

**Česká zemědělská univerzita v Praze**  
Fakulta lesnická a dřevařská  
Katedra ochrany lesa a entomologie



Srovnání druhového spektra patogenů lýkožrouta smrkového  
a jeho predátorů pestrokrovečníků rodu *Thanasimus*  
chycených do feromonových lapačů

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Autor: Bc. Michaela Šídová

Vedoucí práce: Mgr. Karolina Lukášová, Ph.D.

2016

**Czech University of Life Sciences Prague**  
Faculty of Forestry and Wood Sciences  
Department of Forest Protection and Entomology



Comparison of the species spectrum of spruce bark beetle  
pathogens and its predators from genus *Thanasimus* caught  
in pheromone traps

THESIS

Author: Bc. Michaela Šídová

Supervisor: Mgr. Karolina Lukášová, Ph.D.

2016

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Michaela Šídová

Lesní inženýrství

Název práce

**Srovnání druhového spektra patogenů lýkožrouta smrkového a jeho predátorů pestrokrovečníků rodu *Thanasimus* chycených do feromonových lapačů**

Název anglicky

**Comparison of the species spectrum of spruce bark beetle pathogens and its predators from genus *Thanasimus* caught in pheromone traps**

---

### Cíle práce

- popsat letovou aktivitu *Ips typographus* a *Thanasimus* spp.
- zjistit druhové spektrum patogenů lýkožrouta smrkového a pestrokrovečníků rodu *Thanasimus* chycených do feromonových lapačů na vybrané lokalitě v České republice
- porovnat a statisticky zhodnotit infekční hladiny zjištěných patogenů u lýkožroutů a pestrokrovečníků

### Metodika

- na konci března budou instalovány tři dvojice feromonových lapačů na vybrané lokalitě (jeden s feromonem *Thanasimus* určený k odchytu pestrokrovečníků rodu *Thanasimus*, jeden s feromonem *Pheroprax* k odchytu lýkožroutů smrkových)
- budou prováděny pravidelné 3-7 denní kontroly a odběry odchyceného hmyzu během letové aktivity obou generací lýkožrouta smrkového (cca do srpna)
- získaní zástupci rodu *Thanasimus* a *Ips typographus* budou udržováni v chladu a během podzimu vypitváni
- bude analyzováno druhové spektrum patogenů a srovnány infekční hladiny obou skupin hmyzu
- výsledky budou statisticky zpracovány a diskutovány se známými daty

**Doporučený rozsah práce**

40 stran

**Klíčová slova**

Ips typographus, Thanasimus formicarius, T. femoralis, mikrosporidie, hlístice

---

**Doporučené zdroje informací**

- Händel U., Wegensteiner R., Weiser J. & Žižka Z. 2003: Occurrence of pathogens in associated living bark beetles (Col., Scolytidae) from different spruce stands in Austria. *Journal of Pest Science*, 76: 22-32.
- Holuša J., Weiser J. & Žižka Z. 2009: Pathogens of the spruce bark beetles *Ips typographus* and *Ips duplicatus*. *Central European Journal of Biology*, 4: 567-573.
- Kenis B., Wermelinger & Grégoire J.C. 2004: Natural enemies of bark beetles. pp. 237–290. In: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégoire J. C. & Evans H. F. (eds.) *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Kluwer, Dordrecht.
- Takov D., Pilarska D. & Wegensteiner R. 2010: List of protozoan and microsporidian pathogens of economically important bark beetle species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Europe. *Acta Zoologica Bulgarica*, 62: 201-209.
- Wegensteiner R. & Weiser J. 1996: Occurrence of *Chytridiopsis typographi* (Microspora, Chytridiopsida) in *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) field population and in a laboratory stock. *Journal of Applied Entomology*, 120: 595-602.
- Wegensteiner R. & Weiser J. 2004: Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in *Ips typographus* L. (Col, Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. *Journal of Pest Science*, 77: 221-228.
- Wegensteiner R. 2004: Pathogens in bark beetles. In: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégoire J.-C. & Evans H. F. (eds.) *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, Asynthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 291-313.
- Wermelinger B. 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202: 67-82.
- Yaman M. & Radek R. 2007: Infection of the predator beetle *Rhizophagus grandis* Gyll. (Coleoptera, Rhizophagidae) with the insect pathogenic alga *Helicosporidium* sp. (Chlorophyta: Trebouxiophyceae). *Biological Control*, 41: 384-388.
- 

**Předběžný termín obhajoby**

2015/16 LS – FLD

**Vedoucí práce**

Mgr. Karolína Lukášová, Ph.D.

**Garantující pracoviště**

Katedra ochrany lesa a entomologie

Elektronicky schváleno dne 8. 10. 2015

**prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 30. 10. 2015

**prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.**

Děkan

V Praze dne 29. 03. 2016

## Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „*Srovnání druhového spektra patogenů lýkožrouta smrkového a jeho predátorů pestrokrovečníků rodu Thanasimus chycených do feromonových lapačů*“ vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Karoliny Lukášové, Ph.D, a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

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

V Praze dne 20. 4. 2016

Podpis autora:  
Michaela Šídová

## Poděkování

Chtěla bych velmi poděkovat Mgr. Karolině Lukášové, Ph.D., za cenné rady a připomínky v průběhu vypracování mé diplomové práce.

## **OBSAH**

<b>ABSTRAKT</b> .....	8
<b>ABSTRACT</b> .....	9
<b>1 ÚVOD</b> .....	10
<b>2 CÍLE</b> .....	12
<b>3 ROZBOR PROBLEMATIKY</b> .....	13
3.1 Lýkožrout smrkový .....	13
3.1.1 Charakteristika .....	13
3.1.2 Popis životního cyklu a letová aktivita .....	13
3.1.3 Monitoring .....	15
3.1.4 Obranná opatření .....	15
3.2 Přirození nepřátelé lýkožrouta smrkového .....	16
3.2.1 Predátoři .....	16
3.2.2 Parazitoidi .....	17
3.2.3 Patogenní organismy .....	17
<b>4 METODIKA</b> .....	22
<b>5 VÝSLEDKY</b> .....	26
5.1 Letová aktivita .....	26
5.2 Patogenní organismy .....	30
<b>6 DISKUSE</b> .....	34
<b>7 ZÁVĚRY</b> .....	38
<b>8 POUŽITÁ LITERATURA</b> .....	39

## ABSTRAKT

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* (Linnaeus, 1758)) je náš nejvýznamnější kalamitní škůdce nejčastěji napadající smrkové porosty. Mezi jeho nejznámějšími predátory patří pestrokrovečníci rodu *Thanasimus* - *Thanasimus formicarius* (Linnaeus, 1758) a *Thanasimus femoralis* (Zetterstedt, 1828). Odchyty uvedených tří druhů byly prováděny od dubna do srpna za použití feromonových lapačů typu Theyson s odparníky určenými pro jejich odchyt. Byl testován nový feromonový odparník lákající pestrokrovečníky rodu *Thanasimus*. Celkem se použilo šest lapačů umístěných na třech lokalitách, tedy na každém stanovišti vždy po dvou lapačích. Jeden měl feromonový odparník Pheroprax pro lákání lýkožrouta smrkového, druhý s feromonovým odparníkem Thanasiwit na lákání pestrokrovečníků. Všechny lapače byly ve sledovaném období kontrolovány jedenkrát týdně. Celkem bylo odchyceno 10 291 lýkožroutů, 25 jedinců *T. formicarius* a 7 jedinců *T. femoralis*. Letová aktivita u lýkožrouta smrkového měla dvě generace a mezi nimi jednu generaci sesterskou. První odchyty byly zaznamenány dne 26. 4. 2015 a letová aktivita skončila 26. 7. 2015. U druhu *T. formicarius* trvala letová aktivita od 12. 4. 2015 do 2. 8. 2015 a za toto období byly zaznamenány dvě generace. U *T. femoralis* trvala letová aktivita od 17. 4. 2015 až do 9. 8. 2015. Během tohoto období byly zaznamenány také dvě generace, které proběhly před letovou aktivitou *I. typographus* a po ní. Po skončení odchytů byly provedeny laboratorní práce, kde bylo z každého odběru vypitváno 20 jedinců a poté byli pomocí světelného mikroskopu vyšetřeni na patogeny. Nejčastěji se zjistila přítomnost hlístic u lýkožrouta a u *T. formicarius* se vyskytla jen v jediném případě. Další nákazy byly zjištěny jen u lýkožroutů, a to mikrosporidie *Chytridiopsis typographi*, neogregarina *Mattesia schwenkei* a hlístovky rodu *Contortylechus* sp.

### **Klíčová slova:**

*Ips typographus*, *Thanasimus formicarius*, *Thanasimus femoralis*, mikrosporidie, hlístice



## ABSTRACT

Spruce bark beetle (*Ips typographus* (Linnaeus, 1758)) is our most serious pests, frequently invading spruce stands. The most important predators of *I. typographus* are two species from genus *Thanasimus* - *Thanasimus formicarius* (Linnaeus, 1758) and *Thanasimus femoralis* (Zetterstedt, 1828). Monitoring of these three species were carried out from April to August, using pheromone traps type Theyson with pheromone lures designed for their capture. New pheromone lure attracting beetles of genus *Thanasimus* has been tested. It was used a total of six traps that were placed at three locations. Two traps were always placed at one location, one with pheromone lure Pheroprax attracting spruce bark beetles and the second one with pheromone lure called Thanasiwit attracting beetles of the genus *Thanasimus*. All traps were checked once a week. A total of 10 291 of spruce bark beetles were captured, 25 specimens of *T. formicarius* and 7 individuals of *T. femoralis*. Spruce bark beetle flight activity had two generations and one sister brood. The first catches were recorded on 26 April 2015 and the end of the flight activity was recorded on 26 July 2015. The species *T. formicarius* flight activity was from 12 April 2015 to 2 August 2015 and during this period two generations were recorded. For *T. femoralis* flight activity was from 17 April 2015 until 9 August 2015, during this period we also recorded two generations, which took place before and after the flight activity of *I. typographus*. Laboratory work was conducted after the end of captures. From every of sample twenty individuals were dissected and then inspected using a light microscope to presence of pathogens. The most frequently identified pathogen of spruce bark beetles were nematodes, but only in one case nematods were identified in *T. formicarius*. Other pathogens were found only in the spruce bark beetles and they included microsporidia *Chytridiopsis typographi*, neogregarine *Mattesia schwenkei* and nematodes of the genus *Contortylechus* sp.

### Keywords:

*Ips typographus*, *Thanasimus formicarius*, *Thanasimus femoralis*, microsporidia, nematods

# 1 ÚVOD

Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) patří mezi nejčastější škůdce vyskytující se v lesních porostech, způsobuje rozsáhlé škody a mnohdy až kalamity. Na konci 20. století zasáhly střední Evropu dva orkány, Vivien/Wiebke 1990 a Lothar 1999. Obě katastrofální bouře vedly k velkému rozšíření *I. typographus* ve smrkových porostech (Engesser et al. 2002; Flot et al. 2002; Schröter 2002). Množství evidovaného kůrovcového dříví ve smrkových porostech v ČR v roce 2009 dosáhlo objemu 2 621 tis. m<sup>3</sup>, v roce 2010 objem tvořil 1 842 m<sup>3</sup>, v roce 2011 pak 1 203 m<sup>3</sup>, v roce 2012 objem poklesl na 974 m<sup>3</sup>, v roce 2013 se opět zvýšil na 1 201 m<sup>3</sup> a v roce 2014 došlo ke zvýšení objemu na 1 299 m<sup>3</sup> (Krejzar 2015). Rozsah škod způsobených lýkožrouty dlouhodobě představuje nejvyšší biotické škodlivé činitele zaznamenané v České republice.

Dnes se lýkožrout smrkový vyskytuje po celé Evropě, kromě Velké Británie, na východě pak zasahuje přes Sibiř až do Číny, Koreje a Japonska, kde tvoří morfologicky odlišnou formu (Skuhravý 2002). Napadený strom se pozná jednoduchým pozorováním kmene, kde v místě závrtu začíná ronit pryskyřici. Pokud je nálet škůdce úspěšný, začnou se na kůře stojících stromů objevovat malé hromádky drtinek. Ty pak padají dolů na kořenové náběhy stromů, a tam jsou jasně viditelné. Dalším znakem pozorovaným na stromě po úspěšném napadení je rezavění jehličí a jeho následný opad a odloupávající se kůra. Sloupnutím kůry vidíme na napadeném kmeni typické tvary požerků lýkožrouta smrkového. Zcela zdravý strom je schopen pomocí pryskyřice lýkožrouta udusit, a tím se ubránit napadení (Zahradník, Knížek 2007). Mezi nejznámějšími predátory lýkožrouta patří pestrokrovečníci. Rozeznáváme dva druhy predující kůrovce, *Thanasimus formicarius* (Linnaeus, 1758) a *Thanasimus femoralis* (Zetterstedt, 1828).

Druhy patogenů napadajících jedince lýkožrouta smrkového jsou již několik desítek let známy, avšak složení patogenů u pestrokrovečníků rodu *Thanasimus* zatím nebylo prozkoumáno. Nejpodrobnější druhová skladba patogenů u lýkožrouta smrkového čítá na deset druhů. První patogeny byly popsány na začátku 20. století, avšak většina druhů byla identifikována až v druhé polovině 20. století (Wegensteiner 2004).

V lesních i v zemědělských hmyzích škůdcích se nejčastěji nacházejí patogeny ze skupiny mikrosporidií, prvoků, virů a hub. Řadíme sem infekce, které se mohou vyvíjet ve všech tkáních i ve vývojových stádiích hostitele (Holuša, Weiser 2005). U většiny patogenů existuje jen málo informací o jejich vlivu na imaga nebo na celé populace.

A k tomu ještě většina provedených experimentů probíhá pouze v laboratorních podmínkách a chybí studie provedené v terénu (Lukášová 2012).

Většina vědeckých prací zabývajících se predátory se zaměřila na *Thanasimus formicarius* a *Rhizophagus grandis* (Gyllenhal, 1827) (specifický predátor lýkohuba smrkového *Dendroctonus micans* (Kugelann, 1794)), zatímco biologie, ekologie a vliv jiných druhů a skupin zůstávají do značné míry neznámé (Kenis et al. 2004).

## 2 CÍLE

- Popsat letovou aktivitu *Ips typographus* a *Thanasimus* spp.
- Zjistit druhové spektrum patogenů lýkožrouta smrkového a pestrokrovečníků rodu *Thanasimus* chycených do feromonových lapačů na vybrané lokalitě v České republice.
- Porovnat a statisticky zhodnotit infekční hladiny zjištěných patogenů u lýkožroutů a pestrokrovečníků.

## 3 ROZBOR PROBLEMATIKY

### 3.1 Lýkožrout smrkový

*Ips typographus* je latinský název pro druh s českým označením lýkožrout smrkový. Podle biologické klasifikace se tento druh řadí do taxonomických kategorií následovně: řád brouci (Coleoptera), čeleď nosatcovití (Curculionidae), podčeleď Scolytinae (Skuhravý 2002; Lukášová, Holuša 2012).

Patří mezi typické sekundární a fyziologické škůdce. Za normálních podmínek napadá především čerstvě odumřelé stromy, například vývraty, zlomy (vrcholkové, korunové, kmenové) nebo i dříví na skládkách atp. Při přemnožení mu již nestačí tyto zdroje a k založení další generace napadá i stojící, oslabené či zcela zdravé stromy.

V České republice, ale i v Evropě je to nejčastější škůdce na smrkových porostech, zpravidla napadající stromy starší 60 let, tedy smrkové porosty zařazené do IV. věkové třídy, avšak v případě přemnožení napadá i mladší porosty (Zahradník 2006).

#### 3.1.1 Charakteristika

Tělo dospělce lýkožrouta smrkového měří 4-5,5 mm, má válcovitý tvar, lesklé hnědočerné zbarvení (Zahradník, Knížek 2007) nebo jsou jedinci s černým štítem a hnědými krovkami (Kudela 1970). Tykadla jsou žlutá, tykadlová palička má zprohýbané švy (Novák et al. 1974; Zahradník, Knížek 2007). U obou pohlaví se uprostřed na čele vyskytuje malý hrbolek. Samice se od samce liší hustěji ochlupeným čelem a předním okrajem štítu (Skuhravý 2002; Zahradník, Knížek 2007) a menším středovým hrbolem na čele (Schlyter, Cederholm 1981). Štít je vpředu hrbovkovaný, vzadu jemně tečkovaný, hnědé válcovité krovky jsou hluboce v řádkách tečkované a lesklé, mezirýží jsou hladká a lesklá. Krovky jsou na zádi široce uťaté s vyhloubenou dutinou, zdobenou na okrajích čtyřmi páry zoubků, z nichž třetí pár je největší a knoflíkovitě rozšířený a čtvrtý je o něco menší (Kudela 1970; Novák et al. 1974; Skuhravý 2002; Zahradník, Knížek 2007). Vzdálenost mezi jednotlivými zoubky je téměř stejná (Zahradník, Knížek 2007).

#### 3.1.2 Popis životního cyklu a letová aktivita

V nižších polohách má nejčastěji dvě generace do roka a ve vyšších polohách jednu generaci. Za příznivého teplého počasí může mít i tři generace ročně. Jarní rojení začíná v nižších a středních polohách nejčastěji na přelomu dubna a května, v horských oblastech až o měsíc později, záleží na nadmořské výšce a na teplotách. Letní rojení probíhá

od poloviny června až do začátku srpna. Případné třetí rojení probíhá na přelomu srpna a září. Opakované snůšky, tzv. sesterské rojení, byly vypořádány asi 2-3 týdny po základním prvním rojení (Novák et al. 1974; Zahradník, Knížek 2007). Přezimují zpravidla dospělci druhé generace pod kůrou v místech vývinu, pod kůrou souší, pařezů, případně i v hrabance (Kudela 1970). Vylétají až za příznivých denních teplot mezi 18-20 °C a po několikadenní fázi tzv. dospívání jsou připraveni k náletu na stromy (Skuhrový 2002).

Uskutečnila se studie, která zjišťovala vliv teploty na vývoj lýkožroutů (Coeln et al. 1996; Wermelinger, Seifert 1998). Za použití lineárního vztahu, kde je na jedné straně délka vývoje a na druhé teplota, se ukázala minimální teplota požadovaná pro vývoj 8,3 °C. V nelineárním vztahu se hodnota pohybuje kolem 6 °C. Součet teplých dní pro celkový vývoj se pohyboval v rozmezí od 334 do 365 stupňo-dní (Wermelinger, Seifert 1998).

Jedná se o polygamní druh (Novák et al. 1974). To znamená, že jeden samec oplodní několik samic. Po nalétnutí na strom se samec začne hned zavrtávat do kůry a prokouše se až do lýka (floému). Tam vytvoří tzv. snubní komůrku a do ní láká samice (Skuhrový 2002). Závrťový otvor ústí do snubní komůrky veliké přibližně 5x5 mm. Ze snubní komůrky skryté v lýku vybíhají rovnoběžně s osou kmene nejčastěji dvouramenné, ale i víceramenné matečné chodby. Ty jsou rovné, 6-12 cm dlouhé, přibližně 3 mm široké s nepravidelně umístěnými tzv. větracími otvory (Kudela 1970; Novák et al. 1974; Skuhrový 2002; Zahradník, Knížek 2007). Matečnou chodbu vytváří samice po oplodnění a postupně do ní klade vajíčka, může jich být až 80 (Heidger 1994), průměrně však 50. Z nich se vylíhnou larvy, které vytváří larvové chodby na obě dvě strany matečné chodby. Na stromě jsou tyto chodby umístěny horizontálně a bývají od sebe vzdálené 2-10 mm. Vylíhlé larvy se živí pletivou stromu. S růstem larev se chodby postupně rozšiřují a na jejich konci larva třetího (posledního) instaru vytvoří tzv. kukelní komůrku. Po ukončení kuklení z této komůrky vylézá dospělý jedinec (Kudela 1970; Novák et al. 1974; Skuhrový 2002; Zahradník, Knížek 2007). Pak probíhá zralostní žír dospělých mladých lýkožroutů v okolí kukelné kolébky. Při nedostatku potravy probíhá zralostní žír na jiném místě stejného kmenu nebo na jiném stromě (Kudela 1970; Novák et al. 1974). Celkový vývoj jedné generace trvá šest až deset týdnů. Z toho 7-10 dnů trvá tvorba matečné chodby a kladení vajíček. Délka larválního vývoje závisí na teplotních podmínkách, může proběhnout za 7 dnů, ale při chladném počasí může trvat 40 až 50 dnů. Období kukly trvá průměrně 8 dní (Skuhrový 2002).

Při sesterském rojení dochází k přerojování samic na stejný nebo jiný strom. Tam samice po regeneračním žíru na konci matečné chodby pokračují bez další kopulace

v kladení vajíček. Požerky sesterské generace mívají v jednom požerku méně matečných chodeb a bývají kratší (Kudela 1970; Zahradník, Knížek 2007). Ve vyšších nadmořských výškách bývá počet nakladených vajíček v sesterském rojení menší než v nižších nadmořských výškách (Netherer et al. 2001). Kromě sesterského rojení se objevuje i jiný typ přerovování, kdy samice znovu klade vajíčka po kopulaci s jiným samcem, založí nový požerek klasického tvaru. Tento požerek se neliší od těch primárně založených (Kudela 1970; Zahradník, Knížek 2007).

### **3.1.3 Monitoring**

Při základním stavu výskytu lýkožrouta smrkového se kontrola provádí pochůzkovou metodou, doplňkově se zjišťuje také využitím feromonových lapačů a lapáků umístěných podobně jako při stavu zvýšeném. Nastane-li situace, kdy se početnost přiblíží stavu zvýšenému, musí se přijmout opatření. Do porostu se na nejvíce ohrožená místa umístí lapáky nebo feromonové lapače v počtu jeden lapák či lapač na 5 ha. V tomto případě plní i úlohu přímé ochrany. Umístí se hlavně do porostů starších 60 let, pokud se však stav přiblíží kalamitní úrovni, umísťují se i do porostů mladších se zastoupením smrku minimálně 20 %. Při zjištění mimořádných skutečností, čímž může být nárůst napadených stromů či zvýšení odchytů imag, přijímají se odpovídající obranná opatření k zastavení nárůstu počtu populace škůdce (Zahradník 2006; Zahradník, Knížek 2007).

Zjistí-li se zvýšený nebo kalamitní stav, vede se jeho evidence. Ta obsahuje lokaci výskytu, rozsah škod, datum zjištění škody, datum provedení a druh obranného opatření. Každý rok se pak provádí sumarizace škod způsobených lýkožroutem smrkovým (Zahradník 2006).

### **3.1.4 Obranná opatření**

Základ ochrany spočívá v důsledném dodržování preventivních opatření. Důležité je včas, tedy před začátkem rojení v období přelomu dubna a května v závislosti na průběhu počasí, nadmořské výšce a expozici, odstranit z lesa veškeré dříví, které by pro lýkožrouta smrkového mohlo být atraktivní k založení nové generace. Především se z porostu musí odstranit vývraty, zlomy, polomy, vytěžené dříví na skládkách i v porostech. Nejdůležitějším aspektem ochrany lesa stále zůstává aktivní vyhledávání ohnisek žíru v porostech a jejich vyznačování, včasné zpracování a případná asanace veškerého napadeného dříví (Zahradník 2006), které není možné z provozních důvodů včas odvézt z lesa. Toto dříví

se také může využít jako lapák, ten se po napadení asanuje nebo se použije jako otrávený lapák. Kmen se ošetří vhodnými insekticidy, použije se feromonový odparník jako návnada nebo se umístí feromonové lapače s feromonovým odparníkem do ohnisek žíru. Vždy se používají pouze přípravky uvedené v Seznamu povolených přípravků na ochranu lesa či v Seznamu povolených přípravků na ochranu rostlin (Zahradník, Knížek 2007).

Dále se využívají netradiční metody. Například se usměřňuje nálet lýkožrouta smrkového na okraje smrkových porostů tak, že na 3-5 okrajových stromů se zavěsí jeden odparník. Tím se vytvoří umělé ohnisko žíru, které je nutné 15-21 dní po náletu pokácet a odvézt z lesa nebo asanovat (Zahradník, Knížek 2007).

## **3.2 Přirození nepřátelé lýkožrouta smrkového**

K přirozeným nepřítelům lýkožrouta smrkového patří dravci (predátoři), ti napadají hlavně larvy a kukly. Ničí je také cizopasníci (parazitoidi) vyvíjející se buď uvnitř těla larev, kukel či dospělých jedinců (endoparazitoidi), nebo i mimo tělo hostitele (ektoparazitoidi) (Skuhravý 2002; Wermelinger 2004).

### **3.2.1 Predátoři**

Mezi nejvýznamnější a zároveň nejznámější predátory lýkožrouta smrkového patří zástupci čeledi pestrokrovečnickovitých (Cleridae), především pestrokrovečník mravenčí, latinsky *Thanasimus formicarius* (obr. 1), a méně častý pestrokrovečník *Thanasimus femoralis* (= *Thanasimus rufipes*), (obr. 2), (Zahradník, Knížek 2007).

*T. formicarius* je 1 cm veliký, celý rumělkově červený, hlavu má černé barvy a krovky černé s bílými skvrnami. Délka jeho života se pohybuje v rozmezí od 4 do 10 měsíců, v té době aktivně vyhledává svou potravu, imaga kůrovců. Brzy na jaře začíná jeho letová aktivita, ta pokračuje až do konce léta bez většího přerušení. V období od dubna do června klade samice přímo do chodeb kůrovců v množství od 70 až do 300 vajíček (Jakuš, Blaženec 2015). Z nich se vylíhnou larvy červenožluté barvy, které zalézají do chodbiček lýkožrouta smrkového a živí se tam jeho larvami a kuklami (Skuhravý 2002). Za teplých dní se pestrokrovečník pohybuje po kmenech stromů a živí se dospělými kůrovci. Nespecializuje se pouze na lýkožrouta smrkového, ale loví na 20 druhů kůrovců na jehličnanech i listnáčích. Tento druh mívá jednu generaci do roka (Skuhravý 2002). Dceřiná generace trvá od začátku června do srpna (Jakuš, Blaženec 2015).



*T. femoralis* se od předchozího druhu liší černě zbarveným středoprsím. Bionomie je podobná jako u *T. formicarius*, letová aktivita a vývojový cyklus závisí na kořisti, kterou může být např. *I. typographus*. Silně reaguje hlavně na (S)-cis-verbenol, který ve spojení s ipsenolem a ipsdienolem zvyšuje aktivitu imag (Jakuš, Blaženec 2015).

Mezi další významnější druhy predátorů patří drabčik *Nudobius lentus* (Gravenhorst, 1806), dále zástupce čeledi Pythidae *Pytho depressus* (Linnaeus, 1767) a z dvoukřídlého hmyzu pak *Medetera signaticornis* (Loew, 1857) nebo *Lonchaea seitneri* (Hendel, 1928) (Zahradník, Knížek 2007).

### 3.2.2 Parazitoidi

Velmi početné parazitoidy představují především zástupci řádu Hymenoptera jako například lumčící (Braconidae) *Coeloides bostrichorum* (Giraud, 1872), *Doryctes obliteratus* (Nees, 1834), *Ichneutes reunitor* (Ness, 1816), dále pak chalcidky (Chalcidoidea) *Rhopalicus tutela* (Walker, 1836), případně lumci (Ichneumonidae) *Itopectis alternans* (Gravenhorst, 1829). Na lýkožroutech cizopasí také celá řada roztočů a hlístic (Skuhrový 2002; Zahradník, Knížek 2007).

Ačkoli existuje celá řada přirozených nepřátel lýkožroutů, nástup gradace nejsou parazitoidi ani predátoři schopni zlikvidovat. Někdy však mohou velmi podstatně snížit jeho populační hustotu, a to až o 90 i více procent (Skuhrový 2002).

### 3.2.3 Patogenní organismy

Vyšetření lýkožrouta smrkového v různých studiích ukázalo, že jej napadá řada patogenů. Ti se rozvíjejí zpravidla v dospělých jedincích a vyvolávají zkrácení jejich života a hynutí. U larev se nákaza ani mortalita neprojevuje (Mills 1994; Wegensteiner 2004).

- Viry

Virus pod označením ItEPV (Entomopoxvirus) vyskytující se na rodu *Ips* se vyznačuje hlavně napadením stěn střeva dospělých imag. Tam způsobuje proteinové inkluze, jiné orgány dále nenapadá (Weiser, Wegensteiner 1994; Wegensteiner, Weiser 1995; Weiser et al. 2000; Kenis et al. 2004; Burjanadze, Goginashvili 2009; Yaman, Baki 2011). Virové částice postupně vyplní střevo a z těla jedince se dostanou s výkaly (Wegensteiner 2004). Jejich vlivem může dojít až k protržení stěn střeva s následným úmrtím hostitele (Lukášová, Holuša 2012). Během úživného žíru se mohou nakazit další jedinci přenosem patogenu z trusu (Pultar, Weiser 2004).

- Prvoci

V první řadě sem patří hromadinky a měňavky (Weiser 1966), avšak jejich využití v biologickém boji je zanedbatelné. Některé druhy se projevují spíše jako organismy komenzální, těmi jsou např. gregariny. Také se sem zařadí neogregariny. Ty napadají tukové těleso a velmi špatně se šíří (Lukášová, Holuša 2012).

Měňavky (Rhizopoda) rodu *Malamoeba*, druh *Malamoeba scolyti* (Purrini, 1980) (Rhizopoda, Amoebidae) se nacházejí ve střevech hmyzu, a tam utvářejí velké cysty vejčitého tvaru. Z těla hostitele se dostávají společně s trusem (Weiser 2002). Jejich výskyt byl již potvrzen u druhu *I. typographus* (Linnaeus, 1758) (Wegensteiner et al. 1996; Händel et al. 2001) a *I. acumunatis* (Gyllenhal, 1827) (Zitterer 2002).

Hromadinky (Apicomplexa) jsou bezobratlí paraziti. Dělí se do tří skupin: Archigregarinida, Eugregarinida a Neogregarinida (Théodoridés 1984). V dnešní době je již popsáno více než 1 700 druhů gregarin ze zhruba 3 200 druhů, na kterých parazitují (Clopton 2000). *Gregarina typographi* (Fuchs, 1915) patřící mezi eugregariny byla nalezena ve střevech jedinců řazených do podčeledi Scolytinae (Yaman 2007; Holuša et al. 2009; Takov et al. 2010). Gregariny mají přímý vývojový cyklus, pro svůj vývoj nepotřebují žádného mezihostitele (Clopton, Gold 1996). Lýkožrouti se mohou nakazit spolknutím oocyst v infikovaném trusu, ze zbytků těl mrtvých jedinců a případně kanibalismem při utváření požerku nebo při poslední fázi vývoje, kterým je zralostní žír. Po pozření oocyst se spustí excystace ve střevním epitelu, odpoutaní sporozoiti v trávicí soustavě prochází vnitrobuněčným vývojem mezi mikrovily střev (Tronchin, Schrével 1977) a vyvíjí se do tzv. trofozoitů. Ve fázi pohlavní se vždy do dvojic spojí trofozoiti jako haploidní gamonti, nazývá se to syzygie. Následně vzniká reproduktivní gametocysta, která se z těla hostitele dostane společně s trusem. Poté ve vnějším prostředí gametocysty po uzrání praskají a životní cyklus se opakuje (Clopton, Gold 1996; Omoto et al. 2004; Toso, Omoto 2007). Pokud by se ve střevě jedince nacházelo příliš mnoho trofozoitů, mohlo by dojít k jeho ucpaní (Ceryngier, Hodek 1996).

Další neogregarinou je *Mattesia schwenkei* (Purrini, 1977), která byla v České republice poprvé objevena u jedinců odchycených na Šumavě a v roce 2009 i u druhu *I. amitinus* (Lukášová, Holuša 2012). Tato nákaza se projevuje v těle hostitele napadením tukového tělesa a následně jej zaplní člunkovitými spory. S největší pravděpodobností takto nakažení jedinci umírají na stromech pod kůrou. Tam se pak uvolňují spory nákazy, která je zabíjí, a šíří se tak dál (Weiser 2002).

- Houby

Houbová onemocnění představují sekundární faktor a objevují se až po úhynu jedince. Mezi hlavní houbové patogeny patří *Beauveria bassiana* (Balsamo.-Criv.) Vuillemin a *Beauveria brongniartii* (Saccardo) Petch. Ta se projevuje na těle hostitele tak, že ho pokryje hustým povlakem mycelií bílé barvy a konidii. *Beauveria bassiana* je mnohem častější, tento patogen byl nalezen na více než 100 druzích hmyzu (Hajek, St. Leger 1994). Také je možným nástrojem použitelným v biologické kontrole proti mnoha škůdcům, kdy nahrazuje chemické pesticidy (Roberts, Hajek 1992). U nás již došlo k registraci přípravku na bázi této houby, jedná se o biopreparát Boverol. Ten se nejčastěji aplikuje ve formě roztoku na napadené stromy či na lapáky. Proti *I. typographus* se využívá především v Německu, Rakousku a Švýcarsku (Lukášová, Holuša 2012). Kůrovce chycené do feromonových lapačů na Šumavě nejčastěji napadla entomogenní houba *Verticillium lecanii* ((Zimm.) Viégas 1939), ale jedince na stromech spíše nákaza *B. bassiana* (Landa et al. 2001). Výsledky studií ukazují, že v porovnání s dalšími entomopatogenními houbami vykazuje *B. bassiana* po aplikaci na jedince *I. typographus* vyšší virulenci, ale i schopnost samošíření v populaci (Landa et al. 2007). Další entomopatogenní houbou je méně se vyskytující *Metschnikowia typographi* (Ascomycota: Metschnikowiaceae), kvasinka škodící v hemolymfě a střevech kůrovce (Weiser et al. 2003; Unal et al. 2009).

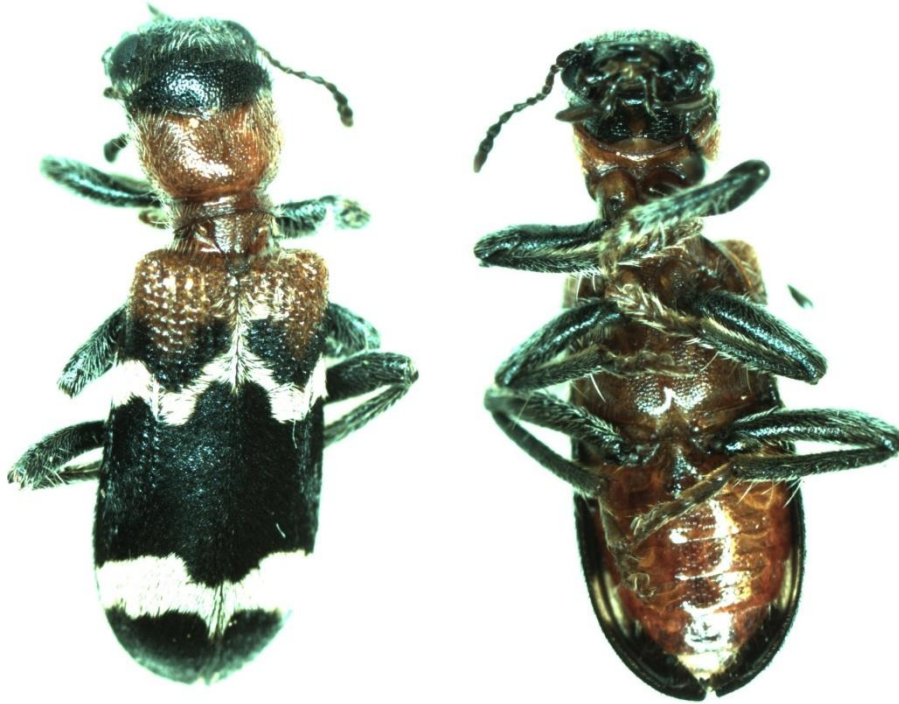
- Mikrosporidie (Zygomycetes: Microsporidia)

Dříve byla tato skupina parazitů klasifikována jako prvoci, nyní se řadí k primitivním houbám (Corradi, Keeling 2009; Redhead et al. 2009). Bylo popsáno celkem 1 300 druhů zařazených do bezmála 160 rodů. K nákaze jedince dochází požitím infikované potravy (Holuša, Weiser 2005). Pokud se jedná o velmi silné napadení mikrosporidii, může zasáhnout i vaječníky a nákaza se přenáší na další generace (Weiser et al. 2000; Phelps, Goodwin 2008). Životní cyklus mikrosporidie je uniformní (Cali, Takvorian 1999). Klíčící spora svůj obsah vstříkne ve formě malé buňky (sporoplasmy) do cytoplasmu buňky hostitele. Sporoplasma uvnitř hostitele roste a dělí se, až postupně vyplní jeho cytoplasmu. Neznámé stále zůstává, jak je poté aktivována syntéza bílkovin, která utváří stěny spory, ale i buněčnou stěnu s obsahem chitinu a specifické proteiny mikrosporidií (Bohne et. al. 2000; Peuvrel-Fanget et al.2006), které jsou postupně ukládány na plazmatické membráně stadia sporontů. Sporonti se mohou ještě na chvíli rozdělit, avšak nakonec utvoří všechny sporontní buňky komplexní složení spory včetně vystřelovacího aparátu (Vávra, Larsson 1999). Spora je jediná fáze, jež se objevuje volně. Je to stádium vývoje mikrosporidie, ve kterém dochází k šíření patogenu (Lukášová, Holuša 2012).

U kůrovců je známo několik druhů mikrosporidií, které infikují střevní epitel středního střeva, pak se dostávají do vaječníků a jsou předávány larvám (Weiser 2002; Wegensteiner 2004). U larev se však onemocnění ani mortalita nijak neprojevuje (Weiser 2002). Mikrosporidie *Nosema typographi* (Weiser, 1955) má dvoujaderné spory, které z těla hostitele odchází s trusem. Nákaza napadá tukovou tkáň, ovária a Malphigické trubice. V populaci *I. typographus* je promoření velmi nízké, pohybuje se okolo 2 % (Wegensteiner, Weiser 1996). Nejběžnějším druhem mikrosporidie vyskytující se u *I. typographus* je *Chytridiopsis typographi* (Weiser, 1970). Ta se vyznačuje především tvorbou silnostěnných a velmi odolných cyst se 16-32 kulovitými spory (Wegensteiner 2004; Takov et al. 2010; Wegensteiner et al. 2010). Hladina infekce tohoto patogenu se pohybuje řádově v desítkách procent (Wegensteiner 2004; Holuša et al. 2009; Wegensteiner et al. 2010).

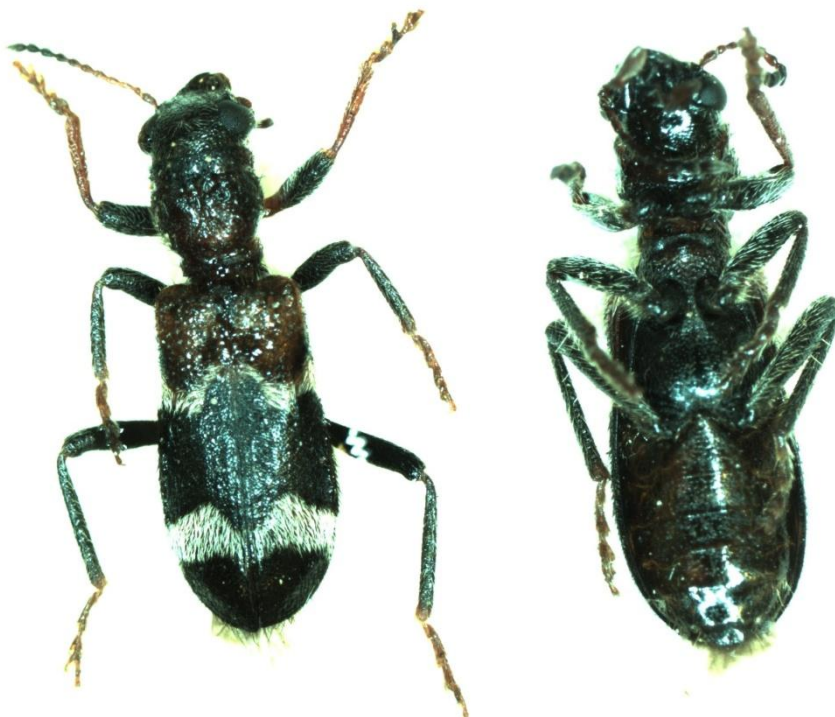
- Hlístice

Hlístice (Nematoda: Heterorhabditidae, Mermithidae, Steinernematidae) se řadí mezi endoparazity (Gaugler, Kaya 1990; Gaugler 2002). Nespádají mezi běžné patogeny kůrovců, ale úspěšně je mohou infikovat (Poinar, Deschamps 1981). Ve střevech kůrovců je pravděpodobnost výskytu hlístice okolo 50 % (Burjanadze, Goginashvili 2009; Kereselidze et al. 2010). Některé studie uvádějí, že parazitické hlístice svého hostitele zabíjejí a snižují jejich délku života a fertilitu (Lieutier 1980; Kaya 1984). Avšak na letovou aktivitu *I. typographus* nebyl prokázán žádný škodlivý vliv (Forsse 1987). Do těla hostitele se dostanou tělními otvory, poté s pomocí symbiózních bakterií rodů *Xenorhabdus* a *Photorhabdus* (Forst et al. 1997) vypouští škodlivé endotoxiny, které jej zabijí. Živnou půdu pro další vývoj hlístice představuje tělo hostitele společně s bakteriemi. Po dvou až třech týdnech opustí tělo hostitele desítky až stovky tisíc jedinců a hledají nové hostitele ke kolonizaci (Croll 1970).



Obr. 1: *Thanasimus formicarius*

Foto: Michaela Šídová



Obr. 2: *Thanasimus femoralis*

Foto: Michaela Šídová

## 4 METODIKA

Feromonové lapače jsem umístila celkem na tři stanoviště na jedné lokalitě. Na každé stanoviště byl vyvěšen jeden lapač s feromonovým odparníkem pro odchyt lýkožrouta smrkového (Pheroprax A; BASF AG, D-67056 Ludwigshafen, SRN) a jeden lapač s feromonovým odparníkem Thanasiwit (WITASEK PflanzenSchutzGmbH, Rakousko), který je určen pro odchyt pestrokrovečníků rodu *Thanasimus* (obr. 4). Pro umístění těchto dvojic lapačů jsem vybrala lokalitu nacházející se ve Středočeském kraji, v okrese Příbram, nedaleko obce Krásná Hora nad Vltavou. Všechny lokality se nacházejí nedaleko vesnice Krašovice (GPS souřadnice 49°35'13.229"N, 14°17'14.037"E').

Porost s umístěnými lapači svým druhovým zastoupením dřevin náleží do lesa smíšeného. Nachází se zde různé druhy jehličnanů, z nichž nejvýznamnějšími jsou smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst.), borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.), modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.), i listnáčů, především buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), dub zimní (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), dub letní (*Quercus robur* L.) a další. Z hlediska hospodaření v lesích jde o hospodářský les. Jedná se o přírodní lesní oblast číslo 10 – Středočeská pahorkatina. Lokality s provedenými odchty se nacházejí ve výšce 528 m n. m.



Obr. 3: Přibližné zakreslení lokalit s umístěnými lapači

Foto: google.com/maps

Přibližné rozmístění jednotlivých stanovišť s lapači instalovanými v porostu je definováno pomocí GPS souřadnic níže.

GPS souřadnice jednotlivých stanovišť (obr. 3):

1. stanoviště: 49°58'47.79"N, 14°28'58.57"E'
2. stanoviště: 49°58'54.16"N, 14°28'67.67"E'
3. stanoviště: 49°58'34.35"N, 14°28'87.34"E'

Instalaci lapačů typu Theyson jsem provedla dne 22. března 2015. Na konstrukci zhotovenou z latí spojených hřebíky jsem pomocí drátku přichytila lapač. Poté jsem zkontrolovala truhlík, zdali se v něm nenachází nějaké nečistoty, a vyvěsila první sadu feromonových odparníků. Na *I. typographus* jsem použila pomocný prostředek na ochranu rostlin, feromonovou návnadu lákající tento druh, kde účinnou látku tvoří směs druhových specifických feromonů atraktivních pro lýkožrouta smrkového. Tím je Ipsdienol 3,56 g/kg (tj. 4-(R,S)-2-methyl-6-methylene-2,7-octadiene-4ol) a S-cis-verbenol 35,59g/kg (tj. (1S, 4S)-2-pinen-4-ol(-)-cis-verbenol). Na pestrokrovečníky rodu *Thanasimus* jsem použila feromonovou návnadu s názvem Thanasiwit (WitasekPflanzenschutzGmbH, Rakousko) (obr. 4).

Lapače jsem rozmístila v porostech 14 dní před předpokládaným rojením kůrovců a feromonové návnady těsně před rojením s tím (konec března), že jejich účinnost trvá 8 až 10 týdnů. Lapače byly umístěny hlavně v blízkosti osluněných porostních stěn nebo v ohniscích žíru. Minimální vzdálenost činila 15-20 metrů od nejbližšího jehličnatého stromu staršího 40 let a vzdálenost od porostní stěny neměřila více než 25 metrů. Jednotlivé lapače byly od sebe vzdáleny přibližně 20 metrů a instalovány nárazovou plochou do výšky 150 cm (obr. 5), aby zajistily účinnost odchytu. V jeho průběhu žádný lapač nezakrývala buřeň.

Každý následující víkend od instalace jsem lapače kontrolovala, případně jsem vybírala odchycené dospělce a vkládala je do lahviček. Následně jsem jednotlivé lahvičky se vzorky označila lepicím štítkem s číslem lapače a datem sběru a umístila je do mrazničky při teplotě -10 °C.

Po 10 týdnech od vyvěšení první sady feromonových odparníků jsem vyvěsila druhou sadu, a to 31. května 2015.



Obr. 4: Použité feromonové odparníky

Foto: Michaela Šídová

Laboratorní práce jsem prováděla s pomocí binokulární lupy Arsenal při zvětšení 20x. Jednotlivé odběry z každého lapače jsem rozdělila a postupně vypitvala. Postupovala jsem následovně. Odběr z jednoho lapače a jedné lokality jsem ze zkumavky umístila do Petriho misky. Dospělce jsem položila na laboratorní sklíčko a otočila jsem jej tak, aby krovky směřovaly nahoru. Ostrou pinzetou jsem krovky rozevřela, jedince rozpárala a vyňala jeho vnitřní orgány. Střevo jsem natáhla, vložila jsem na ně krycí sklíčko a následně umístila do tácu se vzorky. Po provedení pitvy u celkem 20 jedinců jsem následně připočítala všechny jedince, kteří se zachytili do feromonového lapače v daném termínu a na daném lapači, jak bylo popsáno na lahvičce vzorku. Všechny údaje o počtu jedinců v lapači, místě sběru a termínu, případně i jiných druhů chycených dospělců se zaznamenávaly do připravených formulářů. Z formuláře byla data přepsána do tabulkového softwaru Microsoft Excel 2010.

Poté proběhla kontrola střeva a dalších vnitřních orgánů pod mikroskopem Nikon Eclipse Ci-S s kamerou při přiblížení (40-1000x), aby se zjistilo, zda byl daný jedinec nakažen patogeny, či nikoliv.

Statistické zpracování (testy normality, korelace, neparametrické testy) a grafické výstupy byly provedeny v programu STATISTICA 10.





Obr. 5: Lapač umístěný na jedné z lokalit

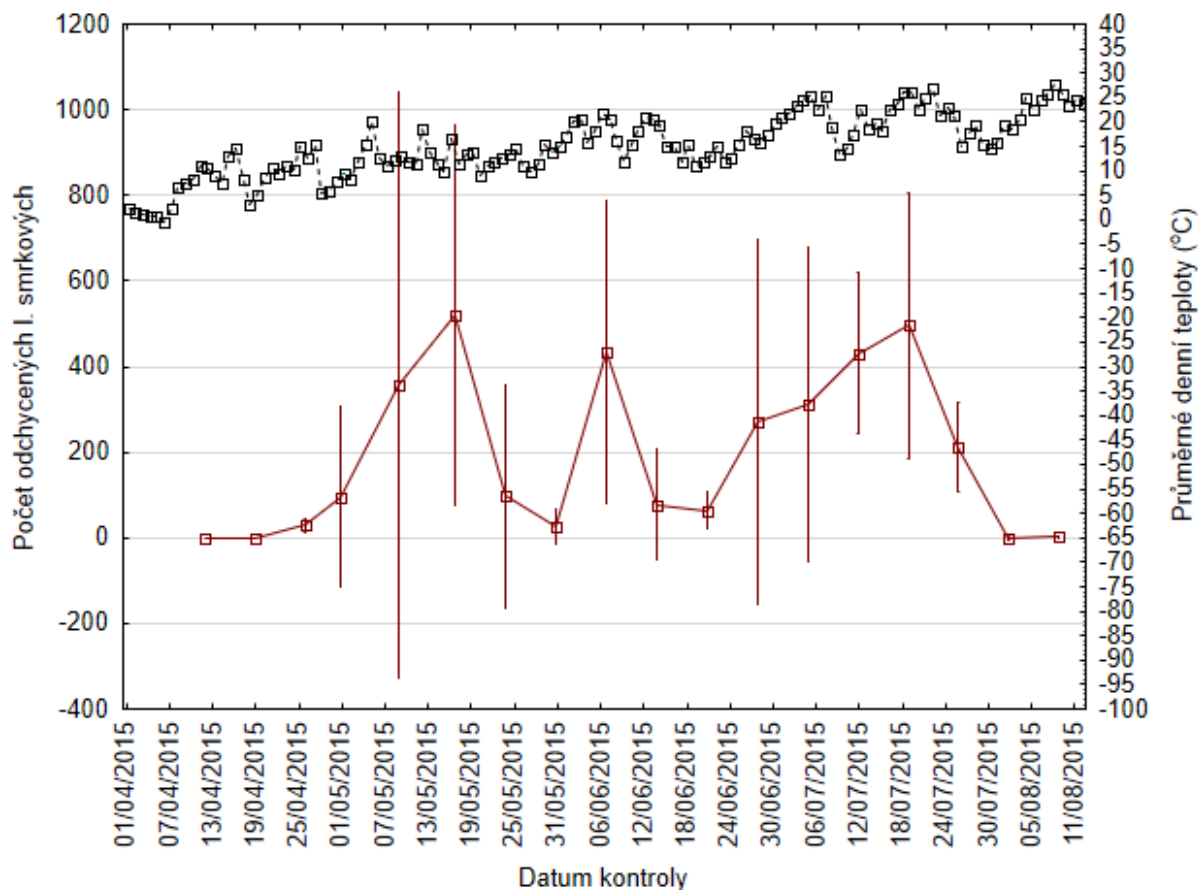
Foto: Michaela Šídová

## 5 VÝSLEDKY

### 5.1 Letová aktivita

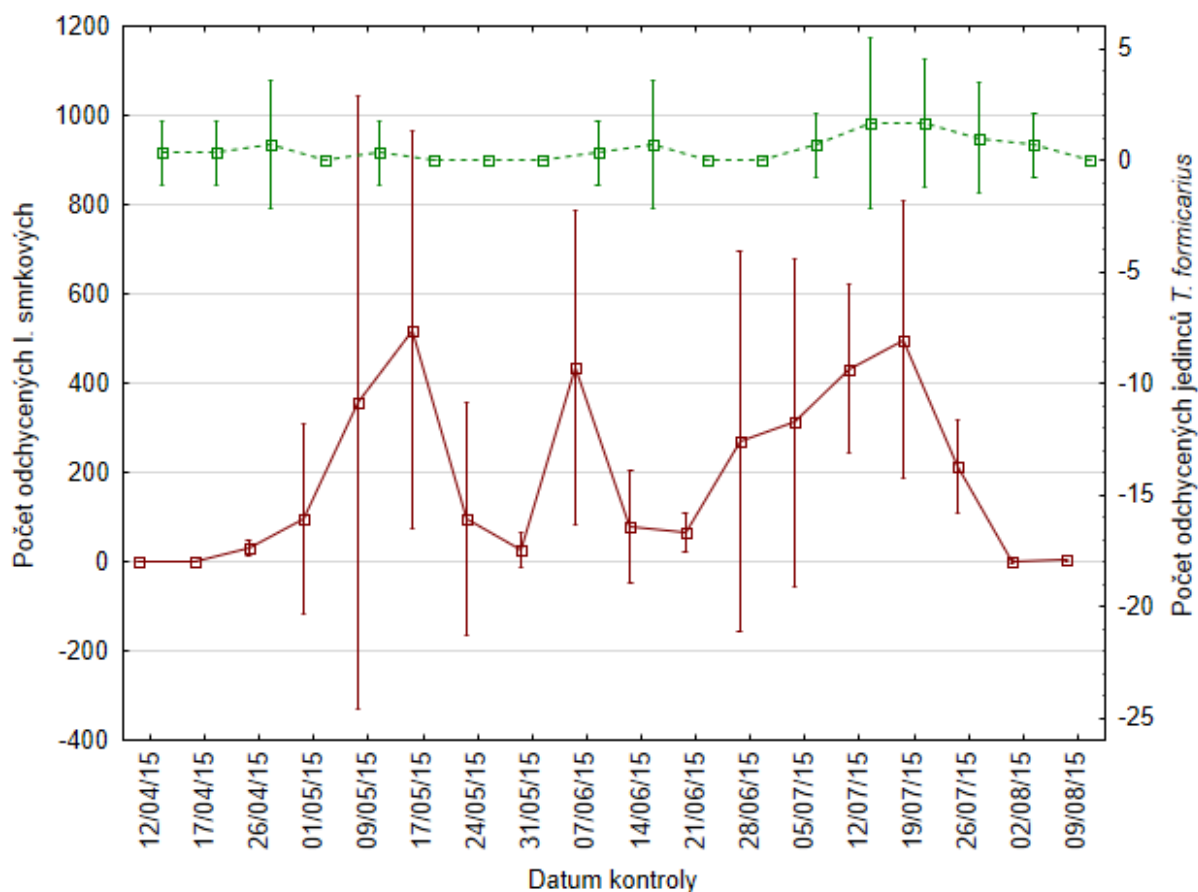
Za sledované období se do lapačů typu Theyson s feromonovým odparníkem Pheroprax chytilo 10 291 jedinců lýkožrouta smrkového. Do série lapačů s feromonovým odparníkem s názvem Thanasiwit bylo odchyceno celkem 32 pestrokrovečníků, z toho 25 jedinců *Thanasimus formicarius* a 7 od druhu *Thanasimus femoralis*. Poměr pohlaví u lapených *T. formicarius* představoval 16 samic a 9 samců, u jedinců *T. femoralis* 5 samic a 2 samci. Rozdíl mezi odchyty samců a samic však není statisticky signifikantní pro *T. formicarius* (Shapiro-Wilk  $W=0,84$ ,  $p<0,005$ , Wilcoxonův párový test:  $Z=1,54$ ;  $p > 0,05$ ), ani pro *T. femoralis* (Shapiro-Wilk  $W=0,44787$ ,  $p<0,00005$ , Wilcoxonův párový test:  $Z=1,60$ ;  $p > 0,05$ ).

Graf 1: Srovnání letové aktivity *I. typographus* (červeně) a průměrných denních teplot (černě) na studované lokalitě Krašovice v roce 2015. Svorku tvoří průměr $\pm$ 0,95 interval spolehlivosti.



Letová aktivita *I. typographus* měla celkem dvě generace, mezi nimi se objevila jedna sesterská. První generace vylétla 26. 4. 2015, kdy průměrná denní teplota přesáhla 12,7 °C, a skončila 24. 5. 2015 s průměrnou denní teplotou 13,3 °C. Vrchol této generace nastal 17. 5. 2015 s 11,6 °C průměrné denní teploty. Poté následovala sesterská generace, ta trvala od 31. 5. 2015 při 15,2 °C do 14. 6. 2015, kdy průměrné denní teploty dosáhly 19,3 °C. V tomto období se nejvíce jedinců zachytilo 7. 6. 2015, průměrná denní teplota činila 20,7 °C. Druhá generace vylétla 21. 6. 2015 při průměrných teplotách 13,1 °C, vrchol nastal 19. 7. 2015 s teplotou 26,1 °C a konec letové aktivity byl zaznamenán 26. 7. 2015 s průměrnou denní teplotou 15,3 °C. (graf 1)

Graf 2: Srovnání letové aktivity *I. typographus* (červeně) a *T. formicarius* (zeleně) na studované lokalitě Krašovice v roce 2015. Svorku tvoří průměr±0,95 interval spolehlivosti.



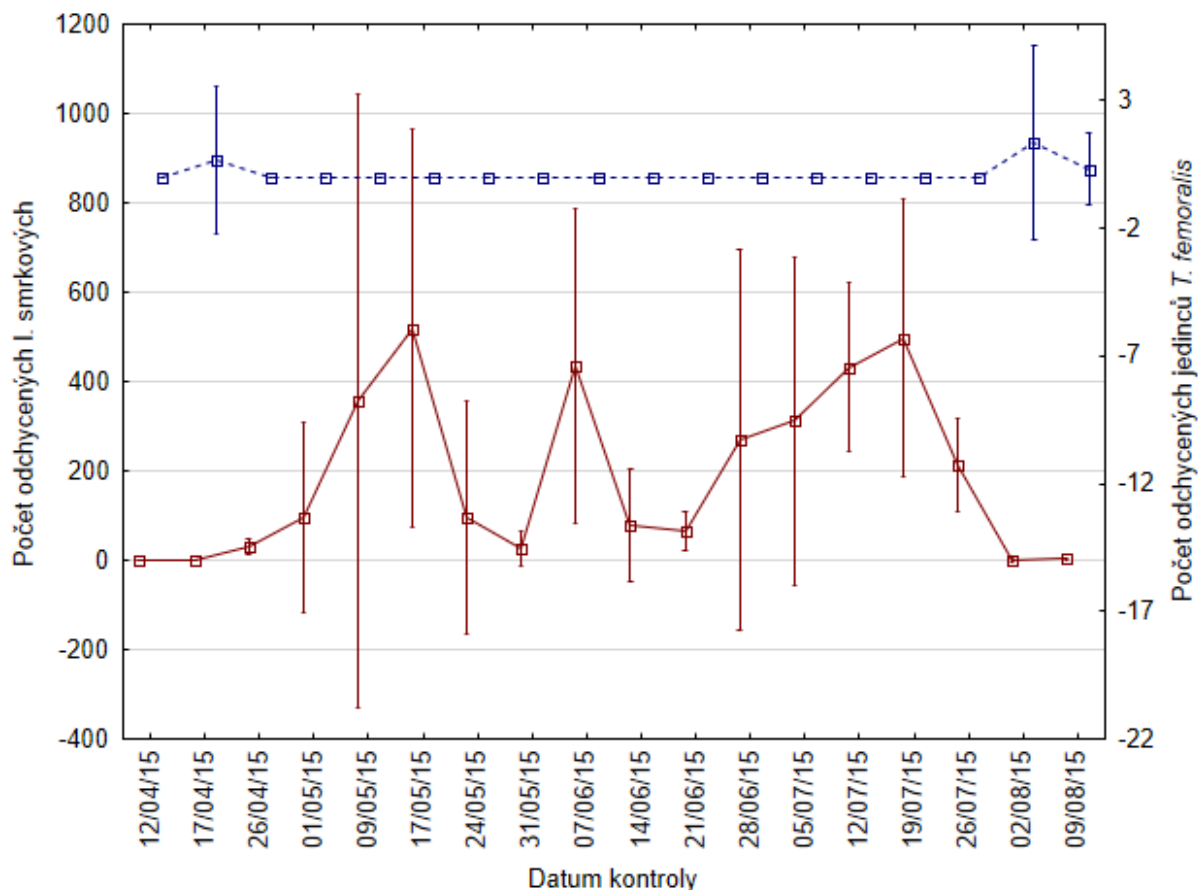
U *T. formicarius* byly zaznamenány dva vrcholy letové aktivity. První generace vylétla 12. 4. 2015 s průměrnou denní teplotou převyšující 10,5 °C a skončila až 9. 5. 2015 s denní teplotou pohybující se okolo 13,0 °C. Vrchol letové aktivity byl zaznamenán 26. 4. 2015 s průměrnou denní teplotou 12,7 °C. Dceřiná generace trvala od 7. 6. 2015

při průměrné denní teplotě 20,7 °C a trvala do 2. 8. 2015, kdy bylo naměřeno průměrně 18,6 °C. Vrchol této generace nastal 19. 7. 2015, kdy průměrná denní teplota dosahovala hodnoty 26,1 °C. (graf 2)

Dvě generace se vyskytly také u *T. femoralis*. U první generace byl zachycen pravděpodobný konec letové aktivity, kdy byly zaznamenány odchvy dne 17. 4. 2015 s průměrnou denní teplotou dosahující hodnot 8,2 °C. Druhá generace začala 2. 8. 2015 s teplotou 18,6 °C a skončila 9. 8. 2015 s průměrnou denní teplotou 25,8 °C. (graf 3)

Velikost odchytu 1. smrkového a obou druhů pestrokrovečníků spolu vzájemně nekorelují (*I. typographus*:*T. formicarius*;  $y = 0,3056 + 0,0008*x$ ;  $r = 0,2160$ ;  $p > 0,05$ ;  $r^2 = 0,0466$  a *I. typographus*:*T. femoralis*;  $y = 0,2404 - 0,0006*x$ ;  $r = -0,2340$ ;  $p > 0,05$ ;  $r^2 = 0,0548$ ).

Graf 3: Srovnání letové aktivity *I. typographus* (červeně) a *T. femoralis* (modře) na studované lokalitě Krašovice v roce 2015. Svorku tvoří průměr±0,95 interval spolehlivosti.



V rámci výzkumu se více necílových druhů zachytilo do lapače, kam byl vyvěšen odparník Pheroprax (tabulka 1). Nejvyššího odchyty se za sledované období dosáhlo u lýkožrouta lesklého *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761) v celkovém počtu 1551 jedinců a dále se zachytilo 37 jedinců čeledi Elateridae. Největšího odchyty necílových druhů s odparníkem Thanasiwit bylo čeledi Elateridae v počtu 14 jedinců a 18 imag *I. typographus*. Ostatní skupiny bezobratlých se zachytily spíše ojediněle. (tabulka 1)

Tabulka 1: Skupiny hmyzu chycené do lapačů rozdělené podle umístění lapače v porostu a použitého odparníku na lokalitě Krašovice v roce 2015

Lapač	Odparník	Skupiny hmyzu chycené do lapačů												
		Coleoptera										Hymenoptera		
		<i>Ips typographus</i>	<i>Thanasimus formicarius</i>	<i>Thanasimus femoralis</i>	<i>Pityogenes chalcographus</i>	Elateridae	Scarabaeidae	Staphylinidae	<i>Tetropium</i> sp.	Cerambycidae	Coccinellidae	<i>Cephalcia</i> sp.	<i>Formica</i> sp.	Hymenoptera
1I	Pheroprax	4223	-	-	299	4	-	2	-	-	-	1	-	1
2I		3790	1	-	609	26	1	-	-	1	-	1	1	-
3I		2278	1	1	643	7	-	1	-	-	-	1	-	-
Celkem		10291	2	1	1551	37	1	3	0	1	0	3	1	1
1T	Thanasiwit	7	16	1	-	1	-	-	3	-	1	-	1	-
2T		6	5	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
3T		5	4	3	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-
Celkem		18	25	7	0	14	0	0	3	0	1	0	1	0

## 5.2 Patogenní organismy

Druhové spektrum patogenů je větší u lýkožrouta smrkového než u jeho predátorů. Celkem bylo vypitváno 7 jedinců *T. femoralis* bez zjevné nákazy patogeny a 26 dospělců *T. formicarius*, u nichž byla potvrzena infekce hlístovkami v hemolymfě u  $2,78 \pm 11,45$  % (tabulka 2)

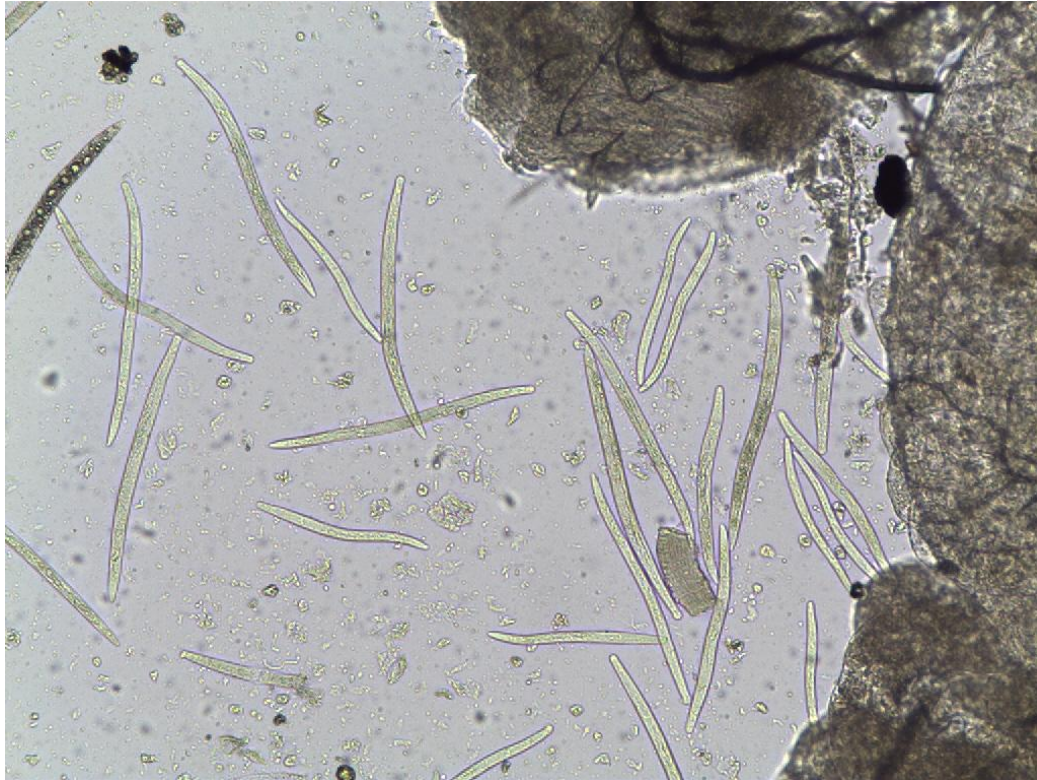
Tabulka 2: Přehled průměrných infekčních hladin patogenů u druhu *Thanasimus formicarius* v jednotlivých lapačích na lokalitě Krašovice v roce 2015

Lapač	Odparník	Patogeny					
		Hlístovky střevní	Hlístovky hemocoel	Vajíčka hlístovek	<i>Contortylechus</i> sp.	<i>Chytridiopsis typographi</i>	<i>Mattesia schwenkei</i>
1I	Pheroprax	-	-	-	-	-	-
2I		-	-	-	-	-	-
3I		-	-	-	-	-	-
1T	Thanasiwit	-	3,125	-	-	-	-
2T		-	-	-	-	-	-
3T		-	-	-	-	-	-

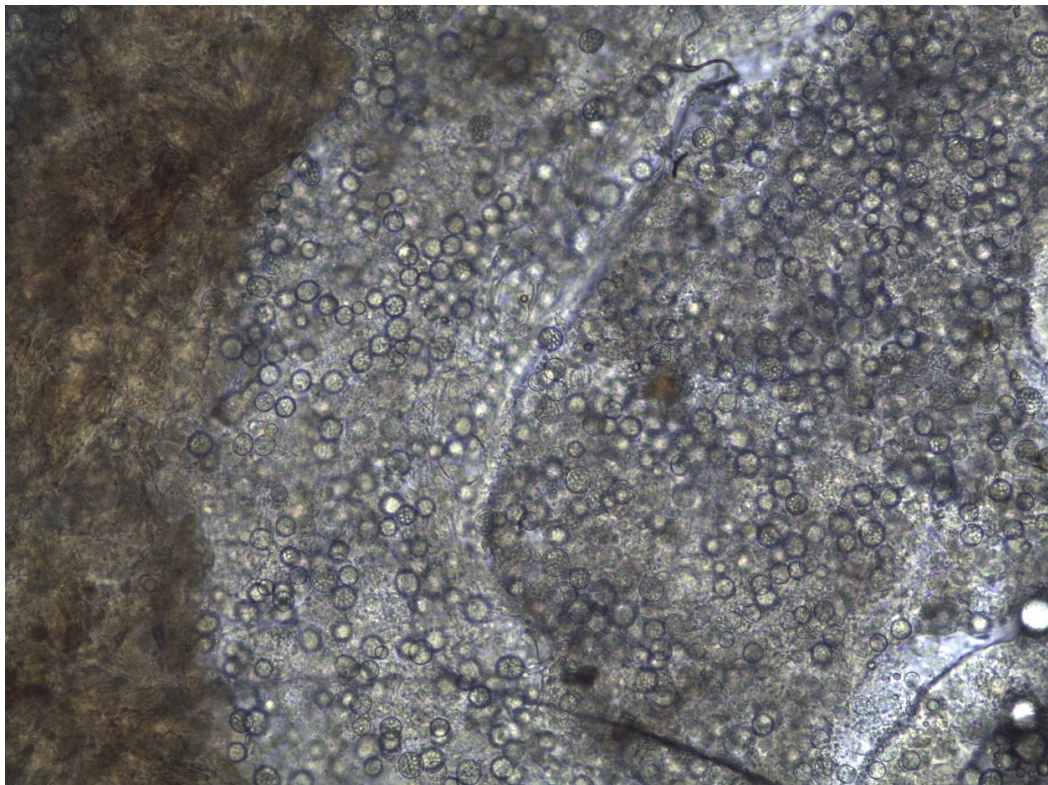
Naopak z odchytlů *I. typographus* bylo analyzováno celkem 864 dospělců a zjištěny 2 patogeny: mikrosporidie *Chytridiopsis typographi* ( $3,99 \pm 13,99$  %) ve střevě (obr. 7), neogregarina *Mattesia schwenkei* ( $0,09 \pm 0,66$  %) v tukovém tělese (obr. 8) a přítomnost střevních ( $9,70 \pm 15,50$  %) i mimostřevních hlístovek ( $11,38 \pm 15,36$  %) (obr. 6), včetně samic rodu *Contortylenchus* ( $0,28 \pm 1,12$  %). (tabulka 3)

Tabulka 3: Přehled průměrných infekčních hladin patogenů u druhu *Ips typographus* v jednotlivých lapačích na lokalitě Krašovice v roce 2015

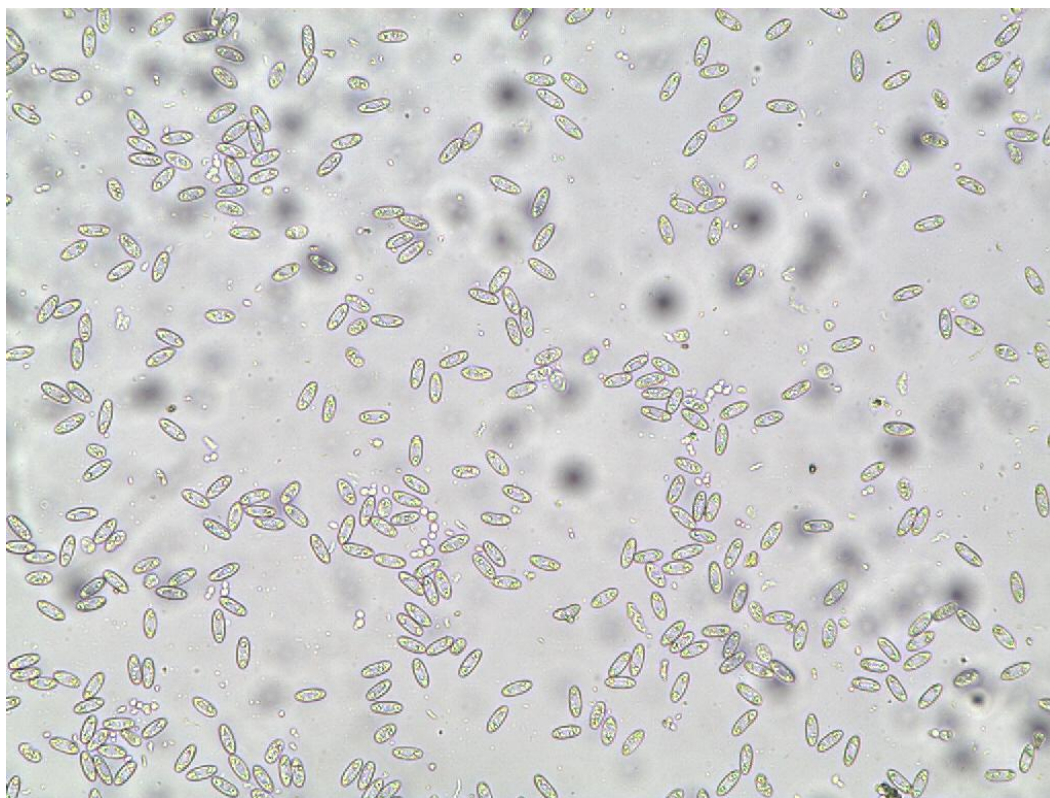
Lapač	Odparník	Patogeny					
		Hlístovky střevní	Hlístovky hemocoel	Vajíčka hlístovek	<i>Contortylechus</i> sp.	<i>Chytridiopsis typographi</i>	<i>Mattesia schwenkei</i>
1I	Pheroprax	0,565	0,585	0,097	0,016	0,048	-
2I		0,333	0,577	0,089	0,018	0,179	-
3I		0,398	0,537	0,068	0,017	0,147	0,017
1T	Thanasiwit	-	-	-	-	-	-
2T		6,250	-	-	-	-	-
3T		20,000	20,000	-	-	20,000	-



Obr.6: Hlístice v hemolymfě *Ips typographus*, zvětšení 100x  
Foto: Michaela Šídová



Obr.7: Nákaza *Chytridiopsis typographi* ve stěvě *Ips typographus*, zvětšení 200x  
Foto: Michaela Šídová

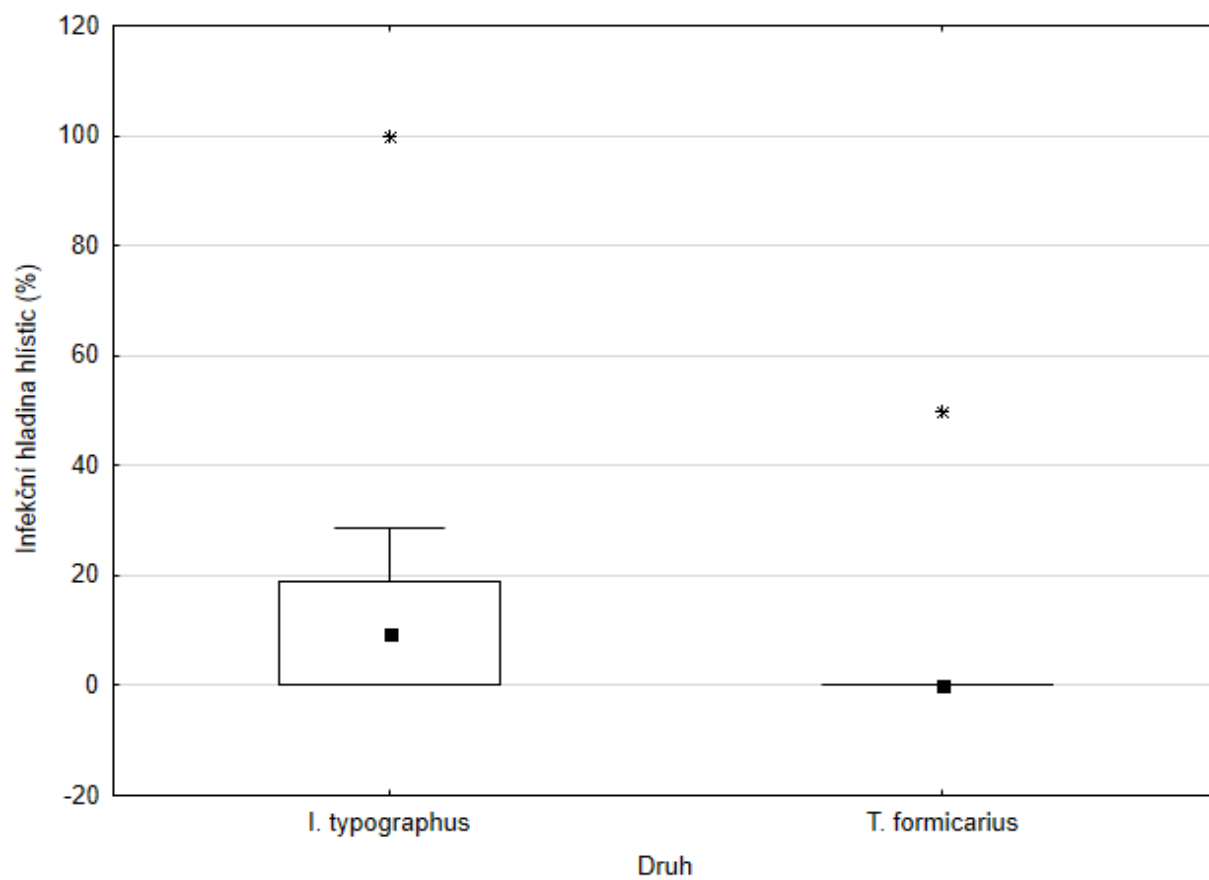


Obr.8: Neogregarina *Mattesia schwenkei* nalezená u *Ips typographus*, zvětšení 200x  
Foto: Michaela Šídová

Infekce mimostřevními hlístovkami byla statisticky signifikantně vyšší u *I. typographus* než u *T. formicarius* (Shapiro-Wilk test normality:  $W=0,61$ ;  $p<0,05$ ; Kruskal Wallis test:  $H(1;69)=14,85$ ;  $p<0,0001$ ). (graf 4)



Graf 4: Srovnání infekční hladiny mimostřevních hlístovek na lokalitě Krašovice v roce 2015. Boxplot tvoří medián  $\pm$  25-75 % kvantil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot a hvězdička extrémní hodnoty.



## 6 DISKUSE

První údaje o přirozených nepřítelích lýkožrouta smrkového na území České republiky pocházejí z období velké kůrovcové kalamity na Šumavě. Tehdy byly zjištěny ve velkém množství chalcidky *Roptrocerus xylophagorum* (Ratzeburg, 1844), dva druhy pestrokrovečníků *T. formicarius*, *T. femoralis* a dva druhy drabčků. V posledních letech bylo na Šumavě zjištěno 11 druhů drabčků živících se na různých vývojových stádiích lýkožrouta smrkového (Boháč 2001). Všechny skupiny predátorů i parazitoidů zpracoval ve své publikaci Pfeffer, ten uvádí celkem 59 predátorů a 19 parazitoidů (Pfeffer 1954, 1955).

Mnoho z těchto predátorů je přitahují feromony, které vydává kořist smíchanou s těkavými látkami stromů (Erbilgin, Raffa 2001). Rod *Thanasimus* svými čichovými receptory umístěnými na tykadlech silně reaguje na látku ipsenol a ipsdienol, méně pak na agregační feromony a vůbec nereaguje na 2-methyl-3-buten-2-ol (Jakuš, Blaženek 2015).

V rámci výzkumu se testoval nový speciálně vyvinutý feromonový odparník Thanasiwit, který je určený na lákání pestrokrovečníků do porostů se zvýšenou koncentrací kůrovce, aby ho zde přirozeně likvidoval, pomáhal zabránit dalšímu napadávání zdravých stromů kůrovci a také napomáhal snížit velikost příští generace vyvíjející se ve dřevě. Výrobce doporučuje instalovat tento odparník do speciálních pastí s názvem Thanasiwit Protect, avšak v tomto konkrétním případě byl použit lapač typu Theyson. Odchyty do lapačů s feromonovým odparníkem Thanasiwit tak zřejmě i z tohoto důvodu nebyly příliš vysoké. Celkem za celé sledované období, tedy od března do srpna, se do pastí zachytilo jen 32 jedinců rodu *Thanasimus*. Z tohoto počtu bylo 25 jedinců druhu *T. formicarius* a 7 dospělců *T. femoralis*. Otázkou zůstává, jak velký vliv na odchyty má tvar pasti. Jelikož nebyly použity typy lapačů doporučených přímo výrobcem, nabízí se vysvětlení, že námi zvolený tvar pasti pestrokrovečníkům nevyhovuje a zřejmě proto byly zaznamenány jen takto nízké odchyty. Lapače typu Theyson však musely být použity, abychom mohli dospělé odchyty a následně vypitvat, nabízené pasti totiž neslouží jako odchytové ale pouze jako sběrné zařízení lákající pestrokrovečníky na jedno místo.

Z odchyty vyplývá, že druh *T. formicarius* více kopíruje jednotlivé generace *I. typographus* na rozdíl od *T. femoralis*. Z toho je možné vyvodit, že *T. formicarius* se pravděpodobně živil na *I. typographus* a druh *T. femoralis* se nejspíš živil na kůrovcích s dřívější letovou aktivitou, než má *I. typographus*. Experimentální studie s *T. formicarius* ukázaly, že dokáže snížit populaci *Tomicus piniperda* o 81 % (Schroeder 1997) a velikost potomstva *I. typographus* až o 18 % (Mills 1985). Další studie o tomto druhu pocházející

z Německa tvrdí, že napadá na 20 druhů kůrovců z těchto rodů *Ips*, *Pityogenes*, *Tomicus*, *Polygraphus*, *Hylesinus*, *Hylastes*, *Scolytus* a *Dendroctonus* (Gauss 1954).

Biologický boj s lýkožrouty za využití přirozených nepřátel zatím není možný. Existuje jen velmi málo druhů, které by mohly být k tomuto boji použity. Je tomu jednak proto, že vývoj lýkožrouta probíhá pod kůrou, a tam by aplikace predátora byla složitá, a jednak kvůli potřebě značného množství imag predátora či vysoké koncentrace patogenů, aby měl tento boj smysl a znatelný účinek na populaci lýkožroutů. Už jen samotné namnožení by si vyžádalo vysoké náklady. Podobná situace nastává i za předpokladu využití pestrokrovečníka rodu *Thanasimus*. Pokud by byly zjištěny druhy patogenů přenosných mezi *I. typographus* a rodem *Thanasimus*, byla by aplikace ještě škodlivější. Za předpokladu, že by tato situace přece jen nastala, došlo by ke zvýšení růstu populace *I. typographus*. V případě napadení pestrokrovečníka patogeny by nemohlo dojít k likvidaci kůrovce. Přitom podle odhadů během svého vývoje zdravý *Thanasimus* sežere 44-57 larev kůrovců. Denně pak dospělec pestrokrovečníka spořádá 3 jedince *I. typographus* (Jakuš, Blaženec 2015), avšak z jednoho napadeného stromu vyletí několik tisíc imag *I. typographus*. Z toho plyne, že nárůst populace *I. typographus* je mnohem rychlejší, protože má více generací do roka než rod *Thanasimus*. Využití jedinců rodu *Thanasimus* není tedy v biologickém boji efektivní a není možné tímto způsobem zcela potlačit populaci kůrovců. Výskyt predátora a jeho efektivitu v biologickém boji mohou také z části ovlivnit pěstební postupy. Prokázalo se, že někteří predátoři reagují na určité způsoby lesního hospodaření citlivěji než jejich kořist (Weslien, Schroeder 1999). Neznamená to však, že dravci, konkrétně *T. formicarius*, se více vyskytují v lesích s neřízeným hospodařením (Schlyter, Lundgren 1993). Zjistilo se také, že nízké teploty v zimním období se zdají být stejně škodlivé jak pro parazitoidy, tak pro podkorní hmyz (Faccoli 2002).

Jediné, co se proti kůrovcům v biologickém boji vyzkoušelo, je využití unikátní formy aplikace houbového patogenu *B. bassiana*. Při tomto pokusu byly pomocí práškového koncentrátu aplikovány konidie uvedeného patogenu umístěného přímo do sběrné části feromonového lapače. Lapač se upravil tak, aby i nadále plnil funkci atraktivnosti pro kůrovce. Jedinci, kteří se však nezachytili, nezůstali ve sběrné části lapače natrvalo. Cílem takto upravených lapačů byla kontaminace vysokou dávkou patogenu *B. bassiana* na povrch těla dospělce v takovém množství, aby jedince usmrtila a zároveň došlo i k šíření nákazy v populaci. Ve výsledcích z této studie vyplývá, že takto použitý biopreparát je vhodný na těch lokalitách, kde se nevyžaduje okamžitý účinek, ale usiluje se o dlouhodobější potlačení populace kůrovců v dané oblasti (Landa et al. 2007). Ovšem očekávané vysoké

účinnosti se pravděpodobně v praxi nedosáhne, protože od posledních pokusů uplynulo již 9 let. K dispozici nejsou ani žádné uspokojivé výsledky o vlivu patogenu na populace kůrovců (Lukášová, Holuša 2012). Také se u této metody obtížně zjišťuje počet nakažených jedinců, jelikož pouze projdou lapačem a odletí pryč.

Viry svými vlastnostmi, tedy selektivitou a účinností, patří pravděpodobně mezi jedny z nejvhodnějších prostředků využitelných v biologickém boji s lesními, případně i se zemědělskými škůdci, avšak terénní pokusy neprokazují dostatečné výsledky. Uplatnění virů v biologickém boji proti *I. typographus* nedosahuje efektivity, především jejich aplikace i výroba jsou komplikované (Lukášová, Holuša 2012). Například virus ItEPV byl v ČR zaznamenán především ze Šumavy (Weiser et al. 2000; Weiser 2002). Aplikace viru byla provedena pomocí ošetřených lapáků, na který byly umístěny rozdrčené lýkožrouti společně s feromonovým odparníkem lákajícím požadovaný druh (Pultar, Weiser 2004). Další studie zkoumající tyto přenosy a vliv na jedince však nepřinesly uspokojivé výsledky (Holuša et al. 2004).

Objevilo se již několik zpracovaných přehledů o druzích patogenů a hlístic a znalostí o nich, např. v práci Lukášové a Holuši (2012), Weisera (2002) či Wegensteinera (2004), autorů zaměřujících se na lýkožrouta smrkového. U většiny druhů však nejsou známy jejich vývojové cykly. U rodu *Thanasimus* se neví, jaké druhy patogenů je napadají, případně v jaké míře a zda vůbec takové existují. Nebyl zaznamenán ani přenos nemocí z kořisti na predátora, tedy z *I. typographus* na pestrokrovečníky rodu *Thanasimus*.

Avšak je znám případ, kdy byl k biologickému boji s lesním škůdcem úspěšně použit jeho přirozený nepřítel. Stalo se to u druhu *Dendroctonus micans* (Kugelann, 1794) a jeho predátora *Rhizophagus grandis* (Gyllenhal, 1827) (King, Evans 1984; Fielding, Evans 1997; Yuksel 1997). V Gruzii bylo v roce 1963 poprvé úspěšně odchováno a vypuštěno několik jedinců *R. grandis*. Akce stále trvá, protože zde redukuje vážné gradace *D. micans* (Kobakhidze et al. 1970). Byl objeven patogen *Helicosporidium* sp. (Boucias et al. 2001; Seif, Rifaat 2001; Bláske, Boucias 2004), který by mohl působit jako další nástroj biologické obrany. Zjištěnou vysokou infekcí se předpokládá, že tato nákaza *Helicosporidium* sp. může být dalším faktorem, který *D. micans* redukuje (Yaman 2008). Avšak bylo objeveno napadení stejným patogenem i u *R. grandis*, což by mohlo mít ve svém důsledku nechtěné potlačení vlivu predátora na *D. micans* (Yaman, Radek 2007). Další studie by měly objasnit možnosti přenosu řasy *Helicosporidium* sp. z infikovaných larev *D. micans* a jeho účinky na *R. grandis* (Yaman, Radek 2005). Bude nutné pro odchovy *R. grandis* vyhledat dosud nenapadené oblasti (Lukášová, Holuša 2011).

Podle počtu odchycených jedinců za sledované období se zjistilo, že feromonový odparník *Thanasiwit* není příliš efektivní, což je nepříznivá zpráva pro možnost využití aplikace v biologickém boji. Pozitivní je však informace, že nebyly zaznamenány žádné patogeny společné pro *I. typographus* a pestrokrovečnický rodu *Thanasimus*. Tím se vylučuje i přenos nemocí z jednoho druhu na druhý. *I. typographus* by ztratil svého přirozeného nepřitele a v důsledku toho by rozvoj populací mohl mít ještě rychlejší nárůst. Prozatím je tedy známo, že i nadále bude určité procento imag *I. typographus* likvidováno pestrokrovečnický bez ohrožení specifickými nebo společnými patogenními organismy.

## 7 ZÁVĚRY

- Letová aktivita u *I. typographus* začala 26. 4. 2015 a poslední odchyty byly zaznamenány 26. 7. 2015. U *T. formicarius* trvala letová aktivita od 12. 4. 2015 do 2. 8. 2015. Letová aktivita *T. femoralis* nezávisela na aktivitě *I. typographus*, jako tomu bylo (ačkoli neprůkazně) u předešlého druhu pestrokrovečníka, který více kopíroval letovou aktivitu kořisti. Letová aktivita v tomto případě probíhala od 17. 4. 2015 do 9. 8. 2015.
- Do feromonových lapačů se chytilo celkem 10 296 lýkožroutů smrkových, z toho bylo na nemoci vyšetřeno celkem 848 imag (595 samic a 253 samců). Jako nejčastější patogen u *I. typographus* se vyskytovaly hlístice, z nich nejpočetnější byly mimostřevní i střevní druhy. Druhý nejpočetnější patogen představovala nákaza mikrosporidii *Ch. typographi*, dále neogregarinou *Mattesia schwenkei* a nejméně byli jedinci nakaženi hlístovkami rodu *Contortylechus* sp. Do feromonových lapačů se chytilo celkem 32 pestrokrovečníků, z toho 25 jedinců (16 samic, 9 samců) *T. formicarius* a 7 imag (5 samic, 2 samci) *T. femoralis*. Všichni byli vyšetřeni. U *T. femoralis* se nezjistila žádná nákaza. U *T. formicarius* se objevily mimostřevní hlístovky pouze v jediném případě.
- Infekční hladiny i druhové spektrum patogenů dosahují výrazně vyšších hodnot u *I. typographus* ve srovnání s jeho predátory rodu *Thanasimus*.

## 8 POUŽITÁ LITERATURA

- Bläske V.U., Boucias D.G. 2004: Influence of *Helicosporidium* sp. (Chlorophyta: Trebouxiophyceae) infection on the development and survival of three noctuid species. *Environmental Entomology*, 33: 54-61.
- Boháč J. 2001: Drabčíkovití brouci (Coleoptera, Staphylinidae) jako predátoři kůrovcovitých brouků na Šumavě. Pp. 108-109. In: Mánek J. (ed.): Sborník z konference „Aktuality šumavského výzkumu“, Srní, 2.- 4. dubna 2001. Vimperk: Správa NP a CHKO Šumava. 234.
- Bohne W., Ferguson D.J., Kohler K., Gross U. 2000: Developmental expression of a tandemly repeated, glycine- and serine-rich spore wall protein in the microsporidian pathogen *Encephalitozoon cuniculi*. *Infection and Immunity*, 68: 2268-2275.
- Boucias D.G., Becnel J.J. White S.E., Bott M. 2001: In vivo and in vitro development of the protist *Helicosporidium* sp. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 48: 460-470.
- Burjanadze M., Goginashvili N. 2009: Occurrence of pathogens and neamtodes in the spruce bark beetles, *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Borjomi gorge. *Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences*, 3: 145-149.
- Cali A., Takvorian P. 1999: Developmental morphology and life cycles of the microsporidia. In: Wittner M., Weiss L. (eds.): *The microsporidia and microsporidiosis*. Washington D.C. American Society of Microbiology. 85-128.
- Ceryngier P., Hodek I. 1996: Enemies of Coccinellidae. In: Hodek I., Honěk, A. (eds.) *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers. Boston. 319-350.
- Clopton R.E., Gold R.E. 1996: Host specificity of *Gregarina blattarum* von Siebold, 1839 (Apicomplexa: Eugregarinida) among five species of domiciliary cockroaches. *Journal of Invertebrate Pathology*, 67: 219-223.
- Clopton R.E. 2000: Phylum Apicomplexa Levine, 1970: order Eugregarinorida Léger, 1900. In: Lee J.J. et al. (eds.): *Illustrated guide to the protozoa*. Lawrence. Society of Protozoologists. 205-288.
- Coeln M., Niu Y., Führer E. 1996: Entwicklung von Fichtenborkkankäfern in Abhängigkeit von thermischen Bedingungen verschiedener montaner Waldstufen (Coleoptera: Scolytidae). *Entomologia Generalis*, 21: 37-54.

- Corradi N., Keeling P.J. 2009: Microsporidia: a journey through radical taxonomical revisions. *Fungal Biology Reviews*, 23: 1-8.
- Croll N.A. 1970: The behavior of nematodes. New York. St. Martin's Press. 117 s.
- Engesser R., Forster B., Meier F., Odermatt O. 2002: Waldschutzsituation 2001 in der Schweiz. *Allgemeine Forstzeitschrift für Waldwirtschaft*, 57: 365-366.
- Erbilgin N., Raffa K.F. 2001: Modulation of predator attraction to pheromones of two prey species by stereochemistry of plant volatiles. *Oecologia*, 127: 444-453.
- Faccoli M., 2002: Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps. *Anzeiger für Schädlingskunde*, 75: 62-68.
- Fielding N.J., Evans H.F. 1997: Biological control of *Dendroctonus micans* (Scolytidae) in Great Britain. *Biocontrol*, 18: 51-60.
- Flot J.L., Poirot J., Reuter J.C., Demange-Jaouen A. 2002: La santé des forêts dans le nord-est, bilan 2001. Département de la santé des forêts. Echelon Technique Interrégional du Nord-Ouest. Information Technique. Nancy Cedex, 38: I-IV.
- Forsee E. 1987: Flight duration in *Ips typographus* L.: insensitivity to nematode infection. *Journal of Applied Entomology*, 104: 326-328.
- Forst S., Dowds B., Boemare N., Stackebrandt E. 1997: *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* spp.: bugs that kill bugs. *Annual Review of Microbiology*, 51: 47-72.
- Gaugler R., Kaya H.K. 1990: Entomopathogenic nematodes in biological control. Boca Raton. CRC Press. 365.
- Gaugler R. 2002: Entomopathogenic Nematology. Wallingford. CABI Publishing. 372 s.
- Gauss R. 1954: Der Ameisenbunkkäfer *Thanasimus (Clerus) formicarius* Latr. als Borkenkäferfeind. In. *Die Grosse Borkenkäferkalamität in Südwest-Deutschland 1944-51*. G. Wellenstein (Ed.) Ulm.
- Hajek A.E., ST. Leger R.J. 1994: Interactions between fungal pathogens and insect hosts. *Annual Review of Entomology*, 39: 293-322.
- Händel U., Kenis M., Wegensteiner R. 2001: Untersuchungen zum Vorkommen von Pathogenen und Parasiten in Populationen überwinterner Fichtenborkenkäfer (Col., Scolytidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 13: 423-428.



- Heidger C.M. 1994: Die Ökologie und Bionomie der Borkenkäfer-Antagonisten *Thanasimus formicarius* L. (Cleridae) und *Scoloposcelis pulchella* Zett. (Anthocoridae): Daten zur Beurteilung ihrer prädatorischen Kapazität und der Effekte beim Fang mit Pheromonfallen. Dissertation Fachbereich Biologie, Philipps-Universität. Marburg.
- Holuša J., Weiser J., Pultar O. 2004: Possibility of using of virus against bark beetles? Experiences with simulated infection of two bark beetles, *Ips typographus* and *Ips duplicatus*, with three pathogens. In: Csóka G., Hirka A., Koltay A. (eds.): Biotic damage in forests. Proceedings of the IUFRO Symposium (WP 7.03.10 "Methodology of forest pest and disease survey in Central Europe"). Mátrafüred. Hungary. 72-78.
- Holuša J., Weiser J. 2005: Biologické postupy boje s lesními škůdci. Zpravodaj ochrany lesa, 11: 18-23.
- Holuša J., Weiser J., Žižka Z. 2009: Pathogens of the spruce bark beetles *Ips typographus* and *Ips duplicatus*. Central European Journal of Biology, 4: 567-573.
- Jakuš R., Blaženec M. (eds.) 2015: Princípy ochrany dospelých smrekových porastov pred podkôrnym hmyzom. Slovenská akadémia vied, Zvolen. 231 s.
- Kaya H.K. 1984: Nematode parasites of bark beetles. In: Nickle W. R. (eds.): Plant and insect nematodes. New York. Marcel Dekker. Inc. 727-754.
- Kenis M., Wermelinger B., Grégoire J.-C. 2004: Research on parasitoids and predators of Scolytidae - a review. In: Lieutier F., Day K.R., Battisti A., Grégoire J.-C., Evans H.F. (eds.) Bark and wood boring insects in living trees in Europe, A synthesis. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 237-290.
- Kereselidze M., Wegensteiner R., Goginashvili N., Tvaradze M., Pilarska D. 2010: Further studies on the occurrence of natural enemies of *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Georgia. Acta Zoologica Bulgarica, 62: 131-139.
- King C.J., Evans H.F. 1984: The rearing of *Rhizophagus grandis* and its release against *Dendroctonus micans* in the United Kingdom. In: Proceedings of the EEC Seminar on the Biological Control of Bark Beetles (*Dendroctonus micans*). Brussels. 87-97.
- Kobakhidze D.N., Tvaradze M.S., Kraveishvili I.K. 1970: Preliminary results of introduction, study of bioecology, development of methods of artificial rearing and naturalization of the effective entomophage, *Rhizophagus grandis* Gyll., against the European spruce beetle, *Dendroctonus micans* Kugel., in spruce plantations in Georgia. Soobshcheniya Akademii Nauk Gruzinskoi SSR. Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR, 60: 205-208.

- Krejzar T. (Ed.) 2015: Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2014. Ministerstvo zemědělství. Praha. 108 s.
- Kudela M. 1970: Atlas lesního hmyzu škůdci na jehličnanech. 1. vydání Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 287 s.
- Landa Z., Horňák P., Osborne L.S., Nováková A., Bursová E. 2001: Entomogenous fungi associated with spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 6: 259-272.
- Landa Z., Křenová Z., Vojtěch O. 2007: Využití houby *Beauveria bassiana* v ochraně proti lýkožroutu smrkovému. *Lesnická práce*, 86: 646-647.
- Lieutier F. 1980: Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Boern) (Coleoptera: Scolytidae) par les nématodes du genre *Parasitaphelenchus* Fuchs. Relations avec le parasitisme par *Contortylenchu diplogaster* (v. Lins.). *Revue Nématology*, 3: 271-281.
- Lukášová K., Holuša J. 2011: Přirození nepřátelé a biologický boj s *Dendroctonus micans*: Review. *Zprávy lesnického výzkumu*, 56: 15-23.
- Lukášová K. 2012: Význam patogenů v populační dynamice lýkožroutů rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Dizertační práce. Česká zemědělská Univerzita v Praze. Praha. 151 s.
- Lukášová K., Holuša J. 2012: Patogeny lýkožroutů rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): Review. *Zprávy lesnického výzkumu*, 57: 230-240.
- Mills, N.J. 1985: Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 99: 209-15.
- Mills, N.J. 1994: Parasitoid guilds: Defining the structure of the parasitoid communities of Endopterygote insect hosts. *Environmental Entomology*, 23: 1066-83.
- Netherer S., Gasser G., Schopf A., Stauffer C. 2001: Untersuchungen über die Bereitschaft zur Geschwisterbrutanlage des Buchdruckers *Ips typographus* (Coleoptera; Scolytidae) aus verschiedenen Höhenstufen. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*. 118: 163-174.
- Novák V., Hrozinka F., Starý B. 1974: Atlas hmyzích škůdců lesních dřevin. 1. vydání. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 128 s.
- Omoto C.K., Toso M., Tang K., Sibley L.D. 2004: Expressed sequence tag (EST) analysis of gregarine gametocyst development. *International Journal for Parasitology*, 34: 1265-1271.

- Peuvel-Fanget I., Polonais V., Brosseau D., Texier C., Kuhn L., Peyret P., Vivares C.P., Delbac F. 2006: EnP1 and EnP2, two proteins associated with the *Encephalitozoon cuniculi* endospore, the chitin-rich inner layer of the microsporidian spore wall. *International Journal for Parasitology*, 36: 309-318.
- Pfeffer A. (ed.) 1954: *Lesnická zoologie II*. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 624 s.
- Pfeffer A. 1955: *Fauna ČSR sv. 6. Kůrovci - Scolytoidea* (Řád: Brouci - *Coleoptera*). Nakladatelství ČSAV. Praha. 324 s.
- Phelps N.B.D., Goodwin A.E. 2008: Vertical transmission of *Ovipleistophora ovariae* (Microspora) within the eggs of the Golden Shiner. *Journal of Aquatic Animal Health*, 20: 45-53.
- Poinar G.O., Deschamps N. 1981: Susceptibility of *Scolytus multistriatus* to neoaplectanid and heterorhabditid nematode. *Environmental Entomology*, 10: 85-87.
- Pultar O., Weiser J. 2004: Výsledky posledních patologických studií dominantních kůrovců v NP Šumava a jejich využití. In: Sborník referátů 28. setkání lesníků tří generací na téma „Nebezpečí kůrovce v roce 2004“ 19. 3. 2004 (Praha - Novotného lávka). Česká lesnická společnost. VÚLHM Jíloviště-Strnady. Lesnická práce. 82-88.
- Redhead S.A., Kirk P.M., Keeling P.J., Weiss L.M. 2009: Proposals to exclude the phylum Microsporidia from the Code. *Mycotaxon*, 108: 505-507.
- Roberts D.W., Hajek A.E. 1992: Entomopathogenic fungi as bioinsecticides. In: Leatham G. F. (ed.): *Frontiers of industrial mycology*. New York. Chapman and Hall. 144-159.
- Seif A.I., Rifaat M.M. 2001: Laboratory evaluation of a *Helicosporidium* sp. (Protozoa: Helicosporida) as an agent for the microbial control of mosquitoes. *Journal of the Egyptian Society of Parasitology*, 31: 21-35.
- Schlyter F., Cederholm I. 1981: Separation of the sexes of living spruce bark beetles, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 92: 42-47.
- Schlyter F., Lundgren U. 1993: Distribution of a bark beetle and its predator within and outside old growth forest reserves: no increase of hazard near reserves. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 8: 246-256.
- Schroeder, L.M. 1997: Impact of natural enemies on *Tomicus piniperda* offspring production. In: *Integrating cultural tactics into the management of bark beetle and reforestation pests*, Vallombrosa, 1-4 September 1996. J.-C. Grégoire, A.M. Liebhold, F.M. Stephen, K.R. Day, S.M. Salom (Eds.). Proceedings of the IUFRO conference, USDA, Forest Service General Technical Report NE-236.

- Schröter H. 2002: Waldschutzsituation 2001/2002 in Baden-Württemberg. Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald, 57: 330-332.
- Skuhrový V. 2002: Lýkožrout smrkový (*Ipstypographus* L.) a jeho kalamity. Agrospoj. Praha. 196 s.
- Takov D., Pilarska D., Wegensteiner R. 2010: List of protozoan and microsporidian pathogens of economically important bark beetle species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Europe. Acta Zoologica Bulgarica, 62: 201-209.
- Théodoridés J. 1984: The phylogeny of the Gregarina (Sporozoa). Origins of Life and Evolution of Biospheres, 13: 339-342 s.
- Toso M., Omoto C.K. 2007: Ultrastructure of *Gregarina niphandrodes* nucleus through stages from unassociated trophozoites to gamonts in syzygy and the syzygy junction. Journal of Parasitology, 93: 479-484.
- Tronchin G., Schrevel J. 1977: Chronologie des modifications ultrastructurales au cours de la croissance de *Gregarina blaberae*. Journal of Protozoology, 24: 67-82.
- Unal S., Yaman M., Tosun O., Aydin C. 2009: Occurrence of *Gregarina typographi* (Apicomplexa, Gregarinidae) and *Metschnikowia typographi* (Ascomycota, Metschnikowiaceae) in *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) populations in Kastamonu (Turkey). Journal of Animal and Veterinary Advances, 8: 2687-2691.
- Vávra J., Larsson J.I.R. 1999: Structure of the microsporidia. In: Whittner M., Weiss L.M. (eds.): The microsporidia and microsporidiosis. Washington, D.C. American Society for Microbiology. 7-84.
- Wegensteiner R., Weiser J. 1995: A new *Entomopoxvirus* in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). Journal of Invertebrate Pathology, 65: 203-205.
- Wegensteiner R., Weiser J. 1996: Untersuchungen zum Auftreten von Pathogenen by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) aus einem Naturschutzgebiet in Schwarzwald (Baden-Württemberg). Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz, 69: 162-167.
- Wegensteiner R. 2004: Pathogen in bark beetles. In: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégorie J.-C. & Evans H.F. (eds.) Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 291-313.

- Wegensteiner R., Dedryver C.-A., Pierre J.-S. 2010: The comparative prevalence and demographic impact of two pathogens in swarming *Ips typographus* adults: a quantitative analysis of long term trapping data. *Agricultural and Forest Entomology*, 12: 49-57.
- Weiser J. 1966: *Nemoci hmyzu*. Praha. Academia. 556 s.
- Weiser J., Wegensteiner R. 1994: A new *Entomopoxvirus* in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Czechoslovakia. *Zeitschrift für angewandte Zoologie*, 80: 425-434.
- Weiser J., Pultar O., Žižka Z. 2000: Biological protection of forest against bark beetle outbreaks with poxvirus and other pathogens. *IUAPPA, Section B*, 12: 168-172.
- Weiser J. 2002: Patogenní organismy. In: Skuhrový V. (ed.): *Lýkožrout smrkový (Ips typographus L.) a jeho kalamity*. Praha. Agrospoj. 97-100.
- Weiser J., Wegensteiner R., Händel U., Žižka Z. 2003: Infections with the Ascomycete *Metschnikowia typographi* n. sp. in the bark beetle *Ips typographus* and *Ips amitinus* (Coleoptera, Scolytidae). *Folia Microbiologica*, 48: 611-618.
- Wermelinger B., Seifert M. 1998: Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 122: 185-191.
- Wermelinger B. 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202: 67-82.
- Weslien J., Schoroeder L.M. 1999: Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 115: 267-275.
- Yaman M. 2007: *Gregarina typographi* Fuchs, a gregarine pathogen of the six-toothed pine bark beetle, *Ips sexdentatus* (Boerner) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 31: 359-363.
- Yaman M. 2008: First results on distribution and occurrence of the insect pathogenic alga *Heligosporidium* sp. (Chlorophyta: Trebouxiophyceae) in the population of the great spruce bark beetle, *Dendroctonus micans* (Kugelann) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). *North-Western Journal of Zoology*, 4: 99-107.
- Yaman M., Radek R. 2005: *Helicosporidium* infection of the great European spruce bark beetle, *Dendroctonus micans* (Coleoptera: Scolytidae). *European Journal of Protistology*, 41: 203-207.

- Yaman M., Radek R. 2007: Infection of the predator beetle *Rhizophagus grandis* Gyll. (Coleoptera, Rhizophagidae) with the insect pathogenic alga *Helicosporidium* sp. (Chlorophyta: Trebouxiophyceae). *Biological Control*, 41: 384-388.
- Yaman M., Baki H. 2011: Antagonists of *Ips acuminatus* (Gyllenhal) with special consideration of pathogens. Diploma thesis. Universität für Bodenkultur. Wien. 56.
- Yuksel B. 1997: The infestations of *Dendroctonus micans* (Kug.) and role of *Rhizophagus grandis* (Gyll.) about establishment of biological equilibrium. In: III. Ulusal Ekoloji ve Cevre Kongresi Programı, Biyologlar Dernegi, Bildiriler Kitabı, 3-5 Eylül 1 1997. Kırşehir. 375-385.
- Zahradník P. 2006: Základy ochrany lesa v praxi. 2. vydání. Lesnická práce. Kostelec nad Černými lesy. 76 s.
- Zahradník P., Knížek M. 2007: Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.). 2. doplněné vydání. Lesnická příloha práce 4: Příloha I-VIII.
- Zitterer P.M. 2002: Antagonists of *Ips acuminatus* (Gyllenhal) with special consideration of pathogens. Diploma thesis. Wien. Universität für Bodenkultur. 56 s.