

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta lesnická a dřevařská**

**Katedra ochrany lesa a entomologie**



**Fakulta lesnická  
a dřevařská**

**Druhové spektrum patogenů vyskytujících se u  
kůrovců vázaných na borovici**

**Diplomová práce**

**Autor: Bc. Zuzana Prokopová**

**Vedoucí práce: doc. Mgr. Karolina Resnerová, Ph.D.**

**2023**

**Czech University of Life Sciences Prague**

**Faculty of Forestry and Wood Sciences**

**Department of Forest Protection and Entomology**



**Fakulta lesnická  
a dřevařská**

**The species spectrum of pathogens occurring in  
bark beetle associated with pines**

**Diploma thesis**

**Author: Bc. Zuzana Prokopová**

**Supervisor: doc. Mgr. Karolina Resnerová, Ph.D.**

**2023**

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Zuzana Klačmerová

Lesní inženýrství

Lesní inženýrství

Název práce

**Druhové spektrum patogenů vyskytujících se u kůrovců vázaných na borovici**

Název anglicky

**The species spectrum of pathogens occurring in bark beetle associated with pines**

---

### Cíle práce

Hlavním cílem práce je popsat druhové spektrum a infekční hladinu patogenů lýkožroutů rodu *Tomicus* a *Ips* ve vzorcích z České republiky.

Dále bude srovnána infekční hladina a druhové spektrum patogenů u jednotlivých druhů kůrovců vázaných na borovici a analyzována mezi brouky chycenými do feromonových lapačů a odebranými na napadených stromech.

### Metodika

Materiál lýkožroutů rodu *Tomicus* a *Ips* získaný z borových lapáků a feromonových lapačů ze dvou lokalit v České republice bude determinován do druhů. Následně bude provedena pitva vnitřních orgánů pomocí chirurgických pinzet do kapky vody.

Trávicí systém, gonády a tukové těleso budou vyšetřeny pod světelným mikroskopem.

Nalezené patogenní organismy budou zaznamenány do formulářů, vyfotografovány a změřeny. Zjištěné hladiny patogenů budou srovnány mezi jednotlivými druhy kůrovců, odchytovými metodami a mezi samci a samicemi.

Všechny statistické analýzy a grafické výstupy budou provedeny v programu Statistica 12.

### Harmonogram

březen-duben 2021 – příprava lapáků a lapačů

duben-srpen 2021 – sběr materiálu

srpen-prosinec 2021 – zpracování terénních dat, příprava literární rešerše

leden-březen 2022 – statistické zpracování dat a předložení diskuse

**Doporučený rozsah práce**

50 stran včetně Příloh

**Klíčová slova**

*Tomicus minor*, *Tomicus* spp.; *Ips* spp.; mikrosporidie; hromadinky; hlístovky

---

**Doporučené zdroje informací**

- Kohlmayr B., Weiser J., Wegensteiner R., Handel U. & Žižka Z. 2003: Infection of *Tomicus piniperda* (L.) (Coleoptera: Scolytidae) with *Canningia tomici* sp. n. (Microsporidia: Unikary onidae). *Journal of Pest Science* 76: 65-73.
- 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.
- 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.
- Wegensteiner R., Wermelinger B. & Hermann M. 2015: Biology and ecology of native and invasive species. Natural enemies of bark beetles: predators, parasitoids, pathogens and nematodes, pp. 247-304. Chapter 7. In: Vega FE, Hofstetter RW [eds], *Bark beetles*: Elsevier, San Diego.
- 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.
- 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.
- Zitterer P. M. 2002: Antagonists of *Ips acuminatus* (Gyllenhal) with special consideration of pathogens. Diploma thesis. Universität für Bodenkultur, Wien, 56 pp.
- 

**Předběžný termín obhajoby**

2021/22 LS – FLD

**Vedoucí práce**

Mgr. Karolina Resnerová, Ph.D.

**Garantující pracoviště**

Katedra ochrany lesa a entomologie

Elektronicky schváleno dne 1. 5. 2021

**prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 21. 7. 2021

**prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.**

Děkan

V Praze dne 04. 02. 2023

---

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Druhé spektrum patogenů vyskytujících se u kůrovců vázaných na borovici" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Rabyni dne 05. 04. 2023

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. Mgr. Karolině Resnerové, Ph.D. za její odborné vedení a spolupráci v terénu i při psaní samotné diplomové práce. Poděkování patří také Ing. Jiřímu Žižkovi, který mi poskytl borovice na stromové lapáky. V neposlední řadě děkuji manželovi za podporu po celou dobu mého studia.

## Abstrakt

Tato diplomová práce se zabývá zhodnocením druhového spektra patogenů vyskytujících se u kůrovců rodu *Tomicus* a *Ips*, kteří jsou vázáni na borovici.

Během let 2016-2021 byl získán materiál kůrovců ze čtyř lokalit – Slapy, Lednice, Kalety a Świerkowiec. Pro studii patogenů bylo determinováno 17 302 lýkožroutů odchycených pouze z lapačů a z toho bylo 714 jedinců odchycených do feromonových lapačů a lapáků také vypitváno.

Na námi zkoumaných plochách bylo nalezeno běžně se vyskytující druhové spektrum antagonistů u kůrovců s nižší infekční hladinou napadení. Jednalo se o střevní a mimostřevní hlístice, u kterých se zjišťovala přítomnost samic a jejich vajíček a dále parazitickou hlísticí *Contortylenchus spp.* a mikrosporidii *Chytridiopsis typographi*.

Analýza antagonistů u jedinců chycených do lapačů a lapáků byla provedena u druhů *Ips acuminatus* a *Pityogenes chalcographus*. Následně byla srovnána hladina napadení střevních a mimostřevních hlístic a mikrosporidie *Chytridiopsis typographi*. Signifikantně vyšší hodnoty byly nalezeny pouze u *I. acuminatus* při analýze nakažení střevními hlísticemi ve feromonových lapačích.

Z výsledků studie plyne, že obecně nejsou zjevné rozdíly ve výskytu antagonistů u kůrovců odchycených pomocí feromonových lapáků nebo lapačů. V lapačích na rozdíl od lapáků však může v některých případech docházet k horizontálnímu přenosu hlístovek mezi dospělci.

**Klíčová slova:** *Tomicus spp.*; *Ips spp.*; mikrosporidie; hromadinky; hlístovky

## Abstract

This diploma thesis deals with the evaluation of the species spectrum of pathogens occurring in bark beetles of the genera *Tomicus* and *Ips*, which are associated with the pines.

During the years 2016-2021, bark beetle's material was collected from four locations – Slapy, Lednice, Kalety and Świerkowiec. We were captured and determined 17,302 bark beetles captured from pheromone traps. In total, 714 individuals captured in pheromone traps and collected from trap trees were also dissected.

A commonly occurring species spectrum of bark beetle's antagonists with lower infection levels of antagonists was found in our study plots. These included intestinal and extraintestinal nematodes, where females and their eggs were detected. Furthermore, was detected the parasitic nematode *Contortylenchus* spp. and the microsporidian *Chytridiopsis typographi*.

Analysis of antagonists in individuals caught in pheromone traps and trap trees was carried out for the species *Ips acuminatus* and *Pityogenes chalcographus*. Subsequently, the levels of infestation by intestinal and extraintestinal nematodes and the microsporidian *Chytridiopsis typographi* was compared. Significantly higher levels were found only for *I. acuminatus* when analysing infestation by intestinal nematodes in pheromone traps.

The results of the study indicate that, in general, there are no apparent differences in the incidence of antagonists in bark beetles captured by pheromone traps or trap trees. However, in pheromone traps, unlike trap trees, horizontal transmission of nematodes between adults can occur in some cases.

**Keywords:** *Tomicus* spp.; *Ips* spp.; microsporidia; gregarines; nematodes



## Obsah

1. Úvod .....	11
2. Cíle .....	13
3. Literární přehled.....	14
3.1. Kůrovci (Scolytinae).....	14
3.1.1. Rod <i>Tomicus</i> .....	15
3.1.2. Rod <i>Ips</i> .....	16
3.2. Patogenní a parazitické organismy rodu <i>Tomicus</i> a <i>Ips</i> .....	18
3.2.1. Viry.....	18
3.2.2. Prvoci (Protozoa) .....	19
3.2.3. Měňavky (Rhizopoda).....	19
3.2.4. Hromadinky (Apicomplexa).....	20
3.2.5. Houby (Fungi).....	21
3.2.6. Mikrosporidie (Zygomycetes: Microsporidia).....	22
3.2.7. Hlístice (Nematoda) .....	24
4. Metodika.....	26
4.1. Studijní lokality .....	26
4.2. Sběr a zpracování vzorků .....	27
5. Výsledky.....	28
5.1. Druhové spektrum a infekční hladina patogenů u kůrovců na borovici .	28
5.2. Porovnání infekční hladiny a druhové spektrum patogenů u druhů, analýza mezi brouky chycenými do lapačů a lapáků .....	32
6. Diskuse .....	36
7. Závěr.....	40
8. Literární přehled.....	41

## Seznam obrázků a tabulek

### Obrázky

Obr. 1 <i>Contortylenchus spp.</i> ve střevě samice <i>I. Acuminatus</i> . .....	29
Obr. 2 Střední část střeva <i>I. acuminatus</i> s cystami mikrosporidie <i>Chytridiopsis typographi</i> . .....	30
Obr. 3 Střevní hlístice u kůrovce <i>Ips sexdentatus</i> . .....	31
Obr. 4 Mimostřevní hlístice u kůrovce <i>Orthotomicus laricis</i> . .....	31
Obr. 5 Odchyty lýkožrouta vrcholkového do feromonových lapačů na studijních lokalitách v roce 2021. ....	33
Obr. 6 Odchyty lýkožrouta lesklého do feromonových lapačů na studijních lokalitách v roce 2021. ....	34
Obr. 7 Srovnání parazitace střevními a mimostřevními hlístovkami u lýkožroutů lesklých odebraných na lapácích a v lapačích. ....	35
Obr. 8 Srovnání parazitace střevními a mimostřevními hlístovkami u lýkožroutů vrcholkových odebraných na lapácích a v lapačích. ....	35

### Tabulky

Tab. 1 Popis studijních lokalit s umístěním lapáků. ....	26
Tab. 2 Popis studijních lokalit s umístěním lapačů. ....	26
Tab. 3 Počty odebraných kůrovců z lapáků a lapačů zařazeny do druhů. ....	28
Tab. 4 Zastoupení druhů antagonistů na zkoumaných lokalitách. ....	28
Tab. 5 Počty kůrovců v jednotlivých lapačích dle druhu – lokalita Slapy v roce 2021. ....	32

## 1. Úvod

Již na přelomu 20. a 21. století vědci varovali před nastupující změnou klimatu, která může vést ke ztrátě plochy jehličnatých lesů, včetně těch borových (Dobbertin et al. 2007; Lindner et al. 2008; Višňák 2009). V České republice se tato prognóza vyplnila v roce 2018, kdy stromy v oblastech s vyšším výskytem borových porostů začaly hojně usychat (Knížek a Liška 2019, 2020). Tato změna ve spojení s vyššími teplotami vede ke zkrácení životního cyklu hospodářsky nežádoucích organismů (Lindner et al. 2008; Chinellato et al. 2014).

Stromy, které takto chřadnou jsou náchylnější k napadení kůrovci. V případě ochrany porostů proti jejich kalamitnímu stavu je třeba brát v potaz, že po silném přemnožení napadají i dřeviny zdravé. Vzhledem ke stylu života, který dospělí jedinci stráví převážně v pletivech živných dřevin probíhá jejich odchyt pouze ve velmi krátkém období. A to při rojení, kdy dospělci vylétávají a osidlují další vhodné hostitelské stromy (Pfeffer 1989).

Ke zhoršení stavu borových porostů dochází také v důsledku probíhajících klimatických změn a antropogenním činnostem. V důsledku těchto změn se snižuje odolnost stromů vůči nepříznivým organismům včetně patogenních hub, bakterií, hlístic a xylofágního hmyzu (Wood 1982; Sauvard 2007; Pernek et al. 2012; Siitonen 2014; Andreieva et al. 2018; Meshkova et al. 2018).

Zdravotní stav lesních porostů ovlivňuje stále probíhající velkoplošná kůrovcová kalamita. V posledních letech se prudké zhoršení zdravotního stavu dřevin a přemnožení podkorního hmyzu netýká jen smrku, ale odumírají i rozsáhlé porosty borovice lesní, zejména na Moravě, ve středních a východních Čechách. Na Moravě je borovice napadána převážně lýkožroutem vrcholkovým *Ips acuminatus* (Gyllenhal 1827) a lýkožroutem borovým *Ips sexdentatus* (Börner 1776), v Čechách je napadána kromě lýkožrouta vrcholkového také krascem borovým *Phaenops cyanea* (Fabricius 1775), který působí značné škody při zvýšeném fyziologickém stresu porostů (Liška et al. 2021; Lubojacký et al. 2021). K napadení však může docházet i kůrovci, kteří se primárně na borovicích nevyskytují, například *Ips typographus* (Komonen et al. 2011).

Při obranných opatřeních a pro biologickou kontrolu proti kůrovcům lze do budoucna uvažovat o využití predátorů, patogenů (viry, prvoci, mikrosporidie) a parazitů (hlístice), kteří mohou zapříčinit mortalitu hostitele. Převážná většina se nachází u široké škály kůrovcovitých, jiní jsou naopak svým výskytem vzácní nebo specifictí (Lukášová a Holuša 2014). Patogenní organismy kůrovců byly převážně popsány pouze z pohledu faunistiky (Weiser et al. 1998; Wegensteiner 2004), u většiny kůrovců na borovici nám tedy chybí znalosti o jejich vlivu na kůrovce, a to, do jaké míry ovlivňují letovou aktivitu, vitalitu, fertilitu a přezimování (Holuša a Lukášová 2012). Nejlépe jsou v tomto ohledu popsány druhy na smrku a modřínu (Resnerová et al. 2022).

Vzhledem k velmi podobnému způsobu života se Scolytinae střetávají na osídlovaných dřevinách, jejichž zastoupení se může překrývat a pravděpodobně si zde vyměňují patogenní organismy (Holuša a Lukášová 2012). Nejlépe prostudovaným kůrovcem z hlediska patogenních organismů je *Ips typographus* (Linnaeus 1758), který byl zkoumán několika autory (Takov et al. 2010), naopak málo dostupných údajů máme u *Ips duplicatus* (Sahlberg 1836), *Ips amitinus* (Eichhoff 1871), *Ips sexdentatus* a *Ips acuminatus* (Wegensteiner 2004; Weiser et al. 2006; Holuša et al. 2007, 2009; Takov et al. 2010).

## **2. Cíle**

Cílem mé práce je popsat druhové spektrum a infekční hladinu patogenů u lýkožroutů rodu *Tomicus* a *Ips* ve vzorcích pocházejících z České republiky.

Dále je cílem srovnat infekční hladinu a druhové spektrum patogenů u jednotlivých druhů kůrovců vázaných na borovici a poté ji analyzovat mezi jedinci chycenými do feromonových lapačů s jedinci odebranými z napadených stromů.

### 3. Literární přehled

#### 3.1. Kůrovci (Scolytinae)

Kůrovci jsou velmi rozmanitý a rozšířený hmyz z řádu Coleoptera (Brouci), čeledi Curculionidae (Nosatcovití) a podčeledi Scolytinae (Kůrovcovití) (Alonso-Zarazaga a Lyal 2009; Knížek 2011). Jsou spjati s hlavními skupinami suchozemských rostlin a vyskytují se ve všech jejich jednotlivých částech. Ve velkém jsou také spojovány s mikrobiálními a bezobratlými symbionty (Vega a Hofstetter 2015). K životu pod kůrou dřevin a v rostlinných pletivech hostitelů jsou vybaveni krátkým noscem. Typické je pro ně válcovité tělo s krátkými končetinami a tykadly, které využívají k orientování se v chodbách napadených dřevin. Hlava brouků je vybavena silnými kusadly (Wood 1982).

Podle potravní strategie dělíme kůrovcovité do dvou skupin, a to na druhy, které se živí lýkem napadených dřevin anebo na druhy živící se symbiotickými houbami. Jedná se o dvě nejčastější strategie, které ukazují dva protipóly závislosti hub a kůrovců. Mezi ně dále můžeme umístit kůrovce, kteří sice žijí v lýku, ale živí se symbiotickými houbami (Six 2003; Harrington 2005), či druhy vyskytující se na infikovaných větvích vřeckovýtrusnými houbami (Deyrup 1987). Ne všichni však napadají pouze umírající stromy, některé skupiny kůrovců nalezneme i na bylinách, ovoci a semenech různých rostlin (Jordal et al. 2002). Podle Kirkendalla (Kirkendall 2006) existuje i několik druhů Scolytinae, které jsou schopny vyvíjet se na živých stromech, aniž by u hostitele došlo k zahubení. Příkladem je *Hypothenemus hampei* (Ferrari 1867), který znehodnocuje plody kávovníku (Ruiz-Cárdenas a Baker 2010; Follett et al. 2016).

U druhů, které napadají stojící živé stromy má velký význam lokalizace hostitele podle vizuálních stimulů. Příkladem je *Dendroctonus frontalis* Zimm., který dává přednost temným vertikálním předmětům (Strom et al. 1999). Semiochemickými stimuly se naopak řídí brouci, kteří se živí mrtvým substrátem. Většina zkoumaných kůrovců se však dle Wood (1985) řídí při orientaci pomocí semiochemikálií.

Rozmnožování Scolytinae se řídí nejrozličnějšími vnitrodruhovými vztahy, někteří žijí celý život v monogamii, opakem je u jiných druhů harémová polygamie. Kůrovci při páření využívají také soupeření samic o samce, či naopak (Jordal et al. 2000). Někteří lýkožraví brouci jako je například lýkožrout vrcholkový (*Ips acuminatus*) jsou pseudogamní (Løyning a Kirkendall 1996).

Kůrovci významně působí na lesní ekosystémy a mohou tak zapříčinit škody v lesním hospodářství (Lieutier et al. 2004). Vývoj kůrovců probíhá především ve dřevinách, čím je větší zastoupení hostitelských dřevin v různých terénech, tím je větší předpoklad diverzity kůrovců. (Hulcr et al. 2008, Kirkendall et al. 2015).

Kůrovcovití jsou známí svým dlouhodobým evolučním vývojem (Cognato a Grimaldi 2009). Po celém světě bylo popsáno více než 6000 druhů kůrovcovitých. Z toho se vyskytuje více než 600 druhů v Severní Americe a 900 druhů v Palearktické oblasti. Hlavní centrum rozšíření je v subtropických a tropických oblastech, avšak to, jak jsou některé druhy rozšířené se mění v závislosti na změně klimatu a rozšíření hostitelů (Knížek a Beaver 2004). Klimatické změny působí na stromy ovlivněním základních fyziologických funkcí nebo změnou konkurenceschopnosti druhů, změnou vztahu uvnitř druhů a mezi druhy a také zaváděním nových škůdců, změnou populace a její rozšíření (Lindner et al. 2008).

### **3.1.1. Rod *Tomicus***

Rod *Tomicus* byl popsán Latreillem v roce 1802 (Latreille 1802), avšak nejstarší druh byl popsán jako *Dermestes piniperda* již v roce 1758 Linném (Linnaeus 1758).

U rodu *Tomicus* nalezneme 8 popsáných druhů, jedná se o *Tomicus armandii* (Li a Zhang), *Tomicus brevipilosus* (Eggers), *Tomicus destruens* (Wollaston), *Tomicus minor*, *T. pilifer* (Spessivtsev), *T. piniperda* (L.), *T. puellus* (Reitter) a *T. yunnanensis* (Kirkendall a Faccoli). Druhy je velmi těžké od sebe odlišit vzhledem k jejich morfologické podobnosti (Lieutier et al. 2015).

Rod *Tomicus* je především rozšířen v Evropě a Asii. Lýkohub menší a lýkohub sosnový se objevují jak v Asii, tak i v Evropě, zatímco dalších pět druhů

(*T. arandii*, *T. brevipilosus*, *T. pilifer*, *T. puellus* a *T. yunnanensis*) se vyskytuje pouze v Asii, lze tedy říct, že Asie je nejspíše původem celého tohoto rodu (Ritzerow et al. 2004). Nalezneme je na borovicích (*Pinus* spp.) a výjimečně také na ostatních jehličnanech, např. *Tomicus puellus* se vyvíjí i na *Picea jezoensis* a *P. ajanensis* (Schedl 1946).

Všechny druhy rodu jsou monogamní. U brouků rodu *Tomicus* je těžko rozlišitelné pohlaví, nejlépe od sebe rozeznáme samce a samici u *T. minor* a *T. piniperda* podle zvuku, který vydávají stridulující samci nebo dle posledních abdominálních tergítů (Bakke 1968; Salonen 1973).

Kromě *T. minor* jsou pro rod *Tomicus* typické svislé galerie (požerky), ve kterých si oplodněné samice hloubí matečnou chodbu, do které kladou vajíčka. Chodby jsou zakončené kukelnými kolébkami, ve kterých se kuklí larvy, ty se následně živí lýkem a poté zde dospělci vyvrtávají výletové otvory. *Tomicus minor* má požerek příčný, dvouramenný, larvální chodby jsou kratší, zakončené hlouběji do lýka než u ostatních druhů (Lieutier et al. 2015).

*Tomicus piniperda* je nejrozšířenějším druhem rodu *Tomicus* jehož hlavním hostitelem je borovice lesní. Příležitostně napadá i jiné jehličnany jako je jedle a smrk (Schedl 1946). V Severní Americe a Evropě přezimují dospělci v krátkých galeriích vyhloubených v kůře na bázi stojících stromů (Escherich 1923). *Tomicus piniperda* je časný letec, hibernaci opouští na jaře, když teplota dosáhne 5 °C (Salonen 1973) a let zahajuje při teplotě 10–12 °C (Bakke 1968; Salonen 1973; Långström 1983a). Samice při letu vyhledávají vhodný hostitelský materiál, kterým může být čerstvé dřevo nebo stojící oslabené stromy. Nalétávají hlavně do kmenové části borovic se silnou rozpraskanou kůrou (Bakke 1968; Långström 1984). V Evropě *Tomicus minor* napadá korunovou část stromu s hladkou kůrou, oproti tomu v Číně nalétává na spodní bázi kmene se silnější borkou (Ye a Ding 1999).

### 3.1.2. Rod *Ips*

Vzhledem k ekonomickým škodám, které způsobují se jedná o nejvýznamnější rod kůrovců (Chararas 1962; Furniss a Carolin 1992). Kůrovci rodu



*Ips* (Curculionidae: Scolytinae) se vyvíjejí na borovici, smrku, vzácně na modřínu, jedli a cedru (Wood a Bright 1992). Většina druhů napadá odumírající či stresované dřeviny. Někteří jsou však schopni primárně napadnout i naprosto zdravé porosty (Wood 1982).

Porosty smrku ztepilého kolonizuje ve střední Evropě *Ips typographus* (L. 1758), *Ips amitinus* (Eichhoff 1871) (Cabi/Eppo 1997; Grodzki 1997; Mazur et al. 2006) a *I. duplicatus* (Sahlberg 1836) (Pfeffer a Knížek 1995; Cabi/Eppo 1997; Grodzki 2003; Holuša et al. 2003). Borovice rodu *Pinus* vyhledává *Ips acuminatus* a *I. sexdentatus* (Bakke 1968; Cabi/Eppo 1997; Wermelinger et al. 2008). Modřín má jakožto hlavní hostitelskou dřevinu *Ips cembrae* (Heer 1836) (Postner 1974; Oepp/Eppo 2005).

V případě velkého přemnožení rodu *Ips* mohou kůrovci zničit tisíce hektarů lesa (Furniss a Carolin 1992), v Evropě tak ročně degraduje *Ips typographus* tisíce hektarů zdravých smrkových porostů (Schroeder a Lindelöw 2002, Stadelmann et al. 2013).

K přilákání samců a samic stejného druhu používají kůrovci semiochemické látky, které vylučují při žíru. Mezi hlavní semiochemikálie patří ipsenol, ipsdienol a cis-verbenol. Vznikají buď jako vedlejší produkt oxidace terpenových sloučenin hostitelské dřeviny nebo jsou syntetizované ve střevě kůrovců (Wood 1982). Druhy rodu *Ips* jsou polygamní, většinou se k samci ve snubní komůrce připojuje dvě až šest samic. U některých druhů je samicím povolen vstup do snubní komůrky pouze po stridulaci (Barr 1969). Po spáření hloubí samice v lýku matečné chodby a kladou zde dvacet až třicet vajíček (Chararas 1962). Líhnutí larev je podmíněno okolními teplotami, z vajíčka se líhnou po sedmi dnech a pod kůrou se živí tři až šest týdnů až do zakuklení (Chararas 1962; Lekander 1968). Klima ovlivňuje, kolik generací bude v daném roce kůrovec mít. Při letních teplotách dokončuje svůj vývoj za šest až osm týdnů, což znamená, že se za rok může vyskytnout jedna až pět generací (Furniss a Carolin 1992).

### 3.2. Patogenní a parazitické organismy rodu *Tomicus* a *Ips*

V současné době víme o několika desítkách druhů patogenních organismů a hlístic vyskytujících se v tělech rodu *Ips*. Poprvé byly patogeny popsány na počátku dvacátého století (Fuchs 1915), další v polovině dvacátého století. Nemoci jsou však usilovně zkoumány až od poloviny devadesátých let 20. století (Wegensteiner 2004). Písemný souhrn mikrosporidií a prvoků u rodu *Ips* zpracoval Takov et al. (2010).

Burjanadze a Kereselidze (2003) porovnávali, jaká bude prevalence infekce u brouků chovaných v laboratoři ve srovnání s brouky sbíranými v terénu. Jiní zkoumali variabilitu patogenů vyskytujících se u lýkožroutů (Händel et al. 2003; Händel a Wegensteiner 2005; Holuša et al. 2009, 2013; Lukášová et al. 2013). Známe především jen ultrastrukturu u nemocí a výše infekčních nákaz u populací, ale vztah k četnosti hostitele nám není znám. V současnosti probíhá zkoumání vývojových cyklů u druhů, u kterých doposud není jasný vývoj. O mnoho méně znalostí máme o hlísticích. Všechny druhy spojené s rodem *Ips* byly zpracované v odborné publikaci Rühma (1956), Wegensteiner et al. (2015) a v práci Grucmanová a Holuša (2013).

Popsáno je u kůrovců více než dvacet druhů patogenních organismů, mezi ty se řadí mikrosporidie, viry, prvoci a zelené řasy (Wegensteiner a Weiser 1996a, 2004; Händel et al. 2003).

#### 3.2.1. Viry

Napadení viry způsobuje u hostitelů rozpad tkání v zakalenou tekutinu. Před úhynem brouka se v tukovém tělese objevují bílkovinné polyedry, které způsobují mléčnou barvu. Mezi příznaky výskytu patogenu se řadí hromadné úhyny larválních instarů na vršcích větví a listů (Weiser 1966).

Jako první virové onemocnění byl zaznamenán Entomopoxvirus (ItEPV), který byl nalezen u hospodářsky nejvýznamnějšího druhu kůrovce v Evropě, tím je *Ips typographus*. ItEPV byl nalezen v buňkách živých brouků (Weiser a Wegensteiner 1994; Wegensteiner a Weiser 1995).

Entomopoxvirus napadá jen střevo u dospělých brouků, ve kterém se projevuje tvorbou bílkovinných světlolomných inkluzí (Weiser a Wegensteiner 1994; Wegensteiner a Weiser 1995; Weiser et al. 2000; Burjanadze a Goginashvili 2009; Yaman a Baki 2011). Hostitel tak může uhynout na následky perforace střev. U nás je virus zaznamenán například z Šumavy (Weiser et al. 2000; Weiser 2002).

### 3.2.2. Prvoci (Protozoa)

Prvoky, zejména měňavky, hromadinky a kokcidie řadíme mezi patogeny lesních a zemědělských škůdců (Weiser 1966). Entomopatogenní prvoci jsou jednobuněčné organismy, které u hmyzu mohou způsobit infekci. Průběh infekce je latentní (nezjevný) nebo chronický, avšak při regulaci druhů kůrovce mohou mít vliv na zvýšení mortality. Většina prvoků se do kůrovců dostává ústy a trávicím traktem (Lange a Lord 2012).

Jedny z prvních pokusů s prvoky druhu *Malamoeba scolyti* (Purrini 1980) a *Menzbieria chalcographi* (Weiser 1955) byly provedeny u lýkožrouta *Pityogenes chalcographus* (L.1761) (Purrini a Führer 1979).

### 3.2.3. Měňavky (Rhizopoda)

První druh měňavek byl objeven u kůrovce *Dryocoetes autographus* (Ratzeburg 1837) v Německu a byl popsán jako varianta *Malamoeba locustae* (King a Taylor 1936) (Purrini 1978a, b). Poté byl popsán jako *Malamoeba scolyti* (Purrini) z buněk nacházejících se ve středním střevě a Malphigických trubicích u *Dryocoetes autographus* a *Hylurgops palliatus* (Gyllenhal 1813) (Purrini 1980; Kirchhoff a Führer 1985). Potvrzený byl u dvou druhů kůrovce, a to u *Ips typographus* (Wegensteiner 1994; Wegensteiner et al. 1996; Händel et al. 2001) a *Ips acuminatus* (Zitterer 2002). Hojně nalezen byl u *Ips typographus* v Rakousku (Wegensteiner 1994; Wegensteiner et al. 1996; Händel et al. 2001, 2003; Haidler et al. 2003; Wegensteiner a Weiser 2009).

Typické jsou pro tento patogen velké vejčité cysty, které z napadených jedinců odcházejí spolu s trusem zadním střevem. Při přemnožení tímto patogenem

dochází k ucpání trubic, což znemožňuje vylučování odpadních látek z těla postižených jedinců (Weiser 2002).

Purrini a Žižka (1983) popsali celý životní vývoj *M. scolyti* na základě světelných a elektronových mikroskopických studií. Reakcí na nákazu u *D. autographus* byla zaznamenána snížená délka života ze třech až čtyřech měsíců na pět až sedm týdnů při teplotě 20 °C (Kirchhoff a Führer 1990).

### 3.2.4. Hromadinky (Apicomplexa)

Hromadinky jsou běžnými parazity bezobratlých živočichů, kteří se dělí do tří skupin: Archigregarinida, Eugregarinida a Neogregarinida (Théodoridés 1984). Jsou fylogeneticky příbuzní s druhy rodu *Cryptosporidium*, významnou skupinou patogenů, kteří se vyskytují u obratlovců (Barta a Thompson 2006). Nyní máme zdokumentováno více než 1700 druhů gregarin z přibližně 3200 hostitelských druhů (Clopton 2000). Gregariny mají přímý vývojový cyklus, což znamená, že nemají žádného meziphostitele (Clopton a Gold 1996).

Prvním, kdo popsal eugregarinu *Gregarina typographi* (Fuchs) byl Fuchs v roce 1915, identifikována byla ze střední části střeva lýkožroutů *I. typographus* odebraných v Německu. Poté byla nalezena u brouků pocházejících z většiny Evropských zemí (*I. typographus*, *I. sexdentatus*, a *I. acuminatus*) (Théodoridés 1960; Wegensteiner et al. 2007a; Yaman 2007; Takov a Pilarska, 2008; Unal et al. 2009; Gokturk et al. 2010).

K nákaze kůrovců dochází po požití oocyst nacházejících se v trusu již nakažených jedinců, zbytcích těla uhynulých, nebo také kanibalismem při vytváření požerku. Následně po požití probíhá excystace ve střevním epitelu, dochází k uvolnění sporozoitů, ti pak prodělávají vnitrobuněčný vývoj v trávicí soustavě (Tronchin a Schrével 1977) a dorůstají do trofozoitů. Při pohlavním stádiu probíhá proces tzv. syzygie, kdy se dva trofozoiti spojují do dvojic jako haploidní gamonti, celý cyklus je ukončen vznikem reproduktivní gametocysty. Gametocysty se spolu s trusem hostitele dostávají ven, po uzrání praskají a celý životní cyklus se opakuje (Clopton a Gold 1996; Omoto et al. 2004; Toso a Omoto 2007).

Úroveň nakažlivosti *G. typographi* se mění v závislosti na druhu kůrovce (*I. typographus*, *I. sexdentatus* nebo *I. acuminatus*) a na jeho pohlaví. Doposud není objasněno, co tyto odchylky způsobuje (Wegensteiner et al., 2007a, b).

V Rakousku probíhala 10 let studie, při které Wegensteiner et al. (2010) zjistili ovlivnění infekcí *G. typographi* u dospělých jedinců *I. typographus*, které odebrali pomocí feromonových lapačů. Ve feromonových odparnicích bylo více infikovaných brouků než těch, kteří byli v okolní populaci odebrány běžným způsobem. Z toho vyplývá, že infekce do jisté míry motivovala k migraci a následnému šíření nákazy do vzdálených porostů. Podle Lukášové a Holuši (2011) k přenosu *Gregarina typographi* mezi jedince *Ips typographus* dochází ve snubních komůrkách.

Tukové těleso hostitelů napadají a následně devastují schizogregariny (Apicomplexa, Neogregarinida). U nemocného jedince v průběhu sporogonie a merogonie patogenu probíhá lýza buněk tukového tělesa (Perkins 2000). Infekce se přenáší až po rozložení napadeného jedince, infikovaní brouci zůstávají po úživném žíru v požerku a nevy létávají (Weiser et al. 2000). Obecně lze tvrdit, že se nejedná o běžný patogenní druh vyskytující se u kůrovců rodu *Ips* (Wegensteiner a Weiser 2004; Holuša et al. 2009).

### 3.2.5. Houby (Fungi)

Houbové onemocnění je spíše sekundární faktor, který se objevuje až po úhynu kůrovců způsobeným jinými okolnostmi, jako je například poškození či přehřátí jedince (Holuša a Lukášová 2012).

K hlavním patogenům řadíme *Beauveria bassiana* (Bals.) a *Beauveria brongniartii* (Sac.). Napadení těmito houbami se vyznačuje pokrytím těla hostitele bílým povlakem mycelií a konidiiemi. Patogen *B. bassiana* se nalézá u více než 100 druhů hmyzu (Hajek a St. Leger 1994). Tato houba je jedním ze dvou entomopatogenních organismů vyskytujících se u kůrovce rodu *Tomicus*, přesněji u *Tomicus piniperda* (Nuorteva a Salonen 1968; Lutyk a Swiezynska 1984).

Entomopatogenní houby byly podrobně zkoumané a vyhodnocené jako možné nástroje k regulaci kůrovců (Popa et al. 2012), například *B. bassiana*, která je hodnocena jako náhrada za běžné chemické pesticidy (Roberts a Hajek 1992). Při aplikování *B. bassiana* na dospělé jedince *Ips typographus* vykazuje vyšší nakažlivost než ostatní entomopatogenní druhy hub (Wegensteiner 1996; Kreutz et al. 2004). Některé entomopatogenní houby mají široký rozsah hostitelů, jiné jsou však vymezené jen na úzký okruh druhů (Inglis et al. 2001; Vega et al. 2012).

### 3.2.6. Mikrosporidie (Zygomycetes: Microsporidia)

Vzhledem k velmi podobnému životnímu cyklu byly v minulosti mikrosporidie řazené k prvokům, dnes je považujeme za primitivní houby rodu *Fungi* (Solter et al. 2012). Zahrnují 160 zdokumentovaných rodů a 1300 popsáných druhů (Wittner a Weiss 1999).

Mikrosporidie jsou sporotvorné patogeny množící se pouze v živých buňkách. K jejich vývinu dochází ve všech vývojových fázích hostitelů a ve veškerých jejich tkáních (Holuša a Weiser 2005). K nákaze dochází po pozření společně s potravou, následně probíhá infekce v epitelu středního střeva (Solter et al. 2012). Mikrosporidie napadají také vaječníky a probíhá transovariální přenos, dochází k tomu však pouze při velmi silné infekci (Weiser et al. 2000; Phelps a Goodwin 2008).

Kohlmayr et al. (2003) našel mikrosporidii *Canningia tomici*, která se nachází v buňkách střevního epitelu, tukových tkáních a pohlavních žlázách kůrovců *Tomicus piniperda*, tato mikrosporidie se vyskytuje u populací *T. piniperda* v Evropě a ve Spojených státech amerických. Další výzkum na toto téma provedl Goertz et al. (2014), který se zaměřil zejména na studium infekční hladiny tohoto patogenu nejen u *Tomicus piniperda*, ale také u *Tomicus minor*, a dále zkoumal ovlivnění vertikálního přenosu, životních funkcí a plodnosti. Podle výsledků výzkumu se hladina nákazy patogenu *Canningia tomici* pohybovala okolo 1,9% a výrazně více nakažených bylo samic oproti samcům, u *Tomicus minor* nebyla *C. tomici* nalezena. Avšak po aplikaci suspenzí výtrusů patogenu došlo k

úspěšnému infikování až 67% jedinců *T. piniperda* a i *Tomicus minor*. Při nákaze reprodukčního systému přežívaly zástupci obou rodů *Tomicus* déle, čímž se zvyšovala reprodukce, přenos a tím i přežívání *C. tomici* v populacích kůrovců. U *T. minor* však nebylo prokázáno, že by se tato mikrosporidie přenášela vertikálně na potomstvo mimo laboratorní pokusy. Podle Kohlmayra et. al (2003) se *Canningia tomici* u *T. piniperda* vertikálně přenáší.

Jako první nalezl nejběžnější mikrosporidii *Chytridiopsis typographi* (původně *Haplosporidium typographi*) Weiser (Weiser 1954a, 1954b, 1955) ve střevním epitelu kůrovce *Ips typographus* z České a Slovenské republiky. *Ch. typographi* se vyznačuje vytvářením odolných silnostěnných cyst se 16–32 kulovitými sporami (Wegensteiner 2004; Takov et al. 2010, 2011; Tonka et al. 2010; Wegensteiner et al. 2010; Michalková et al. 2011).

*Ips typographus* se zdá být k infekci *Ch. typographi* velmi náchylný. Při laboratorních testech bylo během 60 dnů dosaženo 100% mortality (Tonka et al. 2007) a infekční hladina byla stálá po několik generací (Wegensteiner a Weiser 1996b).

Charakteristickým patogenem pro *Ips duplicatus* je mikrosporidie *Larssoniella duplicati* (Weiser et. al. 2006), u dalších kůrovcovitých z rodu *Ips* nebyla doposud zaznamenána (Lukášová a Holuša 2013; Holuša et al. 2009; Weiser et al. 2006). Při nákaze *L. duplicati* dochází k napadení svaloviny středního střeva, Malphigických trubic u dospělých *I. duplicatus* a vaječnicků. Za pomoci svalových vláken, které zachovávají spory na daném místě zůstává infekce v nakažené tkáni a neprostupuje dále (Weiser et al. 2006). Podle Zimové (Zimová et al. 2019) tam, kde není *I. duplicatus* původním druhem na něj nákaza tímto patogenem nemá význačný nežádoucí dopad. V Rumunsku, kde se jedná o druh nepůvodní byla nákaza nejnižší, naopak ve Švédsku, kde je *Ips duplicatus* druhem původním byla hladina infekce mikrosporidií *L. duplicati* nejvyšší, hladina nakažení v populacích *I. duplicatus* varíovala mezi 0 % do 39,1 %.

Mezi další zástupce mikrosporidií řadíme *Unikaryon montanum* (Weiser et al. 1998), nalézá se v Malphigických trubicích, vaječnicích a v tukové tkáni kůrovce *I. typographus* (Wegensteiner a Weiser 2004). Dále se v Malphigických

trubicích, ováriích a tukové tkáni (Purrini 1978; Wegensteiner a Weiser 1996b) nachází *Nosema typographi* (Weiser 1955). V populaci *I. typographus* je však promoření tímto patogenem velmi nízké, okolo 2 % a méně (Wegensteiner a Weiser 1996b; Händel et al. 2003).

V biologickém boji proti druhům hmyzu žijícím kryptickým způsobem života není možné mikrosporidie využít. Důvodem je nutnost namnožení mikrosporidií v živých hostitelích rodu *Ips*, což ale vzhledem k jejich izolovanému vývinu stádií v prostoru požerku není prakticky proveditelné (Holuša a Lukášová 2012).

### 3.2.7. Hlístice (Nematoda)

První zkoumal hlístice u Scolytinae koncem 18. století von Listow (von Listow 1890), který popsal hlístici *Allantonema diplogaster* (nyní *Contortylenchus diplogaster*) (von Linstow 1890) nacházející se u *Ips typographus*. Hlístice jsou velmi rozšířeným (Bongers 1988) a druhově bohatým taxonem (Lambshhead 1993). Entomopatogenní hlístice (Nematoda: Heterorhabditidae, Mermithidae, Steinernematidae) řadíme mezi smrtící endoparazity hmyzu (Gaugler a Kaya 1990; Gaugler 2002).

Nematoda sice nepatří k běžně se vyskytujícím patogenům lýkožroutů, přesto je však mohou spolehlivě nakazit (Poinar a Deschamps 1981). V půdním, vlhkém prostředí (Kaya a Gaugler 1993) se hlístice využívají pro boj proti druhům hmyzu žijícím kryptickým způsobem života (Ramos Rodríguez et al. 2006). Pro obratlovce je však schopnost vyvolat onemocnění velmi nízká, což představuje výhodu při jejich používání (Kaya a Gaugler 1993; Bathon 1996). Jako velmi efektivní se ukázaly při nasazení proti velkému spektru hmyzu z čeledí *Pyralidae* (zavíječovití) (Shannag a Capinera 2000) a *Curculionidae* (nosatcovití) (Duncan a McCoy 1996; Shapiro a McCoy 2000).

U kůrovců se nalézají více neparazitických a mutualistických druhů než hlístic patřících do parazitických taxonů. Parazitické druhy se však často nacházejí v požercích společně s lýkožrouty (Rühm 1956; Massey 1974; Poinar 1975). Hlístice vázané na kůrovce patří do řádu Tylenchida a Rhabditida. Parazitické



hlístice rodu *Contorhynchus* a *Parasitylenchus* se nacházejí volně v hemolymfě uvnitř těl kůrovců rodu *Ips*, rod *Cryptaphelenchus* v Malphigických trubicích či ve střevech rody *Aphelenchoides* a *Parasitorhabditis* (Rühm 1956). Hlístice parazitující v tělech kůrovců se tedy nacházejí v jejich tělních dutinách a plně ho využívají k dokončení svého života (Hunt a Hague 1974).

Ve střední Evropě můžeme nalézt běžné druhy hlístovek jako *Parasitylenchus* a *Contortylenchus* (Grucmanová a Holuša 2013). Avšak většina z těchto druhů hlístic nebyla podrobně zdokumentována. Například u kůrovce *Ips duplicatus* je jediná známá hlístovka, kterou uvádí Poinar (1975) *Parasitylenchus aculeatus* (Slankis 1972), jedná se o hlístici, která byla zjištěna i ve studii (Grucmanová et al. 2014). Hlístice rodu *Parasitylenchus* a *Contortylenchus* byly zjištěny u kůrovců *Ips acuminatus*, *Ips amitimus*, *Ips cembrae*, *Ips sexdentatus* a *Ips typographus* (Grucmanová a Holuša 2013).

Vývoj hlístic je spjat s vývojem svých hostitelů (Rühm 1956; Massey 1974; Thong a Webster 1975). V závislosti na tom, jak se kůrovcovití brouci vyvíjejí, vznikají v jejich požercích výhodné podmínky pro hlístovky a mikroorganismy, které se v požercích vyskytují (Stone a Simpson 1990; Cardoza et al. 2006, 2008; Meirmans et al. 2006), z toho vyplývá, že čím vyšší je stupeň vývoje kůrovců tím více se nachází hlístic (Grucmanová et al. 2014).

Počet hlístic uvnitř kůrovce může snadno dosáhnout stovek kusů (Nickle 1963). Infikovaní jedinci vykazují známky snížené kondice, hlístice ovlivňují také velikost plodu a zpožďují vývoj. Díky hlísticím lze redukovat počet generací kůrovce za rok (Massey 1974) a to v souvislosti s hustotou hlístic v hostiteli. Čím více se jich v těle hostitele nachází, tím vyšší je pravděpodobnost mortality (Yatsenkowsky 1924; Kaya 1984).

## 4. Metodika

### 4.1. Studijní lokality

Materiál lýkožroutů rodu *Tomicus* a *Ips* byl získaný z napadených borovic na lokalitách Kalety, Lednice, Świerkowiec a Slapy (Tab. 1). Na území Slap vyznačeno dalších 5 lokalit, na kterých byly rozmístěny feromonové odparníky (Tab. 2) a 5 stromových lapáků.

Starší materiál pocházející z lokality Lednice byl uložen a zmražen v roce 2016. V roce 2018 k němu byly dodány další vzorky pocházející taktéž z lokality Lednice, dále lokality Kalety, Świerkowiec a v roce 2021 byly odebrány vzorky z území Slap.

Tab. 1 Popis studijních lokalit s umístěním lapáků.

Lokalita	Lednice	Kalety	Świerkowiec	Slapy
Nadmořská výška	173 m. n. m.	271 m. n. m	59 m. n. m	378 m. n. m.
GPS souřadnice	48°76'60''N, 16°79'85''E	50°56'51''N, 18°93'66''E	54°19'16''N, 16°70'55''E	49°81'08''N, 14°43'47''E

Tab. 2 Popis studijních lokalit s umístěním lapačů.

Lokalita	Slapy 1	Slapy 2	Slapy 3	Slapy 4	Slapy 5
Nadmořská výška	390 m. n. m	397 m. n. m.	394 m. n. m.	392 m. n. m.	405 m. n. m.
GPS souřadnice	49°81'10''N, 14°44'01''E	49°81'14''N, 14°43'53''E	49°81'01''N, 14°44'84''E	49°81'20''N, 14°44'82''E	49°81'25''N, 14°44'72''E

## 4.2. Sběr a zpracování vzorků

Sběr vzorků byl proveden z napadených stromů (Tab. 1) *Pinus sylvestris* a také z feromonových lapačů značky Theyson, do kterých byl vsazen agregační feromon na lákání lýkožrouta vrcholkového v polopropustné membráně PHEAGR-IAC s účinnou látkou ipsenolem.

Pět lapačů (Tab. 2) bylo umístěno v druhé polovině března ve vzdálenosti 10-20 metrů od porostní stěny. Současně došlo i na kácení pěti borových lapáků pro jarní rojení, ty byly následně ponechány při okraji porostu nezakryté. Uloženy ze 2/3 na slunném místě, neodkorněné s vrcholovou částí a větvemi.

Kontrola a výběr brouků k výzkumu z feromonových lapačů probíhaly přibližně každý 7.-10. den od dubna do října podle počasí. Po osmi týdnech byl ve všech lapačích vyměněn agregační feromon PHEAGR-IAC za nový.

Lapáky byly kontrolovány a jedinci průběžně odebíráni od května do července. K odkornění kůry ze stromových lapáků (rozměr 50x20 cm) byl použit ostrý nůž a pomocí exhaustoru byly odebrány jednotlivé vzorky. Kůrovci byli po získání z lapačů i lapáků uloženi do uzavíratelných zkumavek označených štítkem s datem odběru, místem odběru a u lapačů také počtem závrtů na 1 dm<sup>2</sup>. Následně byli do doby pitvání uloženi v chladícím zařízení při -10° C.

Po rozmražení byly uchované vzorky v laboratoři determinovány a následně pitvány pod světelným mikroskopem v kapce vody s použitím chirurgických pinzet, podložního a krycího sklíčka. Vzorky byly zkoumány pod mikroskopem Nikon Eclipse a analyzovány přítomné patogeny, které byly vyfotografovány za pomoci kamery mikroskopu. Výsledky o každém vypitvaném vzorku se pečlivě zapsaly do připraveného záznamového archu, ve kterém se zaznamenala především početnost týkající se druhu nákazy ve vnitřních orgánech.

Získaná data byla přepsána do programu Microsoft Excel a následně byly pořízeny pokročilé statistické analýzy v programu TIBCO Software Inc.

## 5. Výsledky

### 5.1. Druhové spektrum a infekční hladina patogenů u kůrovců na borovici

Celkem bylo determinováno a následně vypitváno 714 kůrovců vyskytujících se na borovici. Jedná se o následující druhy: *Ips sexdentatus*, *Tomicus piniperda*, *Ips acuminatus*, *Pityogenes chalcographus* a *Tomicus piniperda*. Počty odebraných kůrovců zařazených do druhů jsou uvedeny v tabulce (Tab. 3).

Tab. 3 Počty odebraných kůrovců z lapáků a lapačů zařazených do druhů (vysvětlivky zkratk: IAC – *Ips acuminatus*, IS – *Ips sexdentatus*, PCH – *Pityogenes chalcographus*, TP – *Tomicus piniperda*, TM – *Tomicus minor*, OL – *Orthotomicus laricis*).

Druh kůrovce	IAC	IS	PCH	TP	TM	OL
počet kůrovců	170	181	157	9	1	196

U výše uvedených kůrovců byly nalezeny celkem 4 skupiny antagonistů. Jednalo se o střevní a mimostřevní hlístice, *Contortylenchus spp.* a *Chytridiopsis typographi*. Pro zjednodušené zobrazení nalezených patogenů byly vypracovány tabulky dle zkoumaných lokalit (Tab. 4).

Tab. 4 Zastoupení druhů antagonistů na zkoumaných lokalitách.

	Slapy	Lednice	Kalety	Świerkowiec
Počet kůrovců	297	192	196	29
Střevní hlístice	36	13	33	1
Mimostřevní hlístice	33	33	33	5
<i>Contortylenchus spp.</i>	6	0	0	0
<i>Chytridiopsis typographi</i>	4	2	2	0

Na lokalitě Slapy bylo odchyceno 297 jedinců, po následující pitvě a pozdější analýze byla zjištěna přítomnost všech námi zkoumaných antagonistů. Střevními hlísticemi bylo napadeno 12,1% brouků a 11,11% obsahovalo mimostřevní hlístice. Zjištěno bylo 0,67% dospělých samic hlístic a u 4,71% hlístic se vyskytovaly jejich vajíčka. *Contortylenchus spp.* obsahovalo 2,02% (Obr. 1). *Chytridiopsis typographi* byla nalezena u 1,35%.

Obr. 1 *Contortylenchus spp.* ve střevě samice *I. acuminatus* při zvětšení 100x. Foto: Z. Prokopová



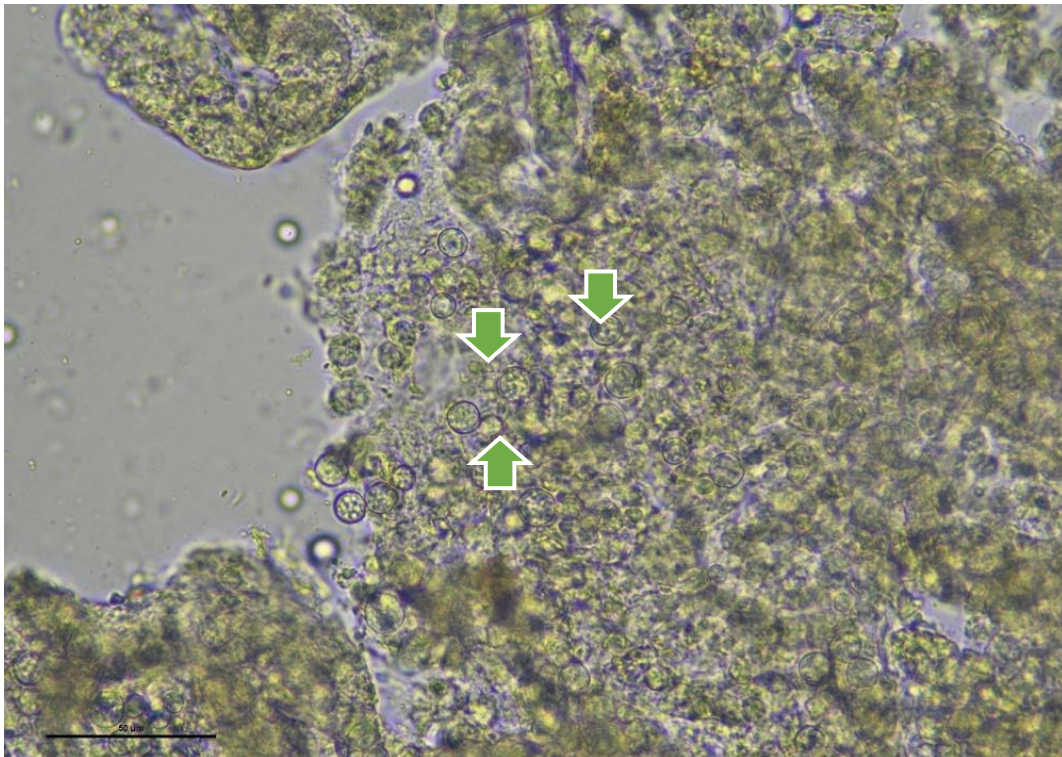
Z lokality Lednice bylo vypitváno celkem 192 brouků a ze zkoumaných antagonistů, zde nebyl zastoupen *Contortylenchus spp.* U 6,77% bylo zjištěno napadení střevními hlísticemi, mimostřevními hlísticemi bylo nakaženo 17,18% jedinců. *Chytridiopsis typographi* byla zjištěna pouze u 2 brouků nacházejících se na této lokalitě, tedy zhruba 1,04%.

Na lokalitě Kalety bylo odchyceno 196 kůrovců. Po získání preparátu vnitřních orgánů (střev) bylo studií později zjištěno napadení střevními hlísticemi

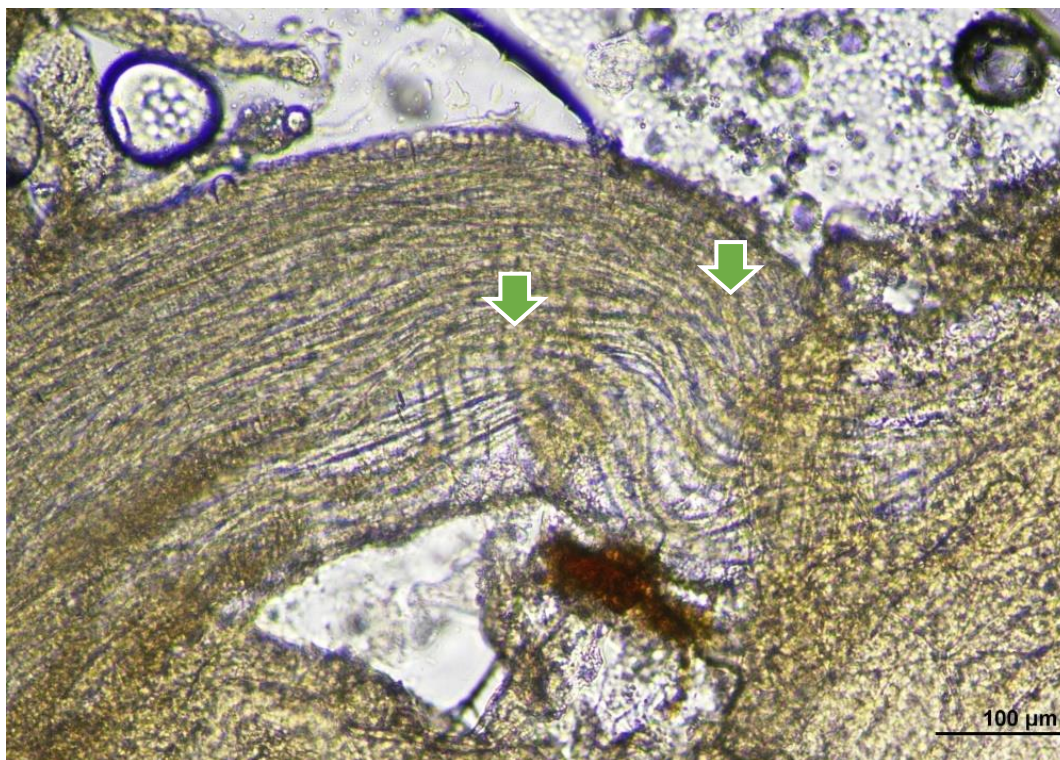
u 16,84% (Obr.3), mimostřevními hlísticemi byl nakažen stejný počet brouků. *Contortylenchus spp.* zde také nebyl zastoupen podobně jako na lokalitě v Lednici. Stejně tak byla *Chytridiopsis typographi* zastoupena pouze u dvou jedinců tedy u 1,02% (Obr. 2).

Na lokalitě Świerkowiec bylo analyzováno 29 dospělců. Střevní hlístice obsahovalo 3,45% a mimostřevní hlístice 17,24% jedinců (Obr. 4). *Contortylenchus spp.* a *Chytridiopsis typographi* zde nebyly nalezeny.

Obr. 2 Střední část střeva *I. acuminatus* s cystami mikrosporidie *Chytridiopsis typographi* při zvětšení 100x. Foto: Z. Prokopová



Obr. 3 Střevní hlístice u *Ips sexdentatus* při zvětšení 100x. Foto: Z. Prokopová



Obr. 4 Mimostřevní hlístice u kůrovce *Orthotomicus laricis* při zvětšení 100x. Foto: Z. Prokopová



## 5.2. Porovnání infekční hladiny a druhové spektrum patogenů u druhů, analýza mezi brouky chycenými do lapačů a lapáků

Na lokalitě Slapy bylo do feromonových lapačů odchyceno celkem 17 302 jedinců pěti druhů kůrovců – *Ips acuminatus*, *Ips typographus*, *Pityogenes chalcographus*, *Hylurgops paliatus* a *Orthotomicus laricis*. Nejčetnější druh vyskytující se ve feromonových lapačích byl *Ips typographus* společně s *Pityogenes chalcographus*, naopak nejméně bylo zachyceno jedinců druhu *Hylurgops paliatus*.

V důsledku průběhu počasí – četných teplotních výkyvů, častých a vydatných srážek byl vývoj kůrovců zpočátku zpožděný, letová aktivita se začínala objevovat od počátku května. Největší výskyt jedinců první generace byl zachycen zhruba v polovině května, druhá generace byla zachycena již začátkem června s rychlejším nástupem nejspíše díky již výrazněji teplejšímu a suchému počasí. Vrchol letové aktivity byl zachycen již v první polovině měsíce. Letová aktivita ukončena byla začátkem měsíce října.

Tab. 5 Počty kůrovců v jednotlivých lapačích dle druhu – lokalita Slapy v roce 2021. (vysvětlivky zkratk: IAC – *Ips acuminatus*, IT – *Ips typographus*, PCH – *Pityogenes chalcographus*, HP – *Hylurgops paliatus*, OL – *Orthotomicus laricis*).

Druh kůrovce	IAC	IT	PCH	HP	OL
lapač č. 1	7	4367	472	0	0
lapač č. 2	15	2138	731	0	0
lapač č. 3	1	1482	599	0	0
lapač č. 4	11	3397	1112	2	0
lapač č. 5	7	2363	593	0	5

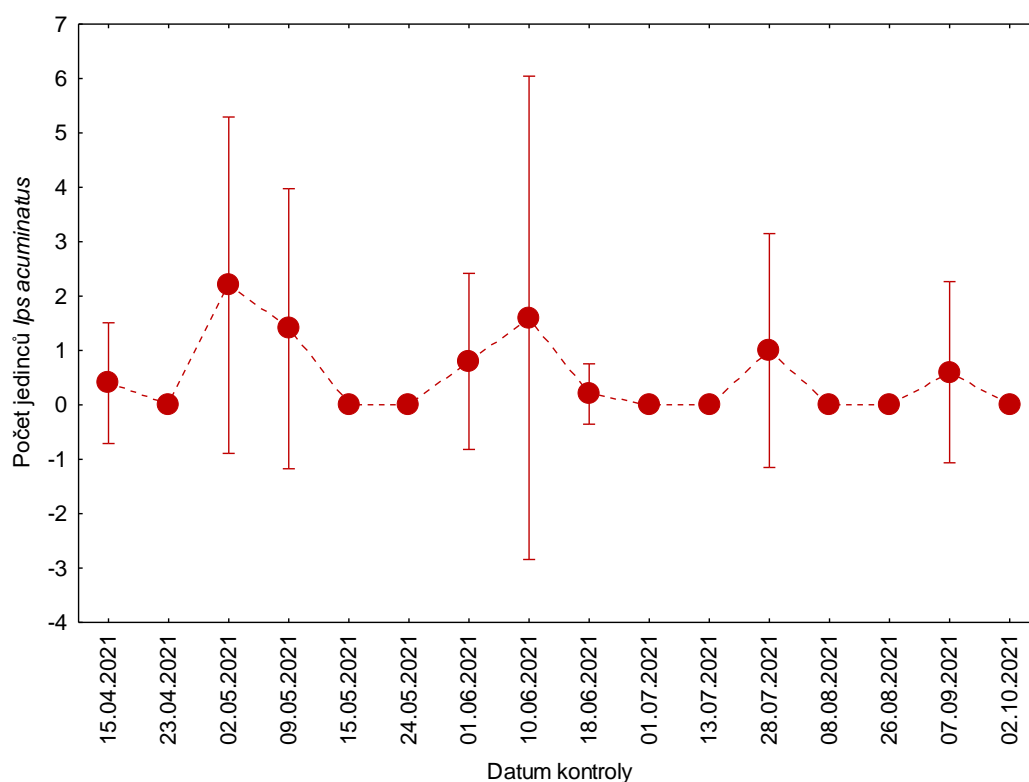
*Ips acuminatus* byl zastoupen v počtu 41 jedinců. V lapačích se nacházel od poloviny dubna. První generace vrcholila začátkem května, druhá generace pak nastoupila počátkem června s maximem letové aktivity okolo 10.6.2021 (Obr. 5). Na zkoumaných lokalitách se vyskytoval do začátku září (7.9.2021).

*Pityogenes chalcographus* byl zachycený v počtu 3507 jedinců. Nejspíše v důsledku chladného, deštivého jara a nižší poloze místa odchyty měl pouze dvě



generace. První jedinci byli do lapačů uloveni již na začátku května, vrchol aktivity byl zaznamenán počátkem června. Druhá generace založena po ukončení zralostního žíru byla odchycena zhruba začátkem července. Na lokalitách se vyskytoval přibližně do počátku října (Obr. 6).

Obr. 5 Odchyty lýkožrouta vrcholkového do feromonových lapačů na studijních lokalitách v roce 2021. Kolečko představuje průměr $\pm$ 0,95 interval spolehlivosti.

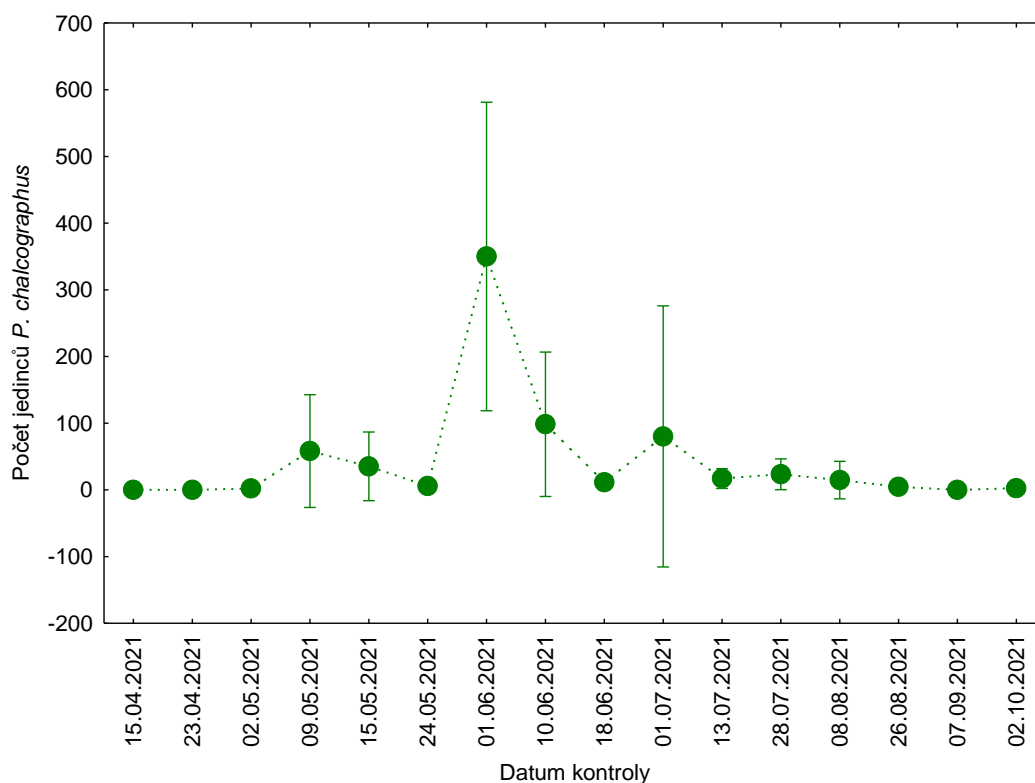


Z lapačů bylo zachyceno a vypitváno 90 jedinců a pomocí stromových lapáků bylo odchyceno a následně také vypitváno 624 jedinců kůrovců vyskytujících se na borovici.

Analýza antagonistů u borových kůrovců chycených do feromonových lapačů a na lapácích byla provedena u dvou druhů *I. acuminatus* a *P. chalcographus*. U lýkožrouta lesklého byly srovnány infekční hladiny střevních a mimostřevních hlístovek a mikrosporidie *C. typographyi*. Na lapácích byly zjištěny statisticky neprůkazné vyšší hladiny *C. typographyi* (Kruskal-Wallisův test:  $H(1;6) = 0,50$ ;  $p > 0,05$ ) a střevních hlístovek (Kruskal-Wallisův test:  $H(1;6) = 0,21$ ;  $p > 0,05$ ; Obr. 7).

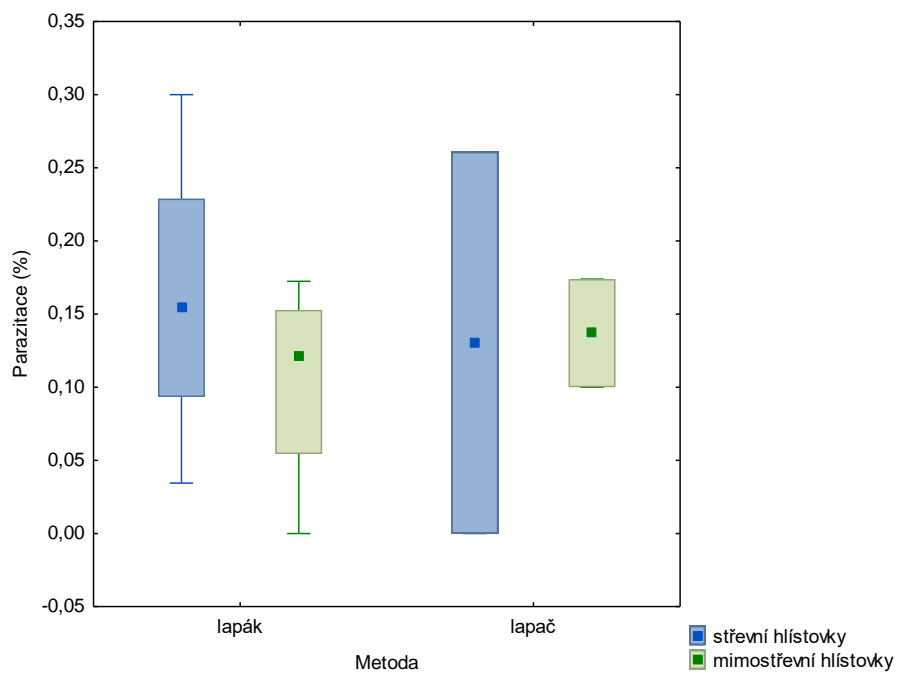
Naopak v lapačích byly brouci častěji napadeni mimostřevními hlístovkami, avšak rovněž bez statisticky signifikantních rozdílů (Kruskal-Wallisův test:  $H(1;6) = 0,21$ ;  $p > 0,05$ ; Obr. 7).

Obr. 6 Odchyty lýkožrouta lesklého do feromonových lapačů na studijních lokalitách v roce 2021. Kolečko představuje průměr $\pm$ 0,95 interval spolehlivosti.

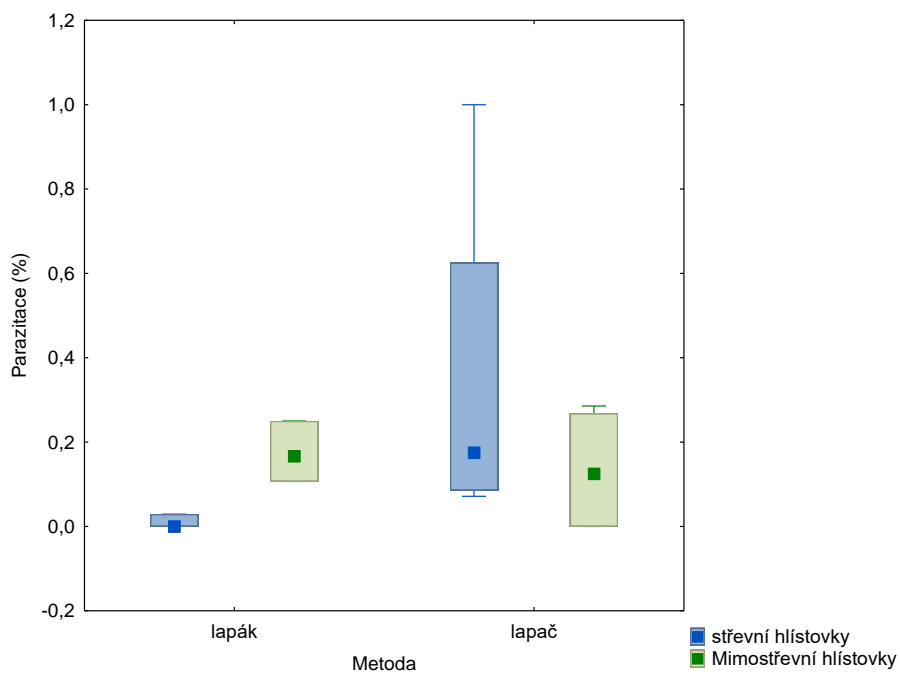


U lýkožrouta vrcholkového byly zjištěny signifikantně vyšší hodnoty parazitace střevními hlístovkami ve feromonových lapačích (Kruskal-Wallisův test:  $H(1;7) = 4,58$ ;  $p < 0,05$ ; Obr 8.), u mimostřevních hlístovek rozdíly zaznamenány nebyly (Kruskal-Wallisův test:  $H(1;7) = 0,003$ ;  $p > 0,05$ ; Obr 8.). Bez rozdílů byly rovněž zjištěné dospělé samice hlístovek (Kruskal-Wallisův test:  $H(1;7) = 0,75$ ;  $p > 0,05$ ) a vajíčka hlístovek (Kruskal-Wallisův test:  $H(1;7) = 0,61$ ;  $p > 0,05$ ) nalezené v hemolymfě.

Obr. 7 Srovnání parazitace střevními a mimostřevními hlístovkami u lýkožroutů lesklých odebraných na lapácích a v lapačích. Krabici tvoří medián  $\pm$  25%-75% kvartil a svorku rozsah neodlehých hodnot.



Obr. 8 Srovnání parazitace střevními a mimostřevními hlístovkami u lýkožroutů vrcholkových odebraných na lapácích a v lapačích. Krabici tvoří medián  $\pm$  25%-75% kvartil a svorku rozsah neodlehých hodnot.



## 6. Diskuse

Nejpočetněji zastoupeným kůrovcem v lapačích byl lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), který nebyl cílovým druhem našeho zkoumání. Důvodem může být jeho přemnožení na smrku v okolí lapačů a následná atraktivita feromonů vylučovaných z odparníku. Ve studii Knížka et al. (2022) byla potvrzena účinnost odparníku PHEAGR-IAC na více druhů kůrovců, jednalo se o *Ips typographus* a *Ips sexdentatus*. Návnada PHEAGR-IAC obsahuje ipsenol, ipsdienol a cis-verbenol, které jsou také vylučované samci *I. acuminatus*. Pro kůrovce atraktivními látkami jsou terpeny, které jsou obsaženy v odparníku PHEAGR-IAC a jedná se o 2-methyl-3-buten-2-ol.

U *Ips acuminatus* bylo jarní rojení započato po sérii teplejších dní v polovině dubna (15.4.). Podle Bakkeho (1968) jsou nízké teploty limitujícím faktorem, které ovlivňují letovou aktivitu a opožďují vývin následující generace. První brouci se začínají objevovat již při teplotě dosahující 14°C-16°C (Bakke 1968), avšak hromadný nálet se koná až za překročení teploty 18°C (Bakke 1968; Lekander et al. 1977; Hernández et al. 2004, 2007). Podle četnosti odchycených jedinců můžeme říct, že k vrcholu letové aktivity první generace došlo na začátku května, mezi 2.5. a 9.5. Vzhledem k umístění zkoumaných lokalit v menší nadmořské výšce měl *I. acuminatus* dvě generace. Lýkožrout vrcholkový má buďto jednu nebo dvě generace do roka vzhledem k tomu v jaké zeměpisné šířce a nadmořské výšce se nachází (Chararas 1962; Bakke 1968; Forster a Zuber 2001; Hernández et al. 2004). Podle Zahradníka a Knížka (1999) má lýkožrout vrcholkový dvě pokolení ročně s výjimkou severní Evropy, kde probíhá pouze jedno pokolení. Druhá generace nastoupila na začátku června s maximem letové aktivity okolo 10.6.2021. V porovnání se Zahradníkem a Knížkem (1999) se v našem výzkumu kůrovci lýkožrouta vrcholkového rojili na jaře později, nejspíše vzhledem ke klimatickým podmínkám, a naopak letní rojení proběhlo dříve. Zahradník a Knížek (1999) uvádějí, že k jarnímu rojení dochází na přelomu dubna a května, letní rojení pak probíhá v červenci.

*Pityogenes chalcographus* měl na námi zkoumaných lokalitách pouze dvě generace, což dokládá Zahradník (2007) který uvádí možnost výskytu tří generací

v nižších nadmořských výškách, avšak za předpokladu vhodných klimatických podmínek. Při deštivém a studeném jaru výskyt o jedno pokolení méně. První jedinci byli do lapačů uloveni na začátku května, počátkem června byla zaznamenána letová aktivita. Druhá generace byla odchycena zhruba začátkem července. Podle Zahradníka (2007) nastává při nižších polohách rojení na přelomu dubna a května, při polohách vyšších až v měsíci květnu.

Mezi nejčastěji se vyskytující antagonisty v naší práci patřily střevní a mimostřevní hlístice, které se nacházely na všech námi zkoumaných lokalitách s průměrnou nákazou kolem 26%, jedná se tak o skoro poloviční hladinu nákazy než je popisována v dalších výzkumech, ve kterých se uvádí hladina okolo 50% (Wegensteiner a Weiser 1996b; Burjanadze a Goginashvili 2009; Kereselidze et al. 2010). Výskyt hlístic v hostiteli může mít vliv na průběh vývoje, neboť mohou ovlivnit jeho délku, letovou aktivitu a rojení, které se nákazou zpožďuje (Massey 1960; Hoffard a Coster 1976; Kaya 1984; Forsse 1987).

U *Ips acuminatus* byla při našem výzkumu zjištěna výrazně vyšší hladina nákazy střevními hlísticemi ve feromonových lapačích. Domníváme se, že důvodem je velká početnost kůrovců zachycených v lapačích a jejich setrvání zde po delší dobu, a tím i tedy snadné šíření nákazy hlísticemi. Jak uvádí Wouts (1979) hlístice jsou schopné již za dvě hodiny od nákazy proniknout do hlavy, dutiny ústní, přední části trávicí trubice a zadní části tukového tělesa.

Vyskytují se i hlístice parazitické jako například *Contortylenchus* (Rühm 1956), které redukují vitalitu spolu s fertilitou a vedou často ke smrti svých hostitelů (Lieutier 1980; Kaya 1984). Infekční hladina parazitace *Contortylenchus* byla v našem výzkumu stanovena na 0,3%, což je v porovnání s jinými výzkumy neobvykle nízká hodnota, patogen se nacházel pouze na jedné lokalitě. Podle Grucmanová et al. (2015) se infekční hladina napadení nachází v rozmezí 30-50%. Parazitické hlístice rodu *Contortylenchus* mohou zapříčinit změnu způsobu života kůrovců, například snížením plodnosti a tím následně ovlivnit četnost celých populací (Rühm 1956; Massey 1974; Thong a Webster 1975; Weiser a Mráček 1988), poklesem nakladených vajíček o 40% a snížením počtu ročních pokolení (Massey 1974; Lieutier 1984). Při nákaze samic rodu *Ips sexdentatus* zmenšují

tukové těleso společně s vaječníky a zpomalují vývoj koncových pohlavních buněk neboli oocytů (Lieutier 1982).

*Chytridiopsis typographi* byla nalezena na třech lokalitách u druhů *Orthotomicus laricis*, *Ips sexdentatus*, *Ips acuminatus* a *Pityogenes chalcographus*. Hladina nákazy tímto druhem patogenu je proměnlivá převážně v řádech desítek procent (Wegensteiner 2004; Wegensteiner a Weiser 2004; Holuša et al. 2009; Wegensteiner et al. 2010). Z našich výsledků vyplývá hladina nákazy touto mikrosporidií okolo 1,1 %. Ve výzkumu Holuši et al. (2009) se vyskytovala pouze na dvou zkoumaných lokalitách ze čtyř a to u 10 % analyzovaných brouků, úroveň infekce byla považována za nízkou. Vyskytuje se společně s *Gregarina typographi* a je dokázáno, že se tyto druhy ve svých hostitelích překrývají (Händel et al. 2003; Haidler et al. 2003; Takov et al. 2007), v našem případě se však vyskytovala pouze *Ch. typographi* samostatně, s převahou na lapácích, avšak bez statisticky signifikantních rozdílů. Předpokládáme, že narušením letové aktivity nakažených jedinců nedojde k nalétnutí do feromonových lapačů. Potvrzuje to také tvrzení, že je *C. typographi* schopna ovlivnit délku života a letovou aktivitu kůrovcovitých (Wegensteiner et al. 2010).

Na námi sledovaných lokalitách byla infekční hladina nákazy v porovnání s ostatními výzkumy nízká, stejně tak bylo nalezeno nízké druhové spektrum antagonistů. Podle Holuši et al. (2007, 2009) se v hospodářských lesích stromy s výraznějšími znaky napadení lýkožroutů kácí a vyváží pryč z porostu, tím se zamezuje rychlému šíření patogenních organismů a na některých lesních plochách to může vést i k úplnému vymizení patogenů, především těch nacházejících se v tukovém tělese Scolytinae. Mohlo by to tedy vysvětlovat důvod absence patogenů lokalizovaných v tukovém tělese, především neogregarin *Menzbiera chalcographi*, *Mattesia schwenkei*, mikrosporidie *Nosema typographi* a *Canningia tomici*, které nebyly ani na jedné zkoumané lokalitě nalezeny. Zároveň se uvádí velmi nízké riziko infekce mikrosporidii *Nosema typographi* u Scolytinae, zejména pak u *I. typographus* dochází k promoření u dvou a méně procent populace (Wegensteiner a Weiser 1996b; Händel et al. 2003). Naopak v porostech bez lesnického managementu, tedy tam, kde je nepředvídatelný a nekontrolovaný výskyt dřevin s ohnisky kůrovců dochází k velmi rychlé vzájemné nákaze jedinců patogenními

organismy. Při přemnožení si jednotliví brouci na napadeném stromě vzájemně prohlodávají své galerie (požerky), čímž se možnost infekce patogeny navyšuje vzhledem k pozření patogenních spor, které se v galerii spolu s trusem nacházejí (Wegensteiner a Weiser 1996a).

## 7. Závěr

- Zkoumané druhové spektrum antagonistů u kůrovců rodu *Ips* a *Tomicus* vázaných na borovici nebylo příliš rozmanité a ve velmi nízkých infekčních hladinách.
- Nalezeny byly střevní a mimostřevní hlístice (Nematoda), dospělé samice hlístic a jejich vajíčka. Dále parazitická hlístice *Contortylenchus Spp.* (Nematoda), a mikrosporidie *Chytridiopsis typographi* (Zygomycota, Microspora).
- Hladina infekce antagonistů u borových kůrovců odebraných pomocí lapačů a lapáků byla odlišná.
- U *I. acuminatus* byly nalezeny signifikantně vyšší hodnoty parazitace střevními hlísticemi ve feromonových lapačích, důvodem je snadné šíření nákazy mezi jedinci odchycenými v lapači.
- Podle četnosti kůrovců zachycených v lapačích lze obecně stanovit, že letová aktivita začala počátkem května s největší gradací v jeho polovině. Druhá generace byla zachycena na začátku června s vrcholem letové aktivity již v polovině tohoto měsíce. Začátkem října byla pro rok 2021 letová aktivita kůrovců ukončena.



## 8. Literární přehled

- ALONSO-ZARAZAGA, M.A., LYAL, C.H.C., 2009. A catalogue of family and genus group names in Scolytinae and Platypodinae with nomenclatural remarks (Coleoptera: Curculionidae). *Zootaxa*. 2258, 1–134.
- ANDREIEVA O., ZHYTOVA O., MARTYNCHUK I., 2018. Health condition and colonization of stem insects in Scots pine after ground fire in Central Polissya. *Folia Forestalia Polonica, Series A – Forestry*. 60, 143–153.
- BAKKE A., 1968. Ecological studies on bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) associated with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Norway with particular reference to the influence of temperature. *Meddelelser fra det Norske Skogforsøksvesen*. 21, 443–602.
- BARR B., 1969. Sound production in Scolytidae (Coleoptera) with emphasis on the genus *Ips*. *The Canadian Entomologist*. 101, 636–672.
- BARTA J. R., THOMPSON R. C. 2006. What is *Cryptosporidium*? Reappraising its biology and phylogenetic affinities. *Trends in Parasitology*. 22, 463-468
- BATHON H., 1996. Impact of entomopathogenic nematodes on nontarget hosts. *Biocontrol Science and Technology*. 6, 421-434.
- BONGERS T., 1988. *De Nematoden Van Nederland*. Koninklijke Nederlandse Naturhistorische Vereniging, Utrecht, The Netherlands. 408 p.
- BURJANADZE M., GOGINASHVILI N., 2009. Occurrence of pathogens and nematodes in the spruce bark beetles, *Ips typographus* (Col., Scolytidae) in Borjomi gorge. *Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences*. 3, 145-149.
- BURJANADZE M., KERESLIDZE M., 2003. The role of entomopathogenic microorganisms in number regulation of *Ips typographus* L. V. Gulisashvili Institute of Mountain Forestry Proceedings. 39, 238–241.
- CABI/EPPO 1997. Quarantine pests for Europe: data sheets on quarantine pests for the European Union and for the European and Mediterranean Plant Protection

- Organization. Smith I. M. et al. (eds.). Wallingford, CAB International. 1425 p.
- CARDOZA YJ., MOSER JC., KLEPZIG KD., RAFFA KF., 2008. Multipartite symbioses among fungi, mite, nematodes and the spruce beetle *Dendroctonus rufipennis*. *Environmental Entomology*. 37, 956–963.
- CARDOZA YJ., PASKEWITZ S., RAFFA KF., 2006. Traveling through time and space on wings of Beetles: a tripartite insect-fungi-nematode association. *Symbiosis* 41, 71–79.
- 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.
- CLOPTON R.E., GOLD R.E., 1996. Host specificity of *Gregarina blattarum* von Siebold, 1839 (Apicomplexa: Eugregarinida) among ve species of domiciliary cockroaches. *Journal of Invertebrate Pathology*. 67, 219-223.
- COGNATO A.I., GRIMALDI D., 2009. 100 million years of morphological conservation in bark beetles (*Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae*). *Systematic Entomology*. 34, 93–100.
- DEYRUP M., 1987. *Trischidias exigua* Wood, new to the United States, with notes on the biology of the genus. *Coleopterist Bulletin*. 41, 339-343.
- DOBBERTIN M., WERMELINGER B., BIGLER C., BÜRGI M., CARRON M., FORSTER B., GIMMI U., RIGLING A., 2007. Linking Increasing Drought Stress to Scots Pine Mortality and Bark Beetle Infestations. *The Scientific World Journal*. 7, 231–239.
- DUNCAN L. W., McCOY C. W., 1996. Vertical distribution in soil, persistence, and efficacy against citrus root weevil (*Coleoptera: Curculionidae*) of two species of entomogenous nematodes (*Rhabditida: Steinernematidae: Heterorhabditidae*). *Environmental Entomology*. 25, 174-178.
- ESCHERICH, K., 1923. *Forstinsekten Mitteleuropas*. Band II. Paul Parey, Berlin. 663 p.

- FOLLETT P. A., KAWABATA A., NELSON R., ASMUS G., BURT J., GOSCHKE K., EWING C., GAERTNER J., BRILL E., GEIB S., 2016: Predation by flat bark beetles (Coleoptera: Silvanidae and Laemophloeidae) on coffee berry borer (Coleoptera: Curculionidae) in Hawaii coffee. *Biological control*. 101, 152-158.
- FORSSE E., 1987. Flight duration in *Ips typographus* L.: insensitivity to nematode infection. *Journal of Applied Entomology*. 104, 326–328.
- FORSTER B., Zuber R., 2001 *Ips acuminatus*: experiences from an outbreak in Southern Switzerland. *Journal of Forest Science*. 47, 80 p.
- FUCHS G., 1915. Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten 1. des *Ips typographus* L. 2. des *Hylobius abietis* L. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik*. 38, 109-222.
- FURNISS M.L., CAROLIN V.M., 1992. Western forest insects: United States Department of Agriculture Forest Service Miscellaneous Publication, No. 1339, Washington, DC. 654 p.
- GAUGLER R., 2002. Entomopathogenic Nematology. Wallingford, CABI Publishing. 372 p.
- GAUGLER R., KAYA H. K., 1990. Entomopathogenic nematodes in biological control. Boca Raton, CRC Press. 365 p.
- GOKTURK T., BURJANADZE M., AKSU Y., SUPATASHVILI A., 2010. Nature enemies—predators, pathogens and parasitic nematodes of bark beetles in Hatila Valley National Park of Turkey. *Proc. Georgian Academy of Sciences, Biol. Ser. Bulletin of the American Meteorological Society*. 8, 59–71.
- GRODZKI W., 1997. Possibilities of the control of the double-spined bark beetle *Ips duplicatus* C. R. Sahlb in the Southern Poland. *Sylwan*. 11, 25-36.
- GRODZKI W., 2003. Distribution range of the double spined bark beetle *Ips duplicatus* C. R Sahlb (Col.: Scolytidae) in the mountain areas of southern Poland. *Sylwan*. 8, 29-36.

- GRUCMANOVÁ S., HOLUŠA J., 2013. Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus *Ips* (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe. *Acta Zoologica Bulgarica*. 65, 547–556.
- GRUCMANOVÁ Š., HOLUŠA J., & NERMUŤ J., 2014. Nematodes associated with the double-spined bark beetle *Ips duplicatus* (Coleoptera: Curculionidae) in central Europe. *Journal of Applied Entomology*. 138(10), 723–732.
- GRUCMANOVÁ Š., HOLUŠA J., ČERMÁK V., & NERMUŤ J., 2015. Nematodes associated with *Ips cembrae* (Coleoptera: Curculionidae): comparison of generations, sexes and sampling methods. *Journal of Applied Entomology*. 140(5), 395–403.
- HAIDLER B., WEGENSTEINER R., WEISER J., 2003. Occurrence of microsporidia and other pathogens in associated living spruce bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) in an Austrian forest, *Insect Pathogens and Insect Parasitic Nematodes IOBC wprs Bulletin*. 26, 257–260.
- 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 überwintender Fichtenborkenkäfer (Col., Scolytidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*. 13, 423-428.
- 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.
- HÄNDEL, U., WEGENSTEINER, R., 2005. Occurrence of pathogens in bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) from Alpine pine (*Pinus cembra* L.). *IOBC/wprs Bull*. 28, 155–158.
- HARRINGTON T.C., 2005. Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners. *Insect-Fungal Associations*. F. E. Vega a M. Blackwell. New York, Oxford University Press. 257–291.

- HERNÁNDEZ R., PÉREZ V., SÁNCHEZ G., CASTELLÁ J., PALENCIA J., 2004. Ensayos de atracción y captura de *Ips Acuminatus* (Coleoptera: Scolytidae). *Ecología*. 18, 35–52.
- HERNÁNDEZ R., PÉREZ V., SÁNCHEZ G., PALENCIA J., GIL J.M., ORTIZ A., 2007. Ensayos de trampeo de escolítidos perforadores subcorticales en pinares mediante el uso de feromonas 2002–2005. *Ecología*. 21, 43–56.
- HOFFARD W.H.; COSTER J.E., 1976. Endoparasitic nematodes of *Ips* bark beetles in Eastern Texas. *Environmental Entomology*. 5, 128–132.
- HOLUŠA J., WEISER J., DRÁPELA K., 2007. Pathogens of *Ips duplicatus* (Coleoptera, Scolytidae) in three areas in Central Europe. *Acta Protozoologica*. 46, 157–167.
- HOLUŠA J., LUKÁŠOVÁ K., 2012. Patogeny lýkožroutů rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): review. *Zprávy lesnického výzkumu*. 57, 230–240.
- HOLUŠA J., WEISER J., 2005. Biologické postupy boje s lesními škůdci. *Zpravodaj ochrany lesa*. 11, 18-23.
- HOLUŠA J., WEISER J., DRÁPELA K., 2007. Pathogens of *Ips duplicatus* (Coleoptera, Scolytidae) in three areas in Central Europe. *Acta Protozoologica*. 46, 157-167.
- 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.
- HOLUŠA J., ZAHRADNÍK P., KNÍŽEK M., DRÁPELA K., 2003. Seasonal flight activity of the double-spined spruce bark-beetle *Ips duplicatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in Silesia (Czech Republic). *Biologia – Section Zoology*. 58, 935-941.
- HOLUŠA J., LUKÁŠOVÁ K., WEGENSTEINER R., GRODZKI W., PERNEK M., WEISER J., 2013. Pathogens of the bark beetle *Ips cembrae*:

- microsporidia and gregarines also known from other *Ips* species. Journal of Applied Entomology. 137, 181–187.
- HULCR J., NOVOTNÝ V., MAURER B. A. & COGNATO A. I. 2008: Low beta diversity of ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae) in lowland rainforests of Papua New Guinea. Oikos 117, 214–222.
- HUNT D. J., HAGUE N. G. M., 1974. A Redescription of *Parasitaphelenchus oldhami* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelencihoididae) a Parasite of Two Elm Bark Beetles: *Scolytus scolytus* and *S. multistriatus*, together with some notes on its biology. Nematologica, 20, 174-180.
- CHARARAS C., 1962. Etude Biologique des Scolytides des Conifers. Encyclopedie Entomologique, Ser. A, Nr. 38. Paul Lechevalier. Paris. 556 p.
- CHINELLATO F., FACCOLI M., FINOZZI V., BATTISTI A., 2014. Better today but worse tomorrow: how warm summers affect breeding performance of a Scots pine pest. Agrochimica Pisa. 58, 133–145.
- INGLIS G.D., GOETTEL M.S., BUTT T.M., STRASSER H., 2001. Use of hyphomycetous fungi for managing insect pests. In: “Fungi as Biocontrol Agents. Progress, Problems and Potential” (T. M. Butt, C. W. Jackson, and N. Magan). CABI Publishing, Wallingford, 23–69 p.
- JORDAL B.H., B.B. NORMARK, A KOL., 2002. Extraordinary haplotype diversity in haplodiploid inbreeders: phylogenetics and evolution of the bark beetle genus *Coccotrypes*. Molecular Phylogenetics And Evolution 23, 171-188.
- JORDAL B.H., NORMARK, B.B. A FARRELL, B.D. 2000. Evolutionary radiation of an inbreeding haplodiploid beetle lineage (Curculionidae, Scolytinae). Biological Journal of the Linnean Society. 71, 483-499.
- KAYA H. K., GAUGLER R., 1993. Entomopathogenic nematodes. Annual Review of Entomology. 38, 181-206.

- KAYA, H. K., 1984. Nematode parasites of bark beetles. In: Nickle, W. R. (ed.) Plant and Insect Nematodes. Marcel Dekker, Inc, New York. 727–754.
- 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.
- KIRCHHOFF J.-F., FÜHRER, E., 1985. Häufigkeit und Verbreitung von *Malamoeba scolyti* Purrini bei *Dryocoetes autographus* in einigen Gebieten Nord – und Nordwestdeutschlands. Forstwiss. Cent. Bl. 104, 373–380.
- KIRCHHOFF J.-F., FÜHRER, E., 1990. Experimentelle Analyse der Infektion und des Entwicklungszyklus von *Malamoeba scolyti* in *Dryocoetes autographus* (Coleoptera: Scolytidae). Entomophaga. 35, 537–544.
- KIRKENDALL L. R., BIEDERMANN P. H. W., & JORDAL B. H., 2015. Evolution and diversity of bark and Ambrosia beetles. Pp. 85–156. In: Vega F. E. & Hofstetter R. W. (eds): Bark beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive species. Elsevier, London, 620 p.
- KIRKENDALL L.R., 2006. A New Host-Specific, *Xyleborus vochysiae* (Curculionidae: Scolytinae), from Central America Breeding in Live Trees. Annals of the Entomological Society of America. 99(2), 211-217.
- KNÍŽEK M., 2011. Scolytinae. In Löbl I. & Smetana A. (eds): Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 7. Apollo Books, Stenstrup. 204-251.
- KNÍŽEK M., BEAVER R., 2004: Taxonomy and Systematics of Bark and Ambrosia Beetles. In: Lieutier F., Battisti A., Grégoire J.-C., Day K.R., Evans H.F. (Eds.): Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis, Dordrecht: Springer Netherlands. 41–54.
- KNÍŽEK M., LIŠKA J., (eds.) 2019. Výskyt lesních škodlivých činitelů v roce 2018 a jejich očekávaný stav v roce 2019. Strnady, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., 2019. Zpravodaj ochrany lesa. Supplementum, 74 p.

- KNÍŽEK M., LIŠKA J., (eds.) 2020. Výskyt lesních škodlivých činitelů v roce 2019 a jejich očekávaný stav v roce 2020. Strnady, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., 2020. Zpravodaj ochrany lesa. Supplementum, 76 p.
- KNÍŽEK M., LIŠKA J., VÉLE A., 2022: Efficacy of synthetic lures for pine bark beetle monitoring. *Journal of Forest Science*. 68, 19–25.
- KOHLMAYR B., WEISER J, WEGENSTEINER R., HANDEL U., ŽIŽKA Z., 2003 Infection of *Tomicus piniperda* (L.) (Coleoptera: Scolytidae) with *Canningia tomici* sp. n. (Microsporidia: Unikaryonidae). *Journal of pest science*. 76, 65-73.
- KOMONEN A., SCHROEDER L. M., WESLIEN J., 2011. *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in southern Sweden. *Journal of Applied Entomology*. 135(1-2): 132-141.
- KREUTZ J., VAUPEL O., ZIMMERMANN G., 2004. Efficacy of *Beauverria bassiana* (Bals.) Vuill. against the spruce bark beetle, *Ips typographus* L., in the laboratory under various conditions. *Journal of Applied Entomology*. 128, 384-389.
- LAMBSHEAD P.J.D., 1993. Recent developments in marine benthic biodiversity research. *Oceanis*. 19, 5–24.
- LANGE C.E., LORD J.C., 2012. Protistan entomopathogens. In: Vega, F.E., Kaya, H.K. (Eds.), *Insect Pathology*, Second Edition. Academic Press, San Diego. 367–394.
- LÅNGSTRÖM B., 1984. Windthrown Scots pines as brood material for *Tomicus piniperda* and *Tomicus minor*. *Silva Fennica*. 18, 187–198.
- LÅNGSTRÖM B., 1983a. Life cycles and shoot-feeding of the pine shoot beetles. *Studia Forestalia Suecia*. 163, 1–29.
- LATREILLE P. A., 1802. *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes*. Ouvrage Faisant suite à l' Histoire Naturelle Générale et



Particulière, Composée par LeClerc de Buffon, et Rédigée par C.S. Sonnini, Membre de Plusieurs Sociétés Savantes. LatDufart: Paris. Vol. 3. 468 p.

LEKANDER B., BEJER-PETERSEN B., KANGAS E., BAKKE A., 1977. The distribution of Bark Beetles in the Nordic Countries. *Acta Entomologica Fennica*. 32, 1–36.

LEKANDER B., 1968. Scandinavian bark beetle larvae: descriptions and classification. Department of Forest Zoology, Royal College of Forestry, Stockholm. Research Notes. 4, 1–186.

LIEUTIER F., 1982. Weight variations of adipose tissue and ovaries and variations in the length of ovocytes in *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera: Scolytidae); relation to parasitism by nematodes. *Annales de parasitologie humaine et comparee*. 57, 407–418.

LIEUTIER F., 1980. Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Boern) (Coleoptera: Scolytidae) par les nématodes du genre *Parasitaphelenchus* Fuchs. Relations avec le parasitisme par *Contortylenchus diplogaster* (v. Lins.). *Revue Nématology*. 3, 271-281.

LIEUTIER F., 1984. Parasitism of *Ips sexdentatus* (Insecta: Scolytidae) by *Parasitorhabditis ipsophila* (Nematoda: Rhabditidae). *Annales de parasitologie humaine et comparee*. 59, 507–520.

LIEUTIER F., DAY K. R., BATTISTI A., GRÉGOIRE, J.-C., & EVAN, H. F. (EDS.). 2004. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis.

LIEUTIER F., LÅNGSTRÖM B., A FACCOLI M. 2015. The Genus *Tomicus*. *Bark Beetles*, 371–426.

LINDNER M., GARCIA-GONZALO J., KOLSTROM M., GREEN T., REGUERA R., MAROSCHEK M., SEIDL R., LEXER M.J., NETHERER S., SCHOPF A., 2008: Impacts of climate change on European forests and options for adaptation. Report to the European Commission Directorate-General for Agriculture and Rural Development AGRI-2007-G4-06, 173.

- LINNAEUS, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, Tomus 1. 10, Holmiae, 563 p.
- LIŠKA J., KNÍŽEK M., VÉLE A., 2021. Evaluation of insect pest occurrence in areas of calamitous mortality of Scots pine. *Central European Forestry Journal*. 67, 85–90.
- LOYNING M. K., KIRKENDALL L. R., 1996. Mate discrimination in a pseudogamous bark beetle (Coleoptera: Scolytidae): male *Ips acuminatus* prefer sexual to clonal females. *Oikos* 7, 336-344.
- Lubojacký J., Lorenc F., Samek M., Knížek M., Liška J., 2021. Hlavní problémy v ochraně lesa v Česku v roce 2020 a prognóza na rok 2021. In: Lorenc F. (ed.): Škodliví činitelé v lesích Česka 2020/2021 – Ochrana lesa na kalamitních holinách. Sborník referátů z celostátního semináře s mezinárodní účastí. 6. 5. 2021. Zpravodaj ochrany lesa, p. 17-26.
- LUKÁŠOVÁ K., HOLUŠA J., 2011. *Gregarina typographi* (Eugregarinorida: Gregarinidae) in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae): changes in infection level in the breeding system. *Acta Protozoologica*. 50, 311–31.
- LUKÁŠOVÁ K., HOLUŠA J., 2014. Problematika patogenů u lýkožroutů. *Živa: časopis přírodnický*. Praha: Matice česká při Museu Království českého, 62 (100) (5), 203-205. ISSN 0044-4812.
- LUKÁŠOVÁ K., HOLUŠA J., TURČÁNI M., 2013. Pathogens of *Ips amitinus*: new species and comparison with *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology*. 137, 188–196.
- LUKÁŠOVÁ, K., HOLUŠA, J., 2013. New data on the host specificity of *Larssoniella duplicati*. *Periodicum Biologorum*. 115, 455–457.
- LUTYK P.; SWIEZYNSKA H., 1984. Trials of control of the larger pine shoot beetle (*Tomicus piniperda* L.) with the use of the fungus *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. On piles wood. *Sylwan*. 128, 41–45.

- MASSEY C.L., 1974. Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. US Government Printing office, Washington. 233 p.
- MASSEY C.L., 1960. Nematode parasites and associates of the California five-spined engraver, *Ips confusus* (Iec.). Proceedings of the helminthological society of Washington. 27, 42–44.
- MAZUR A., ŁABĘDZKI A., RAJ A., 2006. Observations of phenology and frequencing of the spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) and its accompanying species in the uppermost subalpine spruce forest zone environment in the Karkonoski National Park. In: Kolk A. (ed.): Insect outbreaks in managed and unmanaged for ests. Warszawa, Instytut Badawczy Leśnictwa. 29-48.
- MEIRMANS S., SKORPING A., LOYNING MK., KIRKENDALL LR., 2006. On the track of the Red Queen: bark beetles, their nematodes, local climate and geographic parthenogenesis. Journal of Evolutionary Biology. 19, 1939–1947.
- MESHKOVA V., BORYSENKOO., PRYHORNYTSKYI V., 2018. Forest site conditions and other features of Scots pine stands favorable for bark beetles. Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine. 16, 106–114.
- MICHALKOVÁ V., KRASCENITSOVÁ E., KOZÁNEK M., 2011. On the pathogens of the spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytinae) in the Western Carpathians. Biologia. 67, 217-221.
- NICKLE W.R., 1963. Observations on the effect of nematodes on *Ips confusus* (LeConte) and other bark beetles. Journal of Insect Pathology. 5, 386–389.
- NUORTEVA M.; SALONEN M., (1968): Versuche mit *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Gegen *Blastophagus piniperda* L. (Col., Scolytidae). Annales Entomologici Fennici. 34, 49–55.
- OEPP/EPPO 2005. *Ips cembrae* and *Ips subelongatus*. Bulletin OEPP/ EPPO. 35, 445-449.

- 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.
- PERKINS F. O., 2000. Order Neogregarinorida Grassé, 1953. In: Lee J. J. et al. (eds.): *The illustrated guide to the Protozoa*. Lawrence, Society of Protozoologists. 288-298, 353-369.
- PERNEK M., WIRTH S., BLOMQUIST S. R., AVTZIS D. N., MOSER J. C., 2012. New associations of phoretic mites on *Pityokteines curvidens* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). *Central European Journal of Biology*. 7, 63–68.
- PFEFFER A., 1989. Kůrovcovití a jádrohlodovití: Scolytidae, Platypodidae. Academia, Praha, 137 p.
- Pfeffer A., Knížek M., 1995. Expanze lýkožrouta *Ips duplicatus* (Sahlb.) ze severské tajgy. *Zpravodaj ochrany lesa*, 2, 8-11.
- 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 nematodes. *Environmental Entomology*. 10, 85-87.
- POINAR G.O., 1975. *Entomogenous Nematodes: a Manual and Host List of Insect-Nematode Associations*. E. J. Brill, Leiden. 317 p.
- POPA V., DE'ZIEL E., LAVALLE'E, BAUCE E., GUERTIN C., 2012. The complex symbiotic relationships of bark beetles with microorganisms: a potential practical approach for biological control in forestry. *Pest Management Science*. 68, 963–975.
- POSTNER M., 1974. *Ips cembrae*. In: Schwenke W. (ed.): *Die Forstschädlinge Europas*. II. Band. Käfer. Hamburg, Paul Parey. 458-459.

- PURRINI K., 1978. Protozoen als Krankheitserreger bei einigen Borkenkäferarten (Col., Scolytidae) im Königsee-Gebiet, Oberbayern. Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz, 51, 171-175.
- PURRINI K., FÜHRER E., 1979. Experimentelle Infection von *Pityogenes chalcographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) durch *Malamoeba scolyti* Purrini (Amoebina, Amoebidae) und *Menzbieria chalcographi* Weiser (Neogregarina, Ophryocystidae). Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz und Umweltschutz. 52, 167-173.
- PURRINI, K., 1978a. Über Malamoebalocustae King and Taylor (Protozoa, Rhizopoda, Amoebidae) beim Zottigen Fichtenborkenkäfer, *Dryocoetes autographus* Ratz (Col.: Scolytidae). Journal of Pest Science. 51, 139–141.
- PURRINI, K., 1978b. Protozoen als Krankheitserreger bei einigen Borkenkäferarten (Col., Scolytidae) im Königssee-Gebiet, Oberbayern. Journal of Pest Science. 51, 171–175.
- PURRINI, K., 1980. *Malamoeba scolyti* sp.n. (Amoebidae, Rhizopoda, Protozoa) parasitizing the bark beetles *Dryocoetes autographus* Ratz. And *Hylurgops palliatus* Gyll. (Scolytidae, Col.). Archiv für Protistenkunde. 123, 358–366.
- PURRINI K., ŽIŽKA Z., 1983. More on the life cycle of *Malamoeba scolyti* (Amoebidae: Sarcomastigophora) parasitizing the bark beetle *Dryocoetes autographus* (Scolytidae, Coleoptera). Journal of Invertebrate Pathology. 42, 96–105.
- RAMOS-RODRÍGUEZ O., CAMPBELL J. F., RAMASWAMY S. B. 2006. Pathogenicity of three species of entomopathogenic nematodes to some major stored-product insect pests. Journal of Stored Products Research. 42, 241-252.
- RESNEROVÁ K., SCHOVÁNKOVÁ J., HORÁK J., HOLUŠA J., 2022. Relationships between the fecundity of bark beetles and the presence of antagonists. Scientific Reports, roč. 12, č. 1, s. 1-11. ISSN: 2045-2322.

- RITZEROW S., KONRAD H., STAUFFER C., 2004. Phylogeography of the Eurasian pine shoot beetle *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera, Scolytidae). European Journal of Entomology. 101, 13–19.
- 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.
- RÜHM, W., 1956. Die Nematoden der Ipiden. Parasitologische Schriftenreihe. 6, 1–437.
- RUIZ-CÁRDENAS R., BAKER P., 2010: Life table of *Hypothenemus hampei* (Ferrari) in relation to coffee berry phenology under Colombian field conditions. Scientia Agricola. 67(6), 658–68.
- SALONEN K., 1973. On the life cycle, especially on the reproduction biology of *Blastophagus piniperda* (Col., Scolytidae). Acta Forestalia Fennica. 127, 1–72.
- SAUVARD D., 2007. General biology of bark beetles. In: Lieutier, F., Day, K. R., Battisti, A., Grégoire, J.-C., Evans, H. F.: Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Springer, Dordrecht, 63–88.
- SHANNAG H. K., CAPINERA J. L., 2000. Interference of *Steinernema carpocapsae* (Nematoda: Steinernematidae) with *Cardiochiles diaphaniae* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of melonworm and pickleworm (Lepidoptera: Pyralidae). Environmental Entomology. 29, 612-617.
- SHAPIRO D. I., McCOY C. W., 2000. Virulence of entomopathogenic nematodes to *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) in the laboratory. Journal of Economic Entomology. 93, 1090-1095.
- SCHEDL K.E. 1946 Bestimmungstabellen der palaearktischen Borkenkäfer, II. Die Gattung *Blastophagus* Eichh. Zentralblatt für das Gesamtgebiet der Entomologi. 1(2), 50–58.
- SCHROEDER M.L., LINDELÖW Å., 2002. Attacks on living spruce trees by *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: comparison

- between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology*. 4, 47–56.
- SIITONEN, J., 2014. *Ips acuminatus* kills pines in southern Finland. *Silva Fennica*, 48, article id 1145. 7 p.
- SIX, D.L., 2003. Bark beetle-fungus symbioses. *Insect symbiosis*. K. Bourtzis a T. A. Miller. New York, CRC Press: 97-114.
- SOLTER L.F., BECNEL J.J., OI D.H., 2012. Microsporidian entomopathogens. In: Vega, F.E., Kaya, H.K. (Eds.), *Insect Pathology*, Second Edition. Academic Press, San Diego. 221–263.
- STADELMANN G., BUGMANN H., MEIER F., WERMALINGER B., BIGLER C., 2013. Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. *Forest Ecology and Management*. 305, 273–281.
- STONE C., SIMPSON JA., 1990. Species associations in *Ips grandicollis* galleries in *Pinus taeda*. *New Zealand Journal of Forestry Science*. 20, 75–96.
- STROM BL, ROTON LM, GOYER RA, MEEKER JR, 1999. Visual and semiochemical disruption of host finding in the southern pine beetle. *Ecological Applications*. 9: (3), 1028-1038.
- 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.
- TAKOV D., DOYCHEV D., LINDE A., DRAGANOVA S., PILARSKA D., 2011. Pathogens of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae) in Bulgarian forests. *Phytoparasitica*. 39, 343-352.
- TAKOV D., DOYCHEV D., WEGENSTEINER R., PILARSKA D., 2007. Study on the pathogens of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) from different coniferous stands in Bulgaria, *Acta Zoologica Bulgarica*. 59, 87–96.

- TAKOV D., PILARSKA D., 2008. Prevalence of *Gregarina typographi* Fuchs (Apicomplexa: Gregarinidae) and Nematodes (Nematoda) in bark beetles (Coleoptera: Scolytinae) from Bulgaria depending on the host gender. *Acta Zoologica Bulgarica*. 60, 227–232.
- THÉODORIDÉS J., 1960. Parasites et phoretiques de coleopteres et de myriapodes de Richelieu (Indre-et-Loire). *Annales de Parasitologie*. 35, 488–581.
- THÉODORIDÉS J., 1984. The phylogeny of the Gregarina (Sporozoa). *Origins of Life and Evolution of Biospheres*. 13, 339-342.
- THONG CHS., WEBSTER JM., 1975. Effects of the bark beetles nematode, *Contortylenchus reversus* on gallery construction, fecundity and egg viability of the Douglas fir beetle *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Invertebrate Pathology*. 26, 235–238.
- TONKA T., PULTAR O., WEISER J., 2007. Survival of the spruce bark beetle, *Ips typographus*, infected with pathogens or parasites. *IOBC/wprs Bull*. 30, 211–215.
- TONKA T., WEISER J. JR., WEISER J. 2010. Budding: A new stage in the development of *Chytridiopsis typographi* (Zygomycetes: Microsporidia). *Journal of Invertebrate Pathology*. 104, 17-22.
- 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., SCHRÉVEL 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.



- VEGA F.E., MEYLING N.V., LUANGSAARD J.J., BLACKWELL M., 2012. Fungal entomopathogens. In: Vega, F.E., Kaya, H.K. (Eds.), *Insect Pathology*, Second Edition. Academic Press, San Diego. 171–220.
- VEGA F., HOFSTETTER R., 2015. *Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species*. Academic Press. ISBN 9780124171565.
- VIŠŇÁK R., 2009. Les v hodině dvanácté. *Abies*. 323 p.
- VON LINSTOW, O.F.B., 1890. Über *Allantonema* und *Diplogaster*. *Centralblatt für Bakteriologie*. 8, 489–493.
- 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., 1994. *Chytridiopsis typographi* (Protozoa, Microsporidia) and other pathogens in *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). *IOBC/WPRS Bulletin*. 17, 39-42.
- WEGENSTEINER R., 2004. Pathogens in bark beetles. In: Lieutier F. et al. (eds.): *Bark and wood boring insects in living trees in Europe: a synthesis*. Dordrecht, Kluwer. 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.
- 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., 1996a. 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. 1996b. Untersuchungen zum Auftreten von Pathogen by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) aus einem Naturschutzgebiet in Schwarzwald (Baden-Württemberg). Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz. 69, 162-167.
- WEGENSTEINER R., WEISER J., FÜHRER E. 1996. Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Journal of Applied Entomology. 120, 199-204.
- WEGENSTEINER R., 1996. Laboratory evaluation of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Against *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). IOBC/wprs Bull. 19, 186–189.
- WEGENSTEINER R., EPPER C., WERMELINGER B., 2007b. Untersuchungen über das Auftreten und die Dynamik von Pathogenen bei *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Befallsherden unter besonderer Berücksichtigung der Protozoen. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. 80, 79–90.
- WEGENSTEINER R., PERNEK M., WEISER J., 2007a. Occurrence of *Gregarina typographi* (Sporozoa, Gregarinidae) and of *Metschnikowia typographi* (Ascomycota, Metschnikowiaceae) in *Ips sexdentatus* (Coleoptera, Scolytidae) from Austria. IOBC/wprs Bull. 30, 217–220.
- WEGENSTEINER, R., WEISER, J., 2009. Geographische Verbreitung und Häufigkeit von Pathogenen im Fichtenborkenkäfer *Ips typographus* L. (Coleoptera, Curculionidae) in Europa. Mitteilungen der Deutschen Gessellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie. 17, 159–162.
- WEGENSTEINER R., TKACZUK C., BAŁAZY S., GRIESSER S., ROUFFAUD M., STRADNER A. ET AL., 2015: Occurrence of pathogens in populations of *Ips typographus*, *Ips sexdentatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) and *Hyllobius* spp. (Coleoptera, Curculionidae, Curculioninae) from Austria, Poland and France. Acta Protozoologica. 54, 219–232.
- WEISER J., HOLUŠA J., ŽIŽKA Z. 2006. *Larssoniella duplicati* n.sp. (Microsporidia. Unikaryonidae), a newly described pathogen infecting the

- double-spined spruce bark beetle, *Ips duplicatus* (Coleoptera, Scolytidae) in the Czech Republic. *Journal of Pest Science*. 79, 127-135.
- WEISER, J., 1955. Beitrag zur Kenntnis der Parasiten des Borkenkäfers *Ips typographus*. II. *Vestník Československé Zoologické Společnosti Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae*. 19, 374–380.
- WEISER J. 1966. *Nemoci hmyzu*. Praha, Academia. 556 p.
- WEISER J., 1954a. Beitrag zur Kenntnis der Parasiten des Borkenkäfers *Ips typographus*. I. *Vestník Československé Zoologické Společnosti. Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae*. 18, 217–227.
- WEISER J., 1954b. Příspěvek k systematizaci Schizogregarin. *Československé Parasitologie* 1. 179–212.
- WEISER J., 2002. Patogenní organismy. In: Skuhravý V. (ed.): *Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity*. Praha, Agrospoj. 97–100.
- 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., 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., WEGENSTEINER R., ŽIŽKA Z., 1998. *Unikaryon montanum* sp.n., (Protista, Microspora), a new pathogen of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Folia Parasitologica*. 45, 191-195.
- WEISER J., MRÁČEK Z., 1988. *Parasitic nematodes of the insects*. Praha, Academia. 250 p.
- WERMELINGER B., RIGLING A., SCHNEIDER MATHIS D., DOBBERTIN M., 2008. Assessing the role of bark- and wood-boring insects in the decline of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the Swiss Rhone valley. *Ecological Entomology*. 33, 239-249.

- WITTNER M., WEISS L. M., 1999. The microsporidia and microsporidiosis. Washington DC, ASM Press. 553 p.
- WOOD S. L., 1982: The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27,411–446.
- WOOD S.L., 1985. New synonymy and new species of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Great Basin naturalist memoirs*. 45(2), 266-275.
- WOOD, S.L., 1982. The bark and ambrosia beetles of North America (Coleoptera: Scolytidae), A Taxonomic Monograph. *Great Basin naturalist memoirs*. 6, 1–1359.
- WOOD S.L., BRIGHT D.E., 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic Index. *Great Basin naturalist memoirs*. 13, 1–1553.
- WOUTS, W. M., 1979. The biology and life cycle of a New Zealand population of *Heterorhabditis heliothidis* (Heterorhabditidae). *Nematologica*. 25, 191-20.
- YAMAN M., BAKI H., 2011. First record of Entomopoxvirus of *Ips typographus* (Linnaeus) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) for Turkey. *Acta Zoologica Bulgarica*. 63, 199-202.
- 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.
- YATSENKOWSKY A.W., 1924. The castration of *Blastophagus* of pines by roundworms and their effect on the activity and life phenomena of the Ipidae. *Western White Russian. Publication of Agriculture Institute*. 3, 1–19.
- YE, H., DING, X., 1999. Impacts of *Tomicus minor* on distribution and reproduction of *Tomicus piniperda* (Col., Scolytidae) on the trunk of the living *Pinus yunnanensis* trees. *Journal of Applied Entomology*. 123, 329–333.

- ZAHRADNÍK P. 2007. Lýkožrout lesklý. Lesnická práce, 86: Příloha, I-IV.
- ZAHRADNÍK P., KNÍŽEK M., 1999. Lýkožrout vrcholkový. Lesnická Práce, 80: Příloha, I-IV.
- ZIMOVÁ S., RESNEROVÁ K., VANICKÁ H., HORÁK J., TROMBIK J., KACPRZYK M., HOLUŠA J., 2019. Infection Levels of the Microsporidium *Larssoniella duplicati* in Populations of the Invasive Bark Beetle *Ips duplicatus*: From Native to New Outbreak Areas. *Forests*, 10(2), 131.
- ZITTERER P. M., 2002. Antagonists of *Ips acuminatus* (Gyllenhal) with special consideration of pathogens. Diploma thesis. Wien, Universität für Bodenkultur. 56 p.