s. 244-248.
- SKUHRAVÝ, V. *Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity*. 1. vyd. Praha : Agrospoj, 2002. 196 s. ISBN 80-7084-238-5.
- ŠVIHRA, P. K populačnej dynamike lýkožrouta smrekového *Ips typographus* L. v oblasti Horehronia. Zvolen : *Vedecké práce*, 1973, s. 227-258.
- TKADLEC, E. Populační ekologie. *Struktura, růst a dynamika populací*. 1. vyd. Olomouc: Univerzita Palackého, 2008. 400 s. ISBN 978-80-244-2149-0.
- TURČÁNI, M.; HOLUŠA, J.; KALINOVÁ B.; HLÁSNY, T.; NAKLÁDAL, O.; MODLIGENR, R.; MATOUŠEK P.; MAŠÁNKOVÁ, K.; ZAJÍČKOVÁ, L.; KOVÁŘOVÁ, I.; NÁDRASKÁ, M.; KRUPA, M.; LUKÁŠOVÁ, K.; LUBOJACKÝ, J.; PŮŽA, V.; ZAHRADNÍK, P. Studium a optimalizace skutečné efektivity obranných opatření proti lýkožroutu smrkovému

- v různých gradačních fázích, Neperiodická zpráva za rok 2008 Praha, XII/2009
Výzkumný projekt NAZVQH81136.
- VACEK, S.; KREJČÍ, F.; a kol. *Lesní ekosystémy v národním parku Šumava*. Kostelec nad Černými lesy : *Lesnická práce*, 2009. 512 s. ISBN 978-80-87154-68-7.
- VEGA, F.E.; HOFSTETTER, R.W. (eds.). *Bark Beetles – Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. London-San Diego-Waltham-Oxford: Elsevier, 2015, 620 s.
- WERMELINGER, B.; SEIFERT, M. Analysis of the temperature dependent development of spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 1998, vol. 122, s. 185-191.
- WERMELINGER, B.; SEIFERT, M. Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecological Entomology*, 1999, vol. 24, no. 1, s. 103–110. ISSN 0307-6946.
- WERMELINGER, B. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 202, no. 1–3, s. 67–82. E-ISSN 1872-7042.
- WESLIEN, J.; REGNANDER J. Colonization densities and offspring production in the bark beetle *Ips typographus* (L.) in standing spruce trees. *Journal of Applied Entomology*, 1990, vol. 109, no. 1–5, s. 358–366. ISSN 0931-2048.
- ZAHRADNÍK, P.; KNÍŽEK M. Lýkožrout smrkový, *Ips typographus* (L.). *Lesnická práce*, 2007, vol. 86, no. 4, s. I–VIII.
- ZAHRADNÍK, P. *Základy ochrany lesa v praxi*. 1. vyd. Strnady : VÚLHM, 2005. 128 s. ISSN 80-86461-61-0.
- ZAHRADNÍK, P. Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.). *Lesnická práce*, 2010, no. 12 s. II–VIII.
- ZUMR, V. *Lýkožrout smrkový – biologie prevence a metody boje*. 1. vyd. Písek : Matice lesnická, 1995, 131 s. ISBN 80-900043-2-9.
- ZUMR, V. *Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (Ips typographus) a ochrana proti němu*. Academia. Praha. 1985, 116 s.

Zdroje obrázků:

[https://cs.m.wikipedia.org/wiki/Soubor:%C5%A0umava_National_Park_and_Landscape_protected_Area_\(CZE\)_-_location_map.svg](https://cs.m.wikipedia.org/wiki/Soubor:%C5%A0umava_National_Park_and_Landscape_protected_Area_(CZE)_-_location_map.svg)

<http://zkr.npsumava.cz/galerie/hartmanice/>

NOVÁK V.; HROZINKA F.; STARÝ B. *Atlas hmyzích škůdců lesních dřevin*. Liberec, 1974, 127 s. ISBN 07-007-74 1974