

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



**Letová aktivita a disperze lýkožrouta smrkového
Ips typographus (L.) v závislosti na velikosti jedinců**

Flight activity and dispersal of the spruce bark beetle
Ips typographus (L.) in relation to its body size

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.

Konzultant: Ing. Oto Nakládal, Ph.D.

Autor: Bc. Lucie Kylarová



Česká zemědělská univerzita v Praze
Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí
Akademický rok: 2010/2011

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE (PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

pro: Lucii Kylarovou

obor: Aplikovaná ekologie

Název tématu: **Letová aktivita a disperze lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.) v závislosti na velikosti jedinců.**

Název tématu v anglickém jazyce: **Flight activity and dispersal of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) in relation to its body size.**

Zásady pro vypracování:

Kůrovci (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) jsou již dlouhou dobu předmětem studia biologů, ekologů a lesníků. Vyznačují se nápadnými morfologickými znaky a péčí o potomstvo. Znakem lýkožrouta smrkového je navíc schopnost způsobit žírem pod kůrou jehličnatých stromů, zejména smrku, závažné škody lesnímu hospodářství (PFEFFER 1955). I přes dobře známé aspekty jeho biologie a reprodukce jsou v našich poznacích stále významné mezery (WERMELINGER 2004).

Pro kůrovce jakožto organismus závislý na dočasných a roztroušených zdrojích, kterými jsou stromy o určitých vlastnostech lýka, je důležitá schopnost disperze (FORSSE & SOLBRECK 1985, ZUMR 1985, SPEIGHT et al. 2008). Z pokusů typu mark-recapture vyplývají dosti různé údaje o schopnosti kůrovce šířit se (např. ZUMR 1985, DUELLI et al. 1997). V pokusech, kde jsou kůrovci odchyťováni z napadených stromů v oblastech s vysokým podílem smrkových porostů, nelze určit, do jaké míry jde o jedince lokální nebo o imigranty. Vysokou mobilitu kůrovců uvádějí např. WESLIEN & LINDELÖW (1989). Jelikož toto téma úzce souvisí s praktickou možností odhadovat míru ohrožení konkrétního lesního porostu, je žádoucí naše znalosti dále prohloubit.

Cílem této diplomové práce je u kůrovců odchytených do feromonových lapačů na několika lokalitách v oblasti Českého Středoohoří vyhodnotit rozdíly ve velikosti jedinců z kontinuální smrčiny a z bezlesé kulturní krajiny, resp. jedinců lokálních a migrujících: (1) během sezony, (2) v průběhu jarního rojení a (3) v průběhu dne během jarního rojení. Na základě předběžné analýzy dat z předchozích let provedené ve stejné oblasti předpokládáme, že jedinci odchytení



dále od ohniska výskytu kůrovce budou vykazovat průměrně menší velikost. Přitom velikost dospělé samice může být dobrým vodítkem při odhadu její plodnosti (SPEIGHT et al. 2008) a větší samci obvykle dosahují většího reprodukčního úspěchu (REID & ROITBERG 1995).

Rozsah grafických prací: podle potřeby

Rozsah průvodní zprávy: cca 60 stran včetně grafů, obrázků a tabulek

Seznam odborné literatury:

- DUELLI P., ZAHRADNÍK P., KNÍŽEK M. & KALINOVÁ B. (1997): Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and the efficiency of pheromone traps. *Journal of Applied Entomology*, 121: 297-303.
- FORSSE E. & SOLBRECK CH. (1985): Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. *Journal of Applied Entomology*, 100: 47-57.
- PFEFFER A. (1955): *Fauna ČSR, kůrovci - Scolytoidea. Svazek 6.* ČSAV, Praha, 324 pp.
- REID M.L. & ROITBERG B.D. (1995): Effects of body size on investment in individual broods by male pine engravers (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1396-1401.
- SPEIGHT M.R., HUNTER M.D. & WATT A.D. (2008): *Ecology of Insects: Concepts and Applications, 2nd edition.* Wiley-Blackwell, Chichester, 640 pp.
- WERMELINGER B. (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202: 67-82.
- WESLIEN J. & LINDELÖW Å. (1989): Trapping a local population of spruce bark beetles *Ips typographus* (L.): Population size and origin of trapped beetles. *Ecography*, 12: 511-514.
- ZUMR V. (1985): *Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (Ips typographus) a ochrana proti němu.* Academia, Praha, 105 pp.

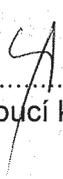
Vedoucí diplomové práce: doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D.

Konzultant diplomové práce: Ing. Oto Nakládal, Ph.D.

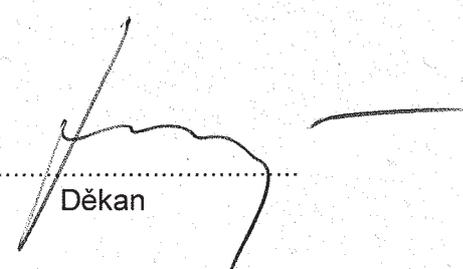
Datum zadání diplomové práce: 19. srpna 2010

Termín odevzdání diplomové práce: 30. dubna 2011

L.S.


Vedoucí katedry




Děkan

V Praze dne

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Jana Růžičky a Oty Nakládala, a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

Ve Stárkově dne

.....

Lucie Kylarová

Poděkování

Chci poděkovat především oběma svým vedoucím za mnoho času a cenných rad, které mi věnovali. Velký dík patří také členům Katedry ochrany lesa a myslivosti FLD ČZU za poskytnutí pomůcek a zázemí k měření lýkožroutů. Dále děkuji všem lidem, kteří mě podporovali v průběhu psaní této práce.

Abstrakt

Cílem této práce bylo zpracovat rešerši o ekologii lýkožrouta smrkového, zejména o disperzi a letové aktivitě, a poté porovnat velikost těla lýkožroutů odchycených do feromonových pastí (lapačů Theyson s feromonovou směsí Pheagr IT) ve smrkovém porostu a v okolní bezlesé krajině ve vzdálenosti 800 m, 1 500 m a 5 700 m od lesa. Na lýkožroutech byly měřeny tři tělesné rozměry: délka a šířka štítu a délka krovek. Jelikož byly vzájemně silně korelované ($r = 0,7847 - 0,9039$; $p < 0,001$; $N = 8671$), k porovnání byla vybrána pouze šířka štítu. V lapačích mimo lesní porost byli nalezeni signifikantně větší jedinci ($p < 0,001$) jak při jarním rojení (kromě stanovišť 1 500 m a 5 700 m), tak později v průběhu sezóny. Při bližším porovnání jednotlivých dnů však ve velikosti lýkožroutů v některých případech nebyly zjištěny průkazné rozdíly. Nebyl zaznamenán žádný trend ve změně velikosti těla v průběhu sezóny. Výsledky jsou diskutovány také z metodického hlediska.

Klíčová slova: *životní cyklus kůrovců, feromonové pastí, disperzní potenciál, Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae*

Abstract

The aim of this thesis was to gather and review literature devoted to European spruce bark beetle ecology, especially dispersal and flight, and then to compare body size of beetles captured in pheromone traps (Theyson trap, Pheagr IT pheromone blend) in spruce stand and in forest-free agricultural landscape (in 800 m, 1500 m, and 5 700 m distance from the stand). Three different measures of body size were employed: width and length of pronotum and length of elytra. Since all these measures were strongly correlated ($r = 0,7847 - 0,9039$; $p < 0,001$; $N = 8671$), only pronotum width was used for comparisons. Significantly larger beetles ($p < 0,001$) were found in traps in forest-free sites both during spring swarming (except 1500 m – 5 700 m) and within the whole season, although in more detailed view for several days of the season there were no significant differences among sites. There was no observable trend in variation of body size during the season. Results are discussed also from a methodical point of view.

Key words: *bark beetle life cycle, pheromone trap, dispersal potential, Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae*

Obsah

1. Úvod	6
2. Cíle práce	9
3. Literární rešerše	10
3.1 Rozšíření	10
3.2 Vzhled jedinců	10
3.3 Životní cyklus a kolonizace hostitele	11
3.4 Disperze	17
3.5 Letová aktivita	23
3.6 Význam zjišťování velikosti těla	25
4. Metodika	27
4.1 Stručná charakteristika území a odchyťových lokalit	27
4.2 Popis a uspořádání pokusu	29
4.3 Zpracování dat	29
4.4 Vyhodnocení dat	31
5. Výsledky	32
5.1 Jsou tři zvolené charakteristiky velikosti lýkožrouta smrkového korelované?	32
5.2 Liší se velikostí těla jedinci lokální části populace od migrující části?	32
5.3 Existuje nějaký trend ve změně velikosti těla lýkožroutů v průběhu sezóny?	35
5.4 Projevují se rozdíly ve velikosti těla lýkožroutů v průběhu dne na počátku sezóny (při jarním rojení)?	35
6. Diskuse	37
7. Závěr	41
8. Seznam zdrojů	42
9. Seznam příloh	52

1. Úvod

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* (Linnaeus, 1758)) je jedním z kůrovců, dnes řazených jako podčeleď kůrovcovití (Scolytinae) mezi nosatcovité brouky (Coleoptera: Curculionidae). Kůrovci spolu s příbuznou podčeledí jádrohlodů (Platypodinae) obsahují velký počet tropických i temperátních býložravých druhů, jejichž hostiteli jsou zejména odumírající stojící či padlé, případně člověkem vytěžené stromy (Knížek & Beaver 2004, Sauvard 2004, Speight et al. 2008). Ekologicky představují kůrovci nesmírně zajímavé a relativně dobře prozkoumané organismy. Podkorní druhy kůrovců jsou příkladem živočichů vázaných svým vývojem a rozmnožováním na nutričně nevyvážené substráty, roztroušené v prostoru a nesouvisle se vyskytující v čase. Na tato omezení byli schopni reagovat prostřednictvím péče o potomstvo, symbiózy s houbami a unikátní vnitro- i mezi-druhové komunikace, která je zajištěna produkcí a percepcí druhově specifické směsi feromonů. Tyto látky regulují kolonizaci hostitele a slouží i jako pohlavní atraktanty (Bakke et al. 1977, Paine et al. 1997, Byers 2004, Speight et al. 2008). Díky jejich schopnosti rychle se namnožit na vhodných substrátech, a schopnosti tzv. agresivních druhů kolonizovat i vitální stromy, dochází ke změnám struktury lesních porostů a urychluje se recyklace živin vázaných v biomase a tvorba vhodných zdrojů pro další druhy živočichů, hub a rostlin, a kůrovci jsou proto považováni za významný faktor úspěchu lesních společenstev (Wood 1982, Jonášová & Prach 2004, Müller et al. 2008).

Ve střední Evropě žije 107 druhů kůrovců (Pfeffer 1955), z nichž právě lýkožrout smrkový je známý díky svým občasným enormním namnožením (gradacím) ve smrčinách po celé Evropě (Rudinsky 1962, Skuhravý 2002). Dospělí jedinci se při rozmnožování zavrtávají do kůry smrků, kde se páří, a poté ve vrstvě lýka probíhá celý larvální vývoj potomstva (Pfeffer 1955, Doležal & Sehnal 2007). Vitální hostitelský strom disponuje obrannými mechanismy, které dokážou úspěšnému náletu menšího počtu lýkožroutů zabránit (Rudinsky 1962, Byers 1989, Paine et al. 1997). Jedinci latentní populace lýkožrouta jsou z tohoto důvodu schopni osídlit pouze hostitele fyziologicky oslabené nějakým primárním stresorem (Pfeffer 1955, Wood 1982, Vitě 1989, Speight et al. 2008). Ve střeoevropských podmínkách je takovým faktorem zejména sucho, napadení houbou václavkou nebo defoliátory a mechanická poškození stromu větrem nebo sněhem, včetně možné kombinace s imisní zátěží (Zumr 1985, Grodzki 2004). Odlišný dopad má na hostitele nálet za vysokých populačních hustot, typických pro gradující populaci, kdy může lýkožrout smrkový díky hromadnému, feromony koordinovanému náletu úspěšně kolonizovat i zdravé stromy (Pfeffer 1955,

Rudinsky 1962, Zahradník 2006). Dle měnící se populační hustoty tedy může být považován za sekundárního (fakultativního) až primárního parazita smrku (Rudinsky 1962, Paine et al. 1997). Navíc preferuje stromy v mýtním věku (Müller et al. 2008). Mnoha odborníky je proto považován za nejdůležitějšího biotického činitele ve smrkových lesích Eurasie (Pfeffer 1955, Grégoire & Evans 2004, Speight et al. 2008) a evropskou lesnickou veřejností i českou legislativou je nazýván škůdcem (MZe 1996 & 2000, Wermelinger 2004).

Dlouhodobé požadavky lesních hospodářů na možnost regulace gradujících populací lýkožrouta smrkového s cílem minimalizovat ekonomické škody byly a jsou podnětem základního i aplikovaného výzkumu. Do 70. let 20. století byly publikovány základní poznatky o vlivu klimatických faktorů, o populačních hustotách druhu a o vhodnosti hostitelských stromů, pro praxi byla rozpracována odchyťová metoda pomocí stromových lapáků (Pfeffer 1955, Rudinsky 1962, Zumr 1985). Další výzkum byl zaměřen na feromony a jejich využití v lesnické praxi. Pozornost byla věnována zpřesňování dřívějších poznatků o interakcích s hostitelskou dřevinou, přirozenými nepřáteli a symbiotickými houbami (Bakke 1991, Paine et al. 1997, Wermelinger 2004). Na prahu 21. století jsou díky tomu známé metody, umožňující monitorovat a snižovat populační hustotu lýkožrouta smrkového. Nicméně stále nedokážou zabránit gradacím jeho populací v lokalitách po rozsáhlých disturbancích nebo v oslabených porostech, odkud se jedinci přemnožené populace mohou dále šířit (Wermelinger 2004).

Obecné rizikové charakteristiky porostů, kde by ke gradaci mohlo dojít, jsou sice známy (Zumr 1985, Vité 1989, Wermelinger 2004, Netherer & Nopp-Mayr 2005), jednotliví lesní hospodáři však potřebují s ohledem na efektivitu vynaložených opatření přesnější informace o riziku napadení konkrétního porostu v dané sezóně. Tyto informace souvisejí jak s polohou lokality a vitalitou porostu, tak s populační dynamikou lýkožrouta (Paine et al. 1997, Wermelinger 2004). Navíc, na základě modelování klimatu v horizontu příštího století se zřetelem na evropské smrčiny jsou předpovídány častější zvraty v jarních teplotách a častější a delší letní sucha. Tyto okolnosti, spolu s případným prodloužením vegetační sezóny, mohou vést k oslabení smrkových porostů a následnému nárůstu počtu generací lýkožrouta smrkového v mnoha oblastech a k jeho výraznějším gradacím (Lange et al. 2006, Schlyter et al. 2006, Hlásny & Turčáni 2009, Jönsson et al. 2009). Právě organismy, jejichž výskyt a fenologie jsou úzce svázány s podnebím a počasím, a které jsou schopné populační gradace, můžou na jakoukoli klimatickou změnu citlivě reagovat (Logan et al. 2003). Z těchto

důvodů jsou vznášeny další požadavky na aplikovaný výzkum ekologie a populační dynamiky lýkožrouta smrkového s cílem účinnější ochrany porostů.

Pro kůrovce jakožto organismy závislé na dočasných a roztroušených zdrojích, kterými jsou stromy o určitých vlastnostech lýka, je důležitá schopnost disperze (Rudinsky 1962, Wood 1982, Forsse & Solbreck 1985, Speight et al. 2008). Znalost podmínek a okolností, za kterých k disperzi dochází, je zase zásadní pro člověka, který se snaží bránit lokálnímu přemnožení lýkožroutů pomocí feromonových lapačů, a samozřejmě při tom chce optimalizovat vynaložené úsilí (Botterweg 1982, Duelli et al. 1997, Wermelinger 2004). V případě, že jsou brouci odchyťováni v oblastech s blízkými nebo souvislými smrkovými porosty, nelze určit, do jaké míry jde o jedince lokální nebo o imigranty. To lze vyřešit pokusy typu capture-mark-recapture (dále jen CMR), kdy se předem barevně označení brouci z místní populace či z umělého chovu v zájmovém území vypustí a zpětně odchyťávají, anebo tím, že pokus bude vymezen mimo smrkový porost, jak to udělali například Botterweg (1982) a Duelli et al. (1986, 1997), a jak se stalo také v případě této práce. Přesto, že několik studií se disperzi lýkožrouta smrkového a dalších druhů kůrovců věnovalo, Byers (2000) stále považuje naše znalosti na nedostatečné.

Schopnost disperze by mohla souviset s velikostí těla, která je v ekologii živočichů korelována s mnoha charakteristikami fitness (viz kapitolu 3.6). Velikost těla může například úzce souviset s množstvím tělesného tuku či proteinů, které dospělí kůrovci potřebují pro let na větší vzdálenosti (Hedden & Billings 1977, Gries 1985, Němec et al. 1993). Je dokázáno, že velikost těla lýkožroutů je negativně ovlivněna vysokou hustotou jedinců na kmeni (Botterweg 1983, Anderbrant & Schlyter 1989, Furuta 1989), takže může být považována za indikátor latentního/kalamitního stavu populace a jeho vývoje (Sallé et al. 2005).

2. Cíle práce

V množství odborných prací věnujících se lýkožroutovi smrkovému chybí takové, které by podrobně, v denním i kratším intervalu, sledovaly po celou sezónu jeho disperzi z ohniska (hloučku napadených stromů) dále od lesa, a zaměřili se při tom na relativně snadno změřitelné charakteristiky velikosti těla, kterými jsou délka a šířka štítu a délka krovek. Cílem této diplomové práce¹ je proto u kůrovců, odchycených do feromonových lapačů na několika lokalitách v oblasti Českého Středoohoří, vyhodnotit rozdíly ve velikosti jedinců z kontinuální smrčiny a z bezlesé kulturní krajiny (myšleno bez lesních porostů se smrkem ztepilým) v průběhu jarního rojení 2010 a během sezóny 2010.

Dílními cíli této práce jsou odpovědi na následující otázky:

- 1) Liší se velikostí těla jedinci lokální části populace od migrující části?
- 2) Existuje nějaký trend ve změně velikosti těla lýkožroutů v průběhu sezóny?
- 3) Projevují se rozdíly ve velikosti těla v průběhu dne u lýkožroutů na počátku sezóny (při jarním rojení)?
- 4) Jsou tři zvolené charakteristiky velikosti jedince lýkožrouta smrkového korelované?

¹ Text je doplněn obrázky (fotkami a grafy) a tabulkami, které jsou označovány následovně: pořadovým číslem části práce, ve které jsou umístěny, a poté písmenem abecedy, kde velká písmena jsou vyhrazena obrázkům a malá tabulkám. Obrázky a tabulky v přílohách jsou číslovány samostatně jako Příloha I. atd.

3. Literární rešerše

V této části práce nejprve v pěti podkapitolách nastíním základní biologické a ekologické charakteristiky lýkožrouta smrkového, zejména ve vztahu k tématu celé práce: rozšíření druhu, determinaci dospělých jedinců, životní cyklus, interakce s hostitelem a dosavadní poznatky o disperzi. Poté se věnuji vztahu mezi velikostí těla lýkožrouta smrkového a charakteristikami fitness.

3.1 Rozšíření

Lýkožrout smrkový je přirozeně rozšířen v palearktické oblasti na různých dřevinách rodů *Picea*, *Abies*, *Larix* a *Pinus*, běžně však pouze na rodu *Picea* (Zumr 1985, Skuhravý 2002, Sauvard 2004). Geograficky se jeho areál rozprostírá zejména mezi 50° a 65° severní šířky a 10° až 140° východní délky (Skuhravý 2002), a kopíruje tak přibližně rozšíření tajgy a smíšených lesů od západní Evropy po východní Asii. V Evropě je hlavním hostitelem lýkožrouta smrkového smrk ztepilý (*Picea abies* (Linnaeus) Karsten), dále jen smrk (Pfeffer 1955). Analýzou mitochondriální DNA bylo v Evropě zjištěno celkem osm haplotypů lýkožrouta smrkového, z jejichž výskytu lze odvodit, že tento druh doprovázel smrk v jeho glaciálních refugiích, a po skončení poslední doby ledové se po střední a severní Evropě rozšířil spolu s ním z dinárského refugia (Stauffer et al. 1999). Historicky byl lýkožrout smrkový ve střední Evropě horským druhem a do nížin sestupoval pouze ve vyšších zeměpisných šířkách, druhotně se však rozšířil s hospodářským uplatněním smrku v nižších polohách (Zumr 1985). Dnes je zde běžný i v pahorkatinách a nížinách (Skuhravý 2002).

3.2 Vzhled jedinců

Pfeffer (1955), Zumr (1985) a Skuhravý (2002) popisují dospělé lýkožrouty smrkové jako 4,2 až 5,5 mm dlouhé lesklé hnědočerné brouky válcovitého tvaru těla s dlouhým žlutavým ochlupením, kteří v rámci rodu *Ips* De Geer, 1775 patří do skupiny druhů se čtyřmi páry hrbolků na okraji vyhloubené zádi krovek (spolu s *Ips cembrae* (Heer, 1836), *Ips amitinus* (Eichhoff, 1871) a *Ips duplicatus* (C.R. Sahlberg, 1836)). Od ostatních druhů této skupiny je odlišuje hladký povrch mezer mezi řadami teček na krovkách a nevýrazný hrbolek na čele. Mohou se vyskytovat i brouci menší než 4 mm, a to v důsledku nedostatečné výživy larvy (Skuhravý 2002). Dalším charakteristickým znakem druhu je velká oválná palička nad konci tykadla se zřetelně zprohýbanými švy.

Štít je válcovitý, poněkud delší než širší. Taktéž krovky jsou delší než širší a delší než štít (viz Přílohu V.). Pohlavní dimorfismus není ve vnější morfologii podle Zumra (1985) zřetelný, nicméně Schlyter & Cederholm (1981) udávají relativně spolehlivý znak rozlišující pohlaví dospělých brouků, a to, že samice mají hustější ochlupení štítu než samci. Pohlaví by se měla lišit i podle drobných stridulačních rýh na hrdle pod ústním ústrojím, které jsou vyvinuty pouze u samic (Rudinsky 1979).

U nedospělých stadií lýkožrouta smrkového je pro determinaci důležité to, zda se nacházejí v typickém, během sezóny se postupně vyvíjejícím požerku, který je druhově specifickým systémem chodeb vyhlodaným rodičovským párem kůrovců a jejich potomstvem pod kůrou hostitelské dřeviny. Popis vajíčka, larvy a kukly lze nalézt například u Pfeffera (1955) a Zumra (1985), vzhled požerku je zmíněn v následující části textu.

3.3 Životní cyklus a kolonizace hostitele

Tak jako u jiných druhů hmyzu s rozsáhlým areálem, i u lýkožrouta smrkového lze v počtu generací v jedné sezóně pozorovat vliv nadmořské výšky a zeměpisné šířky (Lange et al. 2006). V Alpách a ve střední Evropě v nížinách a pahorkatinách vytváří dvě, za příznivého letního počasí až tři generace do roka, v horských polohách a stejně tak v severní Evropě bývá každý rok založena pouze jedna generace (Pfeffer 1955, Zumr 1985, Byers & Löfqvist 1989, Faccoli & Buffo 2004). Životní cyklus lýkožrouta smrkového se skládá z těchto význačných částí: vývoje vajíčka, larev a kukel, zralostního žíru čerstvě vylíhlých dospělců a kolonizace hostitelského strumu pohlavně dospělými brouky (Pfeffer 1955). Wood (1982) u kolonizace rozlišuje čtyři fáze: disperzi, volbu hostitele, koncentraci jedinců na hostiteli doprovázenou prohlodáním se pod kůrou, a založení nové generace. Kromě disperze a náletu na hostitele se všechny zmíněné události životního cyklu odehrávají skrytě pod kůrou. Současně pod ní lze během vegetační sezóny nalézt vajíčka, larvy různých instarů, kukly i pohlavně dospívající adultní brouky (Zumr 1985).

Životní cyklus popíši tak, jak probíhá ve vegetační sezóně ve střední Evropě. Na jaře jsou přezimující jedinci aktivováni rostoucí teplotou a pohlavní zralostí (Sauvard 2004). Význam nemají pouze jednotlivé teploty dosahované během dne, ale také jejich sled a součet, tzv. suma efektivních teplot (dále jen SET) (Zumr 1985). Pfeffer (1955) uvádí, že lýkožrouti se začínají pohybovat, když se teplota kůry či hrabanky vyšplhá na 14 °C. Dle pozorování Zumra (1985) nastává u dospělců lýkožrouta smrkového při SET

118 °C opuštění zimoviště. Ne zcela dospělí brouci pokračují ve zralostním žíru, pohlavně dospělí brouci se rozptylují z rodných stromů s cílem nalézt vhodné hostitele pro vývoj potomstva (Rudinsky 1962, Zumr 1985, Byers & Lofqvist 1989). Na základě pokusu s chovanými lýkožrouty určili Byers & Lofqvist (1989), že dospělí jedinci obou pohlaví žijí dva až tři týdny. Disperzi se podrobněji věnuji v následující kapitole a zde budu pokračovat náletem brouků na hostitele a samotným rozmnožováním.

Anatomie borky a vitalita konkrétního smrku jsou nejdůležitějšími znaky, které jej předurčují jako vhodného hostitele kůrovců (Wermelinger 2004). Už Pfefferovi (1955) bylo známo, že lýkožrouti smrkoví potřebují ke svému vývoji stromy s relativně silnější vrstvou zavádajícího lýka, čili primárně starší čerstvě odumřelé stromy nebo stromy fyziologicky oslabené v důsledku vývratu, polomu, napadení václavkou, imisní zátěže, nebo i vytěžené neodkorněné kmeny. Lýkožrouti zároveň preferují stromy s hladkou borkou, kterou se lze snadno prokousat (Zumr 1985). Pfeffer (1955) lýkožrouta smrkového vymezuje na spodní části kmene a nadzemní části pařezu, nicméně on a další autoři uvádějí, že první brouci kolonizují strom v místech spodních uschlých větví koruny. Osidlování stromu lýkožroutem smrkovým je na kmeni patrné díky hnědým drtinkám, tj. vyhlodané borce, a u bránicích se stromů lze pozorovat také bodové, rozptýlené výrony pryskyřice; úspěšná kolonizace v pokročilé fázi se projevuje reznutím jehličí a nakonec opadáváním kůry z kmene (Pfeffer 1955, Zahradník 2006), což je zachyceno na obrázku v Příloze I. V porostu si lýkožrouti přednostně vybírají smrky osluněné, v porostních okrajích, v sušších a níže položených oblastech stromy v údolích a při úpatích, v horských polohách naproti tomu smrky exponované (Zumr 1985, Sanders 1987, Schroeder & Lindelöw 2002).

Nejlepší podmínky co do struktury porostu mu poskytují stejnověké a stejnorodé smrčiny, protože mají krátkou korunu a velké rozsah hladké kůry, navíc jsou ze své podstaty náchylnější k disturbancím, které připravují populacím kůrovců náhle dostupnou obrovskou nabídku substrátu k rozmnožování (Zumr 1985). Systém hodnocení rizikových porostů a jeho verifikace pro podmínky smrčin Vysokých Tater (Netherer & Nopp-Mayr 2005) ukázali charakteristiky území a porostu, které jsou predispozicí pro výskyt gradace lýkožrouta smrkového v případě disturbance. Jako území nejcitlivější ke gradaci z jejich analýzy vyšly horní části svahů a hřebeny, díky své poloze exponované, s půdami trpícími nedostatkem vláhy, vystavené silným větrům a eventuálně imisní zátěži. Na úrovni porostu bylo největší riziko identifikováno pro husté porosty tvořené více než 70 % podílem smrku a starší šedesáti let. I mimo horské podmínky lýkožroutům ideální rozmnožovací substrát ve velkém množství poskytují

stromy na lokalitách s polomy nebo porosty, které nepospívají v důsledku nevhodného stanoviště nebo extrémního počasí (Rudinsky 1962, Speight et al. 2008).

Za těchto podmínek se populace mohou (a pravidelně k tomu dochází) enormně namnožit. V následných sezonách však další generace nenacházejí dostatek stromů se zavadlým lýkem, protože to už bylo zkonsumované nebo příliš zaschlo, a dochází tak k napadení zdravých a mladších smrků blízko kůrovcového ohniska (Zumr 1985, Zahradník 2006, Speight et al. 2008). Další vývoj gradace, která obvykle trvá tři až šest let, pak ovlivňuje dostupnost potenciálních hostitelů, tlak přirozených nepřátel lýkožroutů a prováděná lesnická opatření (Wermelinger 2004). Přehled evropských kůrovcových gradací popsanych od 15. století poskytuje Skuhravý (2002). V případě latentní populace k napadání obranyschopných stromů nedochází, čehož si všimli badatelé již na konci 18. století (Vité 1989). Latentní populace lýkožroutů je udržována v dynamické rovnováze s hostitelskými stromy prostřednictvím mechanismu zisku z vhodných hostitelůstromů vyrovnávaného ztrátami jedinců při jejich vyhledávání (Raffa & Berryman 1980).

Jako u jiných polygynních druhů kůrovců je sameček tím pohlavím, které iniciuje obsazení vhodného stromu a produkuje agregační feromony lákající samičky a další samečky ke společnému zdolání obranného systému hostitele (Pfeffer 1955, Wood 1982, Byers 1989, Schlyter & Zhang 1996). Konkrétně, tzv. pionýrství samečci jsou těmi, kteří vyhledávají náhodným přistáváním, s pomocí vizuální stimulace nebo podle kairomonů hostitele a dávají o něm chemický signál dalším samečkům i samičkám, kteří postupně přilétají a zakládají tak lokální populaci (Wood 1982, Sanders 1987, Franklin & Grégoire 1999, Byers 2000). Podle Raffa & Berryman (1980) by i necílený rozptyl jedinců v prostředí, spojený s náhodným přistáváním na hostitelích a jejich „ochutnáním“, mohl vést právě díky existenci agregačních feromonů k nalezení a obsazení většiny vhodných stromů. Evoluce tohoto unikátního komunikačního systému je pravděpodobně spjata s prvotní detoxikací hostitelských obranných látek ze skupiny monoterpenů (Vanderwel 1994). Základními komponentami agregační feromonové směsi lýkožrouta smrkového jsou (S)-*cis*-verbenol a 2-methylbut-3-en-2-ol, který je specifický pouze pro tento druh a objevili ho Bakke et al. (1977) v zadním střevu samečků. Zdá se, že *cis*-verbenol vábí brouky z větších vzdáleností a methylbutenol působí spíše na krátké vzdálenosti a láká k přistání. Nepřirozeně vysoké koncentrace *cis*-verbenolu v lapačích však od přistání odrazují samečky (Schlyter et al. 1987a). Reakce na tyto dvě látky ale nastává pouze tehdy, pokud jsou emitovány zároveň (Schlyter et al. 1987b). Feromony specifické pro jiné druhy lýkožroutů a látky těkající z

listnatých stromů ho naopak odrazují (Anderbrant 1988, Byers 1993 & 2000, Zhang & Schlyter 2003). Poznatky o feromonech a biochemických interakcích při osidlování živého hostitelského stromu kůrovci souhrnně popisují Byers (1989), Paine et al. (1997), Byers (2004) a Sun et al. (2006), biosyntéze feromonů u brouků se věnuje Vanderwel (1994). Borden (1989) popisuje i mezidruhový význam feromonů kůrovců: kromě regulace hromadného náletu daného druhu mohou stejné látky působit regulačně také na jemu konkurující druh, nebo sloužit jako kairomon jeho predátorům a parazitoidům (konkrétně u lýkožrouta smrkového např. Hulcr et al. (2006)).

O hostiteli lze stručně říci, že disponuje systematickými a indukovanými fyziologickými obrannými mechanismy proti náletu kůrovců: výronem pryskyřice v místě poškození borky, biochemickými změnami buněk v jeho okolí a systémovými změnami metabolismu (Paine et al. 1997, Wermelinger 2004). Pryskyřice působí na hlodající brouky a jimi přenášené dřevokazné houby *Ceratocystis polonica*, *Ophiostoma* sp. a další houby z oddělení Ascomycota svým tlakem, lepkavostí, toxicitou či repelentními vlastnostmi (Paine et al. 1997, Kirisits 2004). Zumr (1985) považuje obranyschopnost hostitele za nejvýznamnější faktor mortality dospělých lýkožroutů a uvádí, že zhruba jedna polovina až dvě třetiny samečků jsou zalaty pryskyřicí. Tlak a disponibilní množství vytékající pryskyřice jsou odezvou vitality stromu (součinnosti jeho genetické kvality, výživy, dostupnosti světla a vody, případných zranění) a množství útočících brouků (Paine et al. 1997, Koricheva et al. 1998, Rouault et al. 2006). Dokud je denzita nalétávajících brouků pod hranicí, která by za daných okolností vyčerpala obranný systém dřeviny, pokračuje produkce agregačních feromonů a nálet dalších brouků. Stromy trpící suchem či chorobami a žírem organismů a stromy napadené velkým množstvím kůrovců své pryskyřičné zásoby rychle vyčerpají (Paine et al. 1997).

Ačkoli hromadný nálet kůrovců je třeba ke zdolání vitálního stromu, množství brouků by si poté konkurovalo o kvalitní rozmnožovací substrát a docházelo by k vyšší mortalitě a snížení plodnosti (Wood 1982). Konkrétně u lýkožrouta smrkového má vysoká populační hustota na hostiteli za následek menší velikost a hmotnost těla, obsah tuku a omezuje reprodukční úspěch potomstva (Botterweg 1983, Anderbrant et al. 1985, Anderbrant & Schlyter 1989, Komonen et al. 2011). V regulaci denzity dalších nalétávajících brouků hrají roli ipsdienol, ipsenol, *trans*-verbenol a fenylethanol, které produkují taktéž samečci (Schlyter et al. 1987b, Birgersson et al. 1988, Sun et al. 2006). Jako antiagregační feromon pak působí verbenon, který odrazuje další jedince od náletu na kolonizované stromy (Bakke 1981). Je však možné, že na ukončení agregace

působí také látky uvolňované mikrobiální činností odehrávající se v napadeném stromě (Leufvén et al. 1984). Kompetici se však lýkožrouti mohou vyhnout i tím, že dřívě vylezou z požerku, aby v plození potomstva pokračovali jinde (Byers 1984). Teoreticky, podle počtu závrťů nebo počtu matečných chodeb na kmenech, bylo různými autory odhadnuto, že na jednom smrku se může vyvíjet 30 000 až 400 000 jedinců, přičemž záleží na tom, s kolika nakladenými vajíčky počítali na jednu samičku, jaký uvažovali poměr pohlaví při páření a zda zahrnuli vliv přirozené mortality (Skuhřavý 2002).

Po zdolání obranných mechanismů hostitele dochází k samotnému páření a kladení vajíček (Wood 1982). Partenogeneze nebyla pozorována (Lobinger 1996). Při masovém náletu může od jeho počátku do této konečné fáze kolonizace uplynout řádově pouze několik dnů (Pfeffer 1955, Paine et al. 1997). Sameček se obvykle uvnitř vyhlodané snubní komůrky spáří se dvěma samičkami, a ty začnou v podélné ose kmene, resp. ve směru vláken běle, hlodat mateřské chodby požerku a klást vajíčka vzdálená od sebe průměrně 10,4 mm (Zumr 1985, Schlyter & Zhang 1996). V komunikaci obou pohlaví jsou důležité nejen feromony, ale pravděpodobně i zvuky vyluzované stridulačním ústrojím samiček (Rudinsky 1979), ačkoli oproti stridulaci jiných druhů kůrovců nemusejí být zachyceny lidským sluchem (Byers 1984).

Matečné chodby vždy vedou co nejdále od sebe, při vysoké populační hustotě se jejich délka zkracuje a samičky kladou méně podél té strany, která se blíží jiným matečným chodbám (Pfeffer 1955, Schlyter & Zhang 1996). Samička klade pouze jedno nebo dvě vajíčka za den, za svůj život naklade průměrně 60 vajíček (Pfeffer 1955, Zumr 1985). Ke kladení dochází v teplotním rozmezí 12 – 33 °C a nejvíce vajíček je jednou samičkou nakladeno při teplotě 25 – 30 °C (Wermelinger & Seifert 1999). Samečci během kladení zůstávají ve snubní komůrce, odkud brání požerky a vyklízejí drť a trus, které z matečných chodeb vytlačují samičky (Pfeffer 1955). Také zde dochází k vícenásobným oplozením. Brouci mohou po vykladení vylétnout z pod kůry a založit na jiném stromě ještě tzv. sesterské pokolení. To lze zachytit lapači jako nepravidelné nálety samiček po ukončení hlavní jarní náletové vlny (Zumr 1985). Sesterské generace zakládá proměnlivý podíl jedinců nejspíš v závislosti na počasí a míře obsazení prvního hostitele. Mají pravděpodobně pouze mírný vliv na populační dynamiku, výrazněji se ale uplatňují v monovoltinním životním cyklu skandinávských či horských populací lýkožrouta smrkového (Anderbrant 1989, Wermelinger & Seifert 1999).

Larvy se líhnou po 3 až 12 dnech nepřímo úměrně teplotě vzduchu (Wermelinger & Seifert 1998) a vyžirají v lýku zvlněné larvální chodby, v počátku kolmé na chodby mateřské a vzájemně se sobě vyhýbající. Pokud se zkříží, což je ovšem vzácné, dochází ke kanibalismu (Pfeffer 1955, Doležal & Sehnal 2007). Larvální vývoj trvá 11 až 30 dnů, v jejichž průběhu se larvy třikrát svlékají (Zumr 1985, Wermelinger & Seifert 1998). Přitom nejstarší larvy v požerku dospívají do posledního instaru v době, kdy se vajíčka na koncích stejných matečných chodeb ještě nevylíhla (Doležal & Sehnal 2007). Na konci se larvální chodby rozšiřují v kukelné kolébky, kde je po přibližně 2 až 11 dnů uložena nepohyblivá kukla (Wermelinger & Seifert 1998). Pokud uvažujeme dobu vývoje od nakladení vajíčka po vylíhnutí dospělého, trvá okolo 40 dní na jaře a 30 dní v létě, za vysokých teplot blízkých 30 °C ani ne 20 dní (Pfeffer 1955, Zumr 1985, Wermelinger & Seifert 1998). V případě, že daná generace zasahuje svým vývojem do dalšího roku, je nutno k délce vývoje generace připočítat i měsíce zimní neaktivity. Minimální, hraniční teploty pro vývin stadií lýkožrouta smrkového určili Wermelinger & Seifert (1998 & 1999) na základě lineární regrese takto: 11,4 °C pro kladení vajíček; 10,6 °C pro vývoj vajíček; 8,2 °C pro vývoj larev a 9,9 °C pro vývoj kukel. Přehled vlivu teplot na délku trvání vývoje stadií lýkožrouta smrkového nabízí tabulka 3a. Kromě teploty však rychlost vývinu jednotlivých stadií lýkožrouta závisí na vlhkosti prostředí, na kvalitě lýka a na množství potravně si konkurujících brouků na hostiteli (Pfeffer 1955, Anderbrant et al. 1985, Zumr 1985, Wermelinger & Seifert 1998).

Brouci se líhnou v poměru pohlaví 1:1 (Pfeffer 1955). Později je však poměr pohlaví v populaci upraven, Lindelöw & Weslien (1986) zjistili odchytáváním na jaře vylétávajících brouků, že nejprve mírně převažují samečci, kterých postupně ubývalo až na 38 % podíl ve vzorcích. Lze předpokládat, že různá míra mortality obou pohlaví při disperzi či přezimování nebo rozdílné chování pohlaví za různých koncentrací feromonů v prostředí stojí za poklesem jejich zastoupení v odchycích (Lindelöw & Weslien 1986, Schlyter et al. 1987a, Faccoli & Buffo 2004). V období latence je nejčastější poměr pohlaví v požerku 1:2 nebo 1:3, při gradaci spíše 1:1 až 1:2 ve prospěch samiček (Skuhravý 2002). Čerstvě vylíhlí lýkožrouti jsou světlí a měkčí a ještě zhruba dva dny zůstávají nehybní, dokud se nezpevní jejich kutikula (Doležal & Sehnal 2007). Pak nastává fáze úživného neboli zralostního žíru, která se buď odehrává v rodném stromě v nepravidelných chodbičkách navazujících na kukelné kolébky nebo mimo původní požerok, a nebo při nedostatku lýka v jiných odumírajících stromech, na které dospělí brouci přeletí. Tato fáze vývoje trvá deset až dvacet dnů, kdy se můžou střídat fáze žíru a hladovění (Pfeffer 1955, Zumr 1985, Doležal & Sehnal 2007).

Tabulka 3a. Doba vývoje stadií lýkožrouta smrkového za konstantních teplot. Údaje jsou ve formátu počet dnů ± směrodatná odchylka. Převzato z Wermelinger & Seifert (1998).

Teplota	Vajíčko (V)	Larva (L)	Kukla (K)	V+L+K	Zralostní žír
12 °C	22,8 ± 2,24	–	–	–	–
15 °C	11,8 ± 1,60	30,2 ± 4,62	10,8 ± 1,47	48,9 ± 5,56	–
20 °C	5,9 ± 0,73	17,8 ± 2,92	6,1 ± 0,51	29,1 ± 2,59	16,9 ± 6,57
25 °C	3,7 ± 0,58	12,5 ± 2,26	3,6 ± 0,55	20,1 ± 2,66	12,8 ± 5,45
30 °C	2,8 ± 0,52	11,3 ± 1,64	2,4 ± 0,50	17,3 ± 1,98	11,2 ± 2,50
33 °C	2,7 ± 0,44	8,5 ± 1,97	2,7 ± 0,35	13,2 ± 1,71	–

Brouci dospívající na podzim už nevy létávají a přezimují buď ve vyhlodaných komůrkách kůry, nebo v hrabance v blízkosti rodného stromu, nicméně pod kůrou zůstává asi 90 % jedinců (Zumr 1985, Doležal & Sehnal 2007). Naproti tomu ve skandinávských zemích s drsnějšími zimami přezimuje podobný podíl lýkožroutů v hrabance blízko stromů, ve kterých se vyvinuli (Botterweg 1982, Byers & Lofqvist 1989). Přezimování probíhá v našich podmínkách od konce září do konce dubna (Zumr 1985). Přezimovat mohou všechna stadia kromě vajíček, obvykle přezimuje v nižších polohách čerstvý dospělec druhé generace a v horách čerstvý dospělec první generace (Pfeffer 1955). Mráz je pro brouky fatální, a proto se k přezimovacím stanovištím vydávají s poklesem teplot, zejména nočních, a se zkrácením délky dne na konci léta (Sauvard 2004, Doležal & Sehnal 2007). U přezimujících lýkožroutů smrkových byl objeven pozoruhodně komplexní kryoprotekční systém tvořený jedenácti cukry a polyoly, jejichž koncentrace se v průběhu zimy mění (Košťál et al. 2007).

3.4 Disperze

Disperze neboli rozptýl jedinců v prostoru je důležitý pro organismy, které čelí dočasnému nebo rozptýlenému výskytu biotopů, jež mu poskytují vhodný substrát k rozmnožování (Speight et al. 2008). Kůrovci jsou skupinou organismů, pro které je schopnost disperze nezbytná, protože jako typičtí r-stratégové využívají krátkodobě vhodné zdroje, často rozptýlené mezi množstvím nevyhovujících stromů (Franklin & Grégoire 1999, Speight et al. 2008). Výskyt vhodných hostitelů je dosti náhodný (z pohledu lýkožrouta nepředvídatelný) a je proto hlavním faktorem populační dynamiky lýkožroutů (Wermelinger & Seifert 1998, Sauvard 2004, Wermelinger 2004). Proto si tento druh a další kůrovci vyvinuli mechanismy vyhledání a obsazení hostitele, při kterém jedinci kooperují a které bylo popsáno v kapitole výše. Faktory ovlivňující let

jako takový jsou shrnuty v následující kapitole. Zde představím poznatky o tom, jak disperze probíhá a na jakou vzdálenost jsou lýkožrouti smrkoví schopni se šířit. Díky jejich drobné velikosti a rychlosti letu je nemožné rozptylující se jedince sledovat zrakem, proto musí být využito nepřímých metod, zejména lákání brouků do různých typů pastí či pozorování tvorby nových ohnisek v porostech ve vztahu k poloze dříve napadených stromů (Wood 1982, Byers 2000, Sauvard 2004).

Dospělí lýkožrouti smrkoví se nerozmnožují na svém rodném stromě (Doležal & Sehnal 2007). Důvodů může být několik: dostupné množství a kvalita lýka, vnitrodruhová kompetice na hostiteli, zabránění příbuzenskému křížení nebo stupňující se tlak přirozených nepřátel (Rudinsky 1962, Byers 2000, Sauvard 2004). K disperzi jejich populací slouží let. Hromadnému poletování dospělých brouků, kteří vyhledávají vhodné hostitele pro rozmnožování a vývoj potomstva, se na začátku vegetační sezóny říká jarní rojení. Obvykle trvá 10 – 20 dnů (Pfeffer 1955). Ve srovnání s masovým jarním rojením je případné rojení letní spíše rozptýlené, protože nastupuje nestejně, jak končí vývin jarní generace. Na horách je možno pozorovat jako předzvěsti nebo naopak dozvuky jarního rojení brouky, kteří sem byli zaneseni větrem z nižších poloh (Zumr 1985). U nás probíhá v závislosti na klimatických podmínkách a expozici stanoviště jarní rojení obvykle na konci dubna až na konci května, letní rojení se odehrává od června do srpna (Zumr 1985, Skuhravý 2002). Ačkoli obě rojení trvají přibližně stejně dlouho, jarní odchvy představují až 80 % všech odchycených lýkožroutů (Faccoli & Stergulc 2004).

Zda se lýkožrouti budou rozptylovat bezprostředně po opuštění zimovišť, záleží na jejich pohlavní a tělesné zralosti (funkčnosti svalstva) a na teplotních poměrech na lokalitě (Zumr 1985, Byers & Lofqvist 1989, Doležal & Sehnal 2007). Rudinsky (1962) píše, že pro výlet kůrovců z přezimovacích stromů je nutné, aby teplota okolního prostředí alespoň několik hodin přesahovala minimální teplotu, za které dochází k letu. U lýkožrouta smrkového je toto minimum 16,5 °C (Lobinger 1994, Baier et al. 2007). Prakticky je to v době, kdy po zimě pociťujeme první teplé dny i noci. Masivní rojení se odehrává ve dnech s teplotou vzduchu přes 20 °C po nocích, kdy teplota neklesla pod 10 °C (Skuhravý 2002). Nejvyšší nálet na lapáky vymezuje Pfeffer (1955) do teplotního rozmezí 20 – 29 °C, Zumr (1985) udává 18 – 27 °C. Brouci vyletují vzhůru za světlem, ale většina z nich poté létá spíše blízko zemi, zejména ve výšce okolo pěti metrů. Část populace (zhruba 5 - 10 %) však vyletuje nad úroveň korun a může být unesena větrem na velké vzdálenosti, samozřejmě i mimo lesní porosty se smrkem, a lze je tak odchytit nejen ve smrčínách, ale i v sousedních bučinách či v polích a lukách (Helland et al.

1984, Forsse & Solbreck 1985, Duelli et al. 1986, Sanders 1987, Franklin & Grégoire 1999). Brouci po vzletnutí nejprve inklinují k letu po větru, ke zdrojům feromonů pak přilétají proti větru (Helland et al. 1984, Lindelöw & Weslien 1986, Schlyter et al. 1987a, Franklin & Grégoire 1999).

Někteří výzkumníci vyjádřili přesvědčení, že disperze navíc podléhá vlivu dostupnosti hostitelů a receptivity brouků. Například Raffa & Berryman (1980) a Wood (1982) zmiňují, že let určité délky může být nezbytný pro to, aby se lýkožrouti stali receptivními k agregačním feromonům, ačkoli později bylo pozorováno, že alespoň někteří brouci z populace mohou na feromony reagovat brzy po vylíhnutí a pohlavním dozráním (Lindelöw & Weslien 1986, Duelli et al. 1997). Obě strategie mají své výhody: při první brouci omezí riziko křížení mezi příbuznými jedinci, při druhé zase sníží riziko vystavení se predátorům a zároveň sníží výdej energie. Jactel (1993) zjistil u druhu *Ips sexdentatus* (Börner, 1776), že brouci schopní dlouhého letu obsahují více tuku, a že jeho obsah s nalétanou dobou klesá. Podobně jedinci multivoltinního druhu *Dendroctonus frontalis* Zimmermann na jaře podstupují relativně dlouhý let, než zareagují na agregační feromony. Odlišně se však chovali jedinci, kteří opustili hostitele, aby založili další generaci, protože zůstali poblíž hostitelů první generace. Podle Hedden & Billings (1977) mají tyto kůrovci nejvíc tuku na jaře a na podzim, a dávají to do souvislosti s větším rozptylem právě v těchto obdobích. Roli však může hrát i to, že na jaře se v prostředí ještě moc feromonů nevyskytuje (Wood 1982, Franklin & Grégoire 1999). Duelli et al. (1986) však odchytávali lýkožrouty smrkové 420 m od lesa i v lese a zjistili, že na jaře jen 10 % jedinců vylétalo mimo les, kdežto v létě více než třetina. Na základě toho se tyto autoři domnívají, že dálkový let podnikají spíše letní jedinci, opačně, než bylo pozorováno u výše zmíněného středoamerického kůrovce. Botterweg (1983) zase popisoval 40 – 50 % ztrátu tuku přes zimu. Z jejich úvah lze vyvodit, že jedinci letní generace lýkožrouta smrkového by měli mít vyšší obsah tuku a tedy rozptylovat se dál.

Gries (1985) popsal, že pouze 26 % lýkožroutů smrkových okamžitě nalétá na stromy v okruhu 500 m, zatímco ostatní létají, dokud na určitou hodnotu nesníží objem tukového tělesa, ze kterého čerpají energii k letu (Botterweg 1982). Z tohoto úbytku vypočítal skrze množství energie vzdálenost, kterou jednotliví brouci překonali, než se stali receptivními k feromonům. Došel k hodnotám stovek metrů až 19 kilometrů, s průměrně nalétanou vzdáleností 7 km. Proto Gries (1985) rozděluje rojení na dvě fáze: disperzní a vyhledávací, přičemž u brouků s nízkým obsahem tuku předpovídá, že dříve nastane ta druhá. Botterweg (1982) však změnu v obsahu tuku ani u jednoho

pohlaví během sezóny (ve vztahu k ulétnuté vzdálenosti) neprokázal. Nemusí však jít pouze o tuk. Němec et al. (1993) vylišili podle obsahu tuku, glykogenu a bílkovin a podle reaktivity vůči lapačům několik skupin přezimujících lýkožroutů. Brouci přitahovaní k feromonům byli dvou typů: u 25 – 30 % jedinců zjistili vysoký obsah glykogenu a tuku, ale nízký obsah bílkovin. To byli brouci lokální. Zbylá část se vyznačovala naopak nízkým obsahem tuku a glykogenu, ale vysokým obsahem bílkovin, a autoři je považují za jedince rozptylující se na velké vzdálenosti, protože mají pravděpodobně dobře vyvinuté létací svalstvo. Dále zjistili, že čerstvě vylíhlí brouci, kteří vyhledávají zdroje k úživnému žíru, nereagovali na feromony a obsahovali málo bílkovin a glykogenu. Duelli et al. (1997) našli s pomocí antenogramu rozdíly v reaktivitě vůči feromonům u různě starých lýkožroutů smrkových až v rámci dnů, kdy jeden a dva dny staří brouci vykazovali nižší reaktivitu než brouci, kteří z hostitelských stromů vylétli před několika hodinami.

Jak daleko se lýkožrouti mohou rozptýlit? Analýza pěti DNA mikrosatelitů osmadvaceti evropských populací ukazuje na uniformní genetickou strukturu, což je podle názoru Sallé et al. (2007) důkazem vysoké disperzní kapacity druhu. Jak daleko se však rozptylují jedinci lokálních populací? Mnoho autorů se pokusilo tento problém objasnit pomocí feromonových a jiných pastí a CMR studií. V laboratořích zase využili tzv. wind mills, kde se brouci umístí na otáčející se rameno, a automatická čidla umožňují sledovat rychlost a trvání letu jedinců a určit tak jejich maximální disperzní kapacitu (Forsse & Solbreck 1985, Jactel & Gaillard 1991, Sauvard 2004). Tak byla v laboratoři pozorována schopnost lýkožroutů podstoupit po několik dnů opakovaný, i relativně dlouho trvající (až šestihodinový) let; předpokládá se tedy, že jedinci dokážou prozkoumat území do vzdálenosti desítek kilometrů od místa vypuštění nebo ohniska. Výsledky Forsse & Solbreck (1985) ukazují, že lýkožrout smrkový může při pozorované rychlosti letu 1 – 2 m/s uletět bez pomoci větru 45 km, přičemž dlouhý let sestává z několika kratších fází. 10 % brouků však v jejich pokusu nelétalo vůbec. Další kůrovci rodů *Ips* a *Dendroctonus* mohou letět aktivně a bez přerušení několik hodin, u druhu *Ips sexdentatus* dokonce 98 % brouků uletělo přes 5 km, 50 % přes 20 km, a 10 % přes 45 km za konstantní rychlosti 1,3 m/s (Jactel & Gaillard 1991, Byers 2000). Nicméně to jsou jen teoretické hodnoty, nezohledňující vlivy reálného prostředí.

Z publikovaných CMR prací vyplývají různé údaje o schopnosti lýkožrouta smrkového šířit se, a to v řádu desítek až tisíců metrů od místa vypuštění či ohniska (Botterweg 1982, Forsse & Solbreck 1985, Duelli et al. 1986, 1997, Lindelöw & Weslien 1986, Weslien & Lindelöw 1989, Zumr 1992, Němec et al. 1993, Wichmann & Ravn

2001). Předem je však třeba říci, že tyto údaje jsou založeny pouze na té části populace, která nalétla do lapačů, což je obvykle několik procent až třetina označených jedinců, ať už jde o pokusy s komerčními (koncentrovanými) feromonovými směsmi (Lindelöw & Weslien 1986, Weslien & Lindelöw 1990, Zolubas & Byers 1995, Franklin & Grégoire 1999), nebo s feromony uvolňovanými v nízkých dávkách (Franklin et al. 2000). Výjimečně bylo dosaženo vyššího zpětného odchyty (Zumr 1985, Duelli et al. 1997). Tyto pokusy popisují disperzní kapacitu druhu a její distribuci mezi jedinci v populaci, ale nemusejí odrážet jejich skutečné chování při disperzi (Sauvard 2004). Osud neodchycených označených brouků není znám, buď se mohou rozptýlit daleko od míst vypuštění, nebo zahynout.

Zumr (1985) zastává názor, že dospělci se rozšiřují aktivním letem do nejbližšího okolí stromů, ve kterých se vylíhli, protože 66 % označených brouků odchytil do 50 m od místa vypuštění, 98 % do 500 m a celých 100 % do 1300 m. V jiném výzkumu odchytil Zumr (1992) okolo 10 % jedinců do vzdálenosti 200 m, a pouze okolo 3 % jedinců v 1 000 m vzdálených lapačích. Podobně Zolubas & Byers (1995) odchytili většinu ze zpětně odchycených brouků do druhého dne do lapačů ve vzdálenosti 10 m, 30, 60, 90 i 120 m, ovšem přes 90 % brouků jim ulétlo. Autoři se domnívají, že hostitelské stromy v porostu konkurují lapačům a z nízkých odchyťů tak nelze přímo odvodit, že lýkožrouti migrují daleko. Franklin et al. (2000) si všimli, že při použití koncentrovanějšího feromového atraktantu se počet označených brouků odchycených dále od místa vypuštění snižoval rychleji, kdežto při použití slabší směsi odchytili průměrně nejvíce lýkožroutů ve vzdálenosti 50 – 100 m, a poté jejich počet klesal lineárně. Duelli et al. (1997) uskutečnili CMR pokus za bezvětří v borovém lese 6 km daleko od nejbližších smrkových porostů. V lapačích ve vzdálenosti 5 m našli přes 75 % čerstvě vylétnutých zpětně odchycených dospělců, ve vzdálenosti 200 m 20 % a vzdálenosti 500 m méně než 5 %. Naproti tomu prolétnutí brouci ve stejném pokusu dali přednost bližším lapačům (97 % našli v 5 m, 2 % v 200 m, 1 % v 500 m). Z difúzních křivek pak Duelli et al. (1997) odvodili, že zhruba 1 % jedinců může doletět na vzdálenost přes 1 500 m, v případě již prolétnutých brouků však pouze 340 m. Maximální hodnotu odhadují na 4 900 m, resp. 1 035 m. Wichmann & Ravn (2001) udávají 500 m jako vzdálenost od ohniska, v rámci které se objevuje většina nově napadených stromů. Weslien & Lindelöw (1990) však odchytili některé své označené lýkožrouty i ve vzdálenosti 5 a 9,5 kilometrů od místa vypuštění. Že mimo lesní prostředí může lýkožrout dolétnout dále než 8 km, uvádí i Botterweg (1982). Nilssen

(1984) dokonce udává, že odchytil lýkožrouty smrkové na lapáky ošetřené feromony vzdálené 43 km od nejbližšího smrkového lesa.

Pokud jde o časové hledisko, Lindelöw & Weslien (1986) a Weslien & Lindelöw (1990) popisují, že většinu zpětně odchycených lýkožroutů našli v lapačích v prvním dni po vypuštění. Franklin & Grégoire (1999) všechny označené jedince, které zpětně odchytili, našli během druhého dne po jejich vypuštění. Zároveň pozorovali, že někteří brouci přistáli na stromech blízko desky, ze které byli vypouštěni, dokonce do 5 minut po vypuštění. Ve shodě s nimi odchytili Duelli et al. (1997) přes 80 % lýkožroutů první den, a to zejména do nejbližších lapačů, druhý den byly nejvyšší odchvy vždy v 200 m vzdálenosti, prvního lýkožrouta tam ale pozorovali už po 40 minutách od vypuštění. Podle Botterweg (1982) se může lýkožrout smrkový rozptýlit na vzdálenost 750 m během 2 – 3 hodin.

Stává se samozřejmě, že do feromonových pastí jsou nalákáni i lýkožrouti neoznačení. Například Weslien & Lindelöw (1989) odhadují, že pouze 20 % odchycených brouků v kůrovcovém ohnisku pocházelo z nejbližších stromů v rámci 50 m, zbytek přilétl ze stromů ve vzdálenosti nejméně 500 m. Ačkoli Duelli et al. (1997) ve svých pokusech vypustili přes 11 000 barevně označených lýkožroutů, odchytili během dvou měsíců dalších 14 000 neoznačených. Anderbrant (1985) zase odhadnul na základě CMR pokusu s brouky, kteří právě vylétli ze stromů, kde založili generaci při jarním rojení, že pouze necelá 4 % jedinců chycených na lepkové desky pocházela ze stromů ve sledovaném okruhu 30 m od místa vypuštění. Takové údaje mohou indikovat velkou disperzní kapacitu alespoň části populace.

Některými autory byl pozorován mírný posun v aktivitě pohlaví během sezóny i mezi sezónami (Zumr 1982, Zuber & Benz 1992, Faccoli & Buffo 2004). Uvádějí, že na počátku jarního odchytu do lapačů s návnadou Pheroprax či Typolur mírně převažovali samci, po dvou až třech týdnech tvořili přibližně čtvrtinu až třetinu jedinců. Lobinger (1996) zdůvodňuje mezisezónní změny poměru pohlaví populačním vývojem, protože za vyšších populačních hustot tvořili samičky přes 70 % jedinců nalezených pod kůrou, za nízkých denzit byl poměr pohlaví 1:1. Vliv na tyto údaje však může mít i rozdílná receptivita pohlaví lákaných do feromonových pastí (Faccoli & Buffo 2004). Duelli et al. (1986) udávají, že zatímco ve feromonových lapačích s návnadou Pheroprax převažovaly samičky, na okolních lepkavých deskách byl poměr pohlaví v odchycích vyrovnaný. S použitím stejných lapačů a feromonových návnad a na stejných lokalitách jako v této práci získal data o průběhu poměru pohlaví v sezóně 2009 Tesař (2010). Ukazuje, že zastoupení samečků v odchycích v Libčevsi se

pohybovalo mezi 18 a 32 %. Nejnižší zastoupení v sezóně měli na konci června, s poměrem samiček ku samečkům 4,3 – 5,3, nejvyšší naopak na začátku a na konci jejich sezonní aktivity, tedy na začátku května a v září, a také ve druhé polovině července.

Porovnáním skutečných odchyťů ze skupin feromonových pastí s jednoduchým modelem disperze založeným pouze na faktoru vzdálenosti lapačů od místa vypuštění zjistili Weslien & Lindelöw (1990), že míra zpětných odchyťů se vzdáleností klesala ve skutečnosti pomaleji, což naznačuje, že pro brouky nebyly bližší pasti žádnou bariérou, a že tedy může hrát roli i jejich reaktivita vůči feromonům. V sérii modelů disperze Byers (2000) zkoumal, jak daleko mohou lýkožrouti za jednu hodinu dolétnout za rychlosti letu 2 m/s. Vyšlo mu, že 90 % brouků doletělo za bezvětří do okruhu 0,7 – 6,4 km, podle toho, jak moc jim bylo modelem dovoleno měnit směr letu. Když nadefinoval navíc rychlost větru 1 m/s, brouci dolétli průměrně 3,57 km daleko, pokud k tomu uvažoval navíc lesní porost (stromy jako migrační překážky), došel k průměrně ulétnuté vzdálenosti 2,93 km. Z porovnání různě nadefinovaných modelů vyplynulo, že s rostoucím zakměněním lineárně klesala ulétnutá vzdálenost.

Z dosavadních výše uvedených poznatků vyplývá, že lýkožrouti smrkoví a příbuzné druhy se mohou aktivně a pasivně šířit stovky metrů až kilometry daleko. Nicméně individuální variabilita mezi testovanými brouky bývá veliká a její příčiny stále nejasné (Sauvard 2004). Navzdory mnoha dosavadním výzkumům jsou v našich znalostech o procesu disperze kůrovců stále významné mezery (Byers 2000).

3.5 Letová aktivita

Lýkožrout smrkový je druhem s diurnální aktivitou, která na jaře probíhá v odpoledních hodinách a s postupem vegetační sezóny se její vrchol posunuje k večeru, přičemž zároveň jsou brouci aktivní i dopoledne. První brouci bývají pozorováni na lapácích od devíti ráno, s vrcholem aktivity po poledni a koncem aktivity mezi pátou a sedmou hodinou v podvečer, na lapače pak nalétávají obdobně (Pfeffer 1955, Zúmr 1985, Skuhřavý 2002). Letová aktivita samozřejmě úzce souvisí s disperzí, a je ještě víc závislá na konkrétních povětrnostních podmínkách na dané lokalitě, dokonce na podmínkách panujících na dané části kmene nebo v hrabance (Byers & Lofqvist 1989, Wermelinger & Seifert 1999).

K letu potřebují brouci teploty vzduchu mezi 16,5 °C a 30 °C, přičemž maximální letová aktivita se odehrává při teplotě nad 19,4 °C (Lobinger 1994, Baier et al. 2007). Botterweg (1982) a Franklin et al. (2000) udávají jako minimální teplotu podněcující k letu spíše 18 °C. Na lapáky pozorovali Baier et al. (2007) první nálety ve dnech s maximální teplotou vzduchu okolo 21,5 °C. Nezáleží však pouze na teplotě, důležité je současné působení další abiotických faktorů, shrnuté v tabulce 3b. Franklin & Grégoire (1999) uvádějí, že intenzita vzletů vypouštěných brouků významně vzrostla s vyšší minimální noční teplotou nebo s průměrnou denní teplotou, ale neprokázali signifikantní souvislost s maximální denní teplotou či s průměrnou denní rychlostí větru. Vysoká intenzita světla a nižší relativní vlhkost vzduchu podněcují vzlet brouků. Franklin & Grégoire (1999) popisují, že jakmile slunce přímo osvítilo desku, ze které brouky vypouštěli, brouci hbitě vylétali proti obloze, kdežto za podmínek bez slunečního svitu téměř nevzlétali. Lýkožrouti tedy běžně létají za slunných teplých a spíše bezvětrných dnů. Zároveň může být let ovlivněn i tím, že teplo působí na uvolňování terpenů a feromonů do prostředí (Sauvard 2004).

Tabulka 3b. Výsledky lineární regrese mezi procentem vzlétnuvších lýkožroutů smrkových a abiotickými charakteristikami prostředí naznačují důležité faktory ovlivňující letovou aktivitu. Na základě dat z Belgie z roku 1997 sestavili Franklin & Grégoire (1999).

	R	R²	p
Průměrná teplota (°C)	0,58	0,33	< 0,05
Maximální denní teplota (°C)	0,38	0,15	NS
Minimální noční teplota (°C)	0,61	0,37	< 0,05
Denní suma slunečných hodin (hod)	0,75	0,56	< 0,05
Průměrná rychlost větru (m/s)	-0,17	0,03	NS
Průměrná relativní vlhkost vzduchu (%)	-0,75	0,57	< 0,05
Podíl zamračené oblohy (počet 1/8 plochy)	-0,63	0,40	< 0,05

Negativní vliv na let má chlad, déšť, vysoká relativní vlhkost vzduchu a nízká intenzita světla (oblačnost). Za příliš silného větru nevzlétají brouci vůbec a zdá se, že nepreferují ani úplné bezvětří (Zumr 1985, Helland et al. 1994). Zumr (1985) udává hraniční rychlost větru 2 m/s, proti kterému ještě může lýkožrout smrkový aktivně letět, Botterweg (1982) zase udává, že běžně létá proti větru jen do rychlosti 1m/s a při rychlostech vyšších po větru. Co ohraničuje letovou aktivitu na začátku a na konci sezóny? Na jaře se výlet brouků odvíjí od minimální teploty umožňující let a také od okamžiku, kdy dosáhli pohlavní zralosti (Byers & Lofqvist 1989, Sauvard 2004). Na konci sezóny se zase projevuje vliv zkracující se délky dne a chladnější noci. První jedinci

vstupují do diapauzy, když délka dne poklesne pod 15,5 hodin, a žádní lýkožrouti nejsou aktivní při méně jak 14 hodinách světla denně (Doležal & Sehnal 2007).

3.6 Význam zjišťování velikosti těla

Velikosti těla je v ekologii živočichů přisuzován velký význam, protože podléhá přirozenému výběru a může souviset s vitalitou jedince či jeho konkurenceschopností při získávání partnera a rozmnožování. V mnoha výzkumech bylo ukázáno, že velikost těla ovlivňuje fyziologii, morfologii, životní strategii, chování, výskyt a konkurenceschopnost živočichů (Winterhalter & Mousseau 2008, Speight et al. 2008). V závěru rozsáhlé metaanalýzy dat pro rozmanité taxony organismů Jenkins et al. (2007) potvrdili, že velikost těla hraje významnou pozitivní úlohu v případě maximální vzdálenosti, kterou je organismus schopný aktivně překonat.

U lýkožrouta smrkového patří velikost těla spolu s hmotností, obsahem tuku, produkcí feromonů, množstvím potomků a disperzní kapacitou k velmi variabilním charakteristikám jedinců odchycených na jediné lokalitě (Forsse & Solbreck 1985, Birgersson et al. 1988, Anderbrant & Schlyter 1989). Do velikosti těla dospělého jedince se promítá kompetice larev o potravu a její kvalita (Botterweg 1983, Furuta 1989, Skuhřavý 2002, Grodzki 2004, Sallé et al. 2005) a velikost jedinců v rámci populace se může měnit i v průběhu sezóny (Hedden & Billings 1977, Botterweg 1982). Je obecně známo, že kompetice o potravu a prostor mezi kůrovci v požerku prodlužuje dobu vývoje a způsobuje vyšší mortalitu, redukci velikosti a plodnosti jedinců (Rudinsky 1962).

Sallé et al. (2005) objevili signifikantní rozdíly ve velikosti lýkožroutů z latentních a gradujících populací: velikost mezi latentními populacemi se vzájemně nelišila, ale mezi kalamitními populacemi se signifikantně lišila a mezi sezónami klesala, přitom hustota nalétavajících brouků byla na lapácích na všech lokalitách podobná. Menší velikost jedinců z požerků od hustoty 2,5 matečných chodeb na dm² lýka tak vysvětlují kompetici larev o potravu. Vnitrodruhová kompetice za vysokých populačních hustot také pravděpodobně způsobuje pokles množství tuku a produkce feromonů (Anderbrant & Schlyter 1989), což může podle Gries (1985) znamenat, že lýkožrouti budou ve svém životním cyklu dříve reagovat na feromony a méně se rozptylovat. K opačnému výsledku došel Grodzki (2004), když popsal, že největší lýkožrouty odchytil na lokalitách s retrogradujícími populacemi. Nabízí však vysvětlení,

že to bylo způsobeno vlivem extrémního stanoviště, na kterém rostly oslabené smrky, a odstupem několika let od vrcholu gradace.

U lýkožrouta smrkového a dalších kůrovců byla prokázána souvislost velikosti těla s plodností, konkurenceschopností při zajištění prostředí k rozmnožování, s produkcí feromonů a se schopností přečkat zimu (Safranyik 1976, Anderbrant et al. 1985, Birgersson et al. 1988, Reid & Roitberg 1995, Robertson & Roitberg 1998, Pureswaran & Borden 2003). Větší samečci lýkožrouta smrkového produkovali více agregačních feromonů (Anderbrant et al. 1985). Přitom Schlyter & Zhang (1996) zjistili, že u samečků lýkožrouta smrkového koreluje množství produkovaných agregačních feromonů s jejich reprodukčním úspěchem, vyjádřeným jako velikost harému (počet samic v jeho požerku). Tématu se věnovali i Pureswaran & Borden (2003) u kůrovce *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, kde větší samci produkovali po spáření více antiagregačních feromonů, zatímco i malí samečci mohli produkovat velké množství agregačních feromonů. U druhu *Ips pini* (Say, 1826), kde podobně jako v případě lýkožrouta smrkového sameček v požerku zajišťuje vyklízení drti a trusu, se větší samečci páří dříve a svůj požerok opouštějí dříve, aby mohli založit další potomstvo jinde, a tak zvyšují svoji reprodukční úspěšnost (Robertson & Roitberg 1998). Reid & Roitberg (1995) na tomto druhu také ukázali, že větší samečci produkují více a zpočátku i většího potomstva.

Botterweg (1982) zjistil, že větší samečci se dříve vyskytli na feromony ošetřených smrcích, a že inkliovali více než lehčí samečci kletu proti větru. Anderbrant (1988) neprokázal významnou souvislost šířky štítu a obsahu tuku ani u jednoho pohlaví lýkožrouta smrkového, nicméně zjistil silnou závislost mezi obsahem tuku a odhadem obsahu tuku, vyjádřeného jako poměr váhy brouka a šířky štítu, a zjistil také, že samečci jsou větší a těžší než samičky. Podobný obsah tuku u obou pohlaví popsal Botterweg (1983). Forsse & Solbreck (1985) neprokázali rozdíl v délce letu různě velkých lýkožroutů. Na druhou stranu existuje hypotéza, že v populaci musejí existovat větší a vitálnější samečci, kteří vyhledávají nové hostitelské stromy a snáze odolají prvotnímu náporu pryskyřice, aby vůbec mohli začít produkovat agregační feromony. Alternativní teorie nabízí, že lýkožrouti preferují orientaci podle feromonů na stromy již kolonizované, ale pokud mají zároveň nízký obsah tukových zásob, bude pro ně výhodnější zkusit pionýrskou strategii, tj. pokusit se kolonizovat nejbližšího hostitele, než riskovat úplné vyčerpání (Byers 2004).

4. Metodika

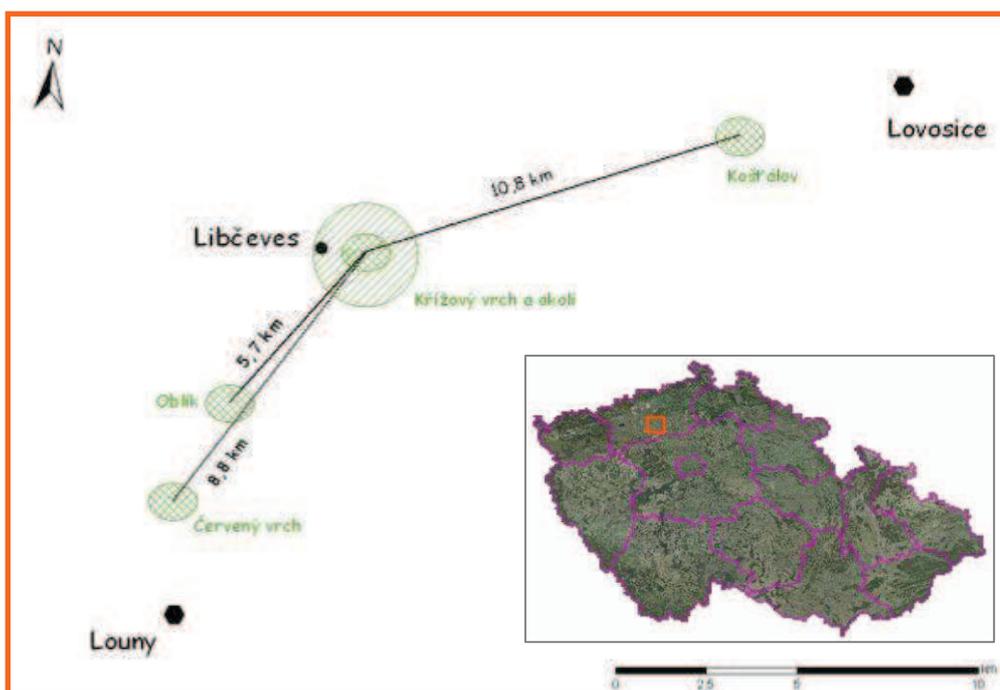
V sezóně 2010 tým výzkumníků a studentů ČZU v Praze, zapojených do projektu Kyrill, sbíral data o populacích lýkožrouta smrkového na několika izolovaných lokalitách v Českém středohoří. Pokus byl založen tak, že částečně navazoval na práci z předchozího roku (Tesař 2010) a rozšiřoval ji co do objemu sebraných dat. Část z nich představí tato práce.

4.1 Stručná charakteristika území a odchyťových lokalit

Území, kde jsme data sbírali, leží mezi městy Louny a Lovosice při hranici chráněné krajinné oblasti České středohoří. Jednotlivé odchyťové lokality se nacházejí na Křížovém vrchu u Libčevsi a v jeho okolí, na vrchu Oblík, na Červeném vrchu a na vrchu Košťálov. Schematický plán těchto lokalit je na obrázku 4A, jejich popis naleznete v tabulce 4a.

Podle Beranové et al. (1999) a Ložka (2007) jsou nejtypičtějším znaky zdejší krajiny velká pestrost horninového prostředí na relativně malé ploše a poloha ve srážkovém stínu Krušných hor s výrazným srážkovým gradientem ve směru jihozápad – severovýchod. Studijní plochy leží na pomezí klimatických oblastí teplé a mírně teplé, konkrétně T2 a MT11, které patří k nejteplejším a nejsušším v rámci republiky (Quitt 1971). Podle dat z let 1961 – 1990 je průměrná sezonní teplota 7 – 9 °C na jaře, 15 – 17 °C v létě, 7 – 9 °C na podzim a 0 – 2 °C v zimě. Průměrný sezonní úhrn srážek činí 150 – 200 mm na jaře, 200 – 250 mm v létě, 125 – 150 mm na podzim a 100 – 125 mm v zimě (Tolasz et al. 2007). Pro celou oblast je charakteristický strukturně denudační reliéf a pomístní pozůstatky forem třetihorní vulkanické činnosti, dochované jako jednotlivé kužely a kupy. Pozemky na jejich svazích se do poloviny 20. století obvykle využívaly jako pastviny či při úpatí jako ovocné sady, dnes však často zarůstají křovinami a náletem lesních dřevin. V krajině mezi kužely dominuje orná půda a trvalé travní porosty (Beranová et al. 1999).

Lesy představují celkově pouhých 28,30 % oblasti. Právě na Lounsku je lesnatost nejnižší a menší lesní porosty jsou zde rozptýlené. Typickými dřevinami jsou smrk ztepilý a dub letní (o přibližně 32 %, resp. 25 % zastoupení). Kulturní smrčiny na živinově bohatých bazických půdách trpí hnilobami. Problém místy představují půdy vysychavé a imisní zatížení v důsledku větrů převládajících ve směru od Severočeské hnědouhelné pánve (Beranová et al. 1999).



Obrázek 4A. Schéma polohy odchyťových lokalit ve studovaném území. V okénku je zobrazena ortofotomapa ČR s hranicemi krajů (NUTS III) (MŽP et al. 2010) a vymezením studovaného území oranžovým obdélníkem.

Tabulka 4a. Charakteristika jednotlivých odchyťových lokalit.

Lokalita	GPS	Popis
Libčeves – Křížový vrch (449 m)	50°27'12" N 13°51'20" E	Při úpatí orná půda a ovocné sady, na svazích les se smrkem ztepilým (<i>Picea abies</i> (Linnaeus) Karsten), borovicí lesní (<i>Pinus sylvestris</i> Linnaeus) a modřínem opadavým (<i>Larix decidua</i> Miller), lesní lemy z listnatých dřevin. Lokální kůrovcové ohnisko – zdroj populace. Výše kůrovcových těžeb ukazuje na vysoké napadení smrků a pokročilou gradaci.
Libčeves – bezlesí (okruh 1 500 m)	50°27'12" N 13°51'20" E	Orná půda a ovocné sady.
Oblík (509 m)	50°24'43" N 13°48'42" E	Stepní společenstva, starý ovocný sad při úpatí, na severním svahu keřové porosty (<i>Rosa canina</i> Linnaeus, <i>Prunus spinosa</i> Linnaeus, <i>Crataegus</i> sp.), borovice černá (<i>Pinus nigra</i> Arnold) a akát (<i>Robinia pseudacacia</i> Linnaeus).
Košťálov (481 m)	50°29'48" N 13°59'35" E	Smrkový porost (<i>Picea abies</i> (Linnaeus) Karsten).
Červený vrch (275 m)	50°23'08" N 13°47'45" E	Smrkový porost (<i>Picea abies</i> (Linnaeus) Karsten).

4.2 Popis a uspořádání pokusu

Na všech lokalitách byly na jaře roku 2010 rozmístěny deskové štěrbínové lapače Theyson (Příloha II.) s feromonovým odparníkem Pheagr IT. Deskové lapače fungují jako nárazová past, kde se feromony přilákání brouci propadnou na dno do sběrné nádoby, a používají se v různých obměnách jako lehce manipulovatelná náhražka stromových lapáků již několik dekad (Bakke 1989, Zahradník et al. 1991, Wermelinger 2004). Odparník Pheagr IT se využívá k monitoringu a snižování populační hustoty lýkožrouta smrkového. Jeho hlavními komponentami jsou (*S*)-*cis*-verbenol a 2-metylbut-3-en-2-ol, které se z odparníku postupně uvolňují skrz porózní plastový obal (SciTech 2011). Odparníky byly během sezóny několikrát vyměněny, protože jejich plná účinnost je dle výrobce omezena na 8 – 10 týdnů.

Lapače byly rozmístěny po lesním porostu v počtu 22 ks na Křížovém vrchu, 19 ks na Červeném vrchu a 20 ks na Košťálově. Na Oblíku byly umístěny na svazích ve směru čtyř světových stran a na jeho vrchol, vždy po 5 ks, celkem 25 ks. U Libčevsi v krajině bylo instalováno vždy 5 lapačů v linii nedaleko od sebe, do čtyř světových stran (tak, aby stály ve volné krajině a ne v zástavbě) a ve třech vzdálenostech od lesa: 300, 800 a 1500 m, celkem tedy 60 lapačů. Zákres umístění těchto lapačů je v Příloze II.

Lapače byly vybírány denně v období od 1. V. 2010 do 31. VIII. 2010, vyjma dnů deštivých a chladných. Pro dvacetiminutová měření, mapující letovou aktivitu brouků během dne, byl zvolen počátek rojení v sezóně, 24. IV. – 30. IV. Tato podrobnější data byla sbírána pouze u Libčevsi. Pro srovnání uvedu, že v lesnické praxi jsou lapače vybírány obvykle jednou za 7 – 10 dnů (Skuhřavý 2002). Brouci byli každých dvacet minut od rána do večera nebo každý večer vysypáni ze sběrné nádoby lapače do plastového pytlíku s papírkem napuštěným octanem ethylnatým, který je rychle usmrtil. Každý vzorek byl označen číslem lapače, datem a jménem kontrolujícího, případně časem (viz Přílohu III.). Zároveň každý kontrolující vypisoval formulář, kde se uváděla prezence/absence lýkožrouta smrkového v daném dni a čase, a který byl později cennou pomůckou při kontrole vzorků. Vzorky byly co nejrychleji vloženy do mrazničky, aby byl materiál zakonzervován.

4.3 Zpracování dat

Vzorky byly postupně odebírány z mrazničky k nalepení na štítky z tvrdého papíru, abychom získali přehled o počtu brouků a aby poté bylo možno brouky rychleji změřit. Ostatní chycené organismy ve vzorcích, převážně různí kovařící (Elateridae) a

lýkožrout lesklý (*Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761)), byly vráceny do mrazáku s cílem pozdějšího zpracování. Nalepeno bylo přibližně 80 000 lýkožroutů smrkových.

Srovnáním s terénními formuláři bylo patrné, že po mnoho dní v sezóně, zejména za nepříznivého počasí a dále od lesa, lýkožrouti do lapačů nenalétali. Naproti tomu ve dnech s ideálními podmínkami pro disperzi byly v jednotlivých lapačích na Křížovém vrchu odchyceny stovky brouků. Pro účely této práce jsme k porovnání velikosti brouků v rámci sezóny vybrali všechny vzorky z Oblíku a z lapače 6 na Křížovém vrchu, který byl umístěn přímo v ohnisku a zachycoval tak výrazně největší množství jedinců lýkožrouta. Pro porovnání letové aktivity (dvacetiminutové odběry) jsme vybrali vzorky jak z lapače 6, tak z volné krajiny v okruhu 800 a 1500 metrů od lesa. U 14 velmi početných vzorků z lapače 6 v Libčevsi (maximální obsahoval 548 jedinců) bylo ke změření náhodně vybráno 100 jedinců.

Samotné měření probíhalo s pomocí specializovaného software NIS-Elements D, verze 3.22.01, a kamery ProgRes® CapturePro 2.7 s makro-objektivem NAVITAR, která byla upevněna na stojanu s velmi těžkou žulovou podložkou. Na začátku měření byla provedena optická kalibrace zařízení, aby program mohl přepočítat vzdálenost mezi dvěma body označenými kliknutím myši na reálnou hodnotu délky, a s touto kalibrací pak byli proměřeni všichni brouci jediným člověkem (autorem práce). Ačkoli měřeno bylo s přesností na desetitisíciny milimetru, dosahovaná přesnost měření byla o dva řády menší (viz diskusi). Naměřené hodnoty byly exportovány do programu Microsoft Excel, doplněny ručně o popisné údaje vzorku a uzpůsobeny pro potřeby statistické analýzy. Obrázky znázorňující prostředí programu NIS-Elements D při měření lýkožroutů jsou umístěny v Příloze IV.

U kůrovců se udává jako určující rozměr délka těla ze svrchního pohledu (Pfeffer 1955, Zumr 1985, Reid & Roitberg 1995), délka či šířka štítu (Safranyik 1976, Hedden & Billings 1977, Anderbrant 1988, Reid & Roitberg 1995, Sallé et al. 2005), váha či délka krovek (Botterweg 1982, Sallé et al. 2005), délka křídla či délka holeně přední nohy (Sallé et al. 2005). Velikost těla lze vyjádřit i jeho objemem: Latty et al. (2009) uvažovali tělo lýkožrouta jako válec a podle příslušného vzorce určili objem těla ze změřené délky a šířky jedince. Pro změření byly zvoleny tři charakteristiky každého jedince: délka a šířka štítu v nejširší části a délka krovek od štítku k jejich zadnímu okraji. Tím jsem se snažila minimalizovat ztrátu hodnot pro poškozené jedince, protože mnoho vzorků z celkového počtu bylo tvořeno pouze řádově jedinci lýkožrouta, kteří byli často nestejněměrně proschlí a v ohybech, zejména mezi štítem a krovkami, různě zdeformovaní (viz Přílohu V.). V případě poškození jedince byl daný rozměr vynechán.

4.4 Vyhodnocení dat

K analýze získaných dat a tvorbě grafických výstupů byly použity programy Microsoft Excel (verze 2003 a 2007) a STATISTICA (verze 9.1). Popis datového souboru a normalita, případně způsob transformace dat, a použitý statistický test jsou uvedeny v kapitole 5 u každé podkapitoly zvlášť. Využity byly dle charakteru dat parametrické (ANOVA a Tukey HSD test, t-test, lineární regrese) i neparametrické (Kruskal-Wallis ANOVA, mediánový test) statistické metody; normalita dat byla testována před každou analýzou zvlášť pomocí Shapiro-Wilk testu a posouzením histogramů. Výsledky testů jsou vztaženy k hladinám významnosti 0,05 či 0,001. NS znamená nesignifikantní rozdíl.

Srovnatelnými dny uvažovanými v analýzách jsou 4 dny během jarního rojení a 31 dalších dnů za celou sezónu. Z důvodu malého počtu lýkožroutů v lapačích ze vzdáleností 800 a 1500 m od Křížového vrchu v Libčevsi byly vzorky z nich analyzovány souhrnně, tj. bez ohledu na lapač. U porovnávání lokalit v průběhu sezóny byly použity jen vzorky s alespoň 5 brouky, pouze u analýz letové aktivity byli z důvodu obecně malé velikosti vzorků využiti všichni brouci, a navíc sdružení s ohledem na lokalitu (bez ohledu na den).

5. Výsledky

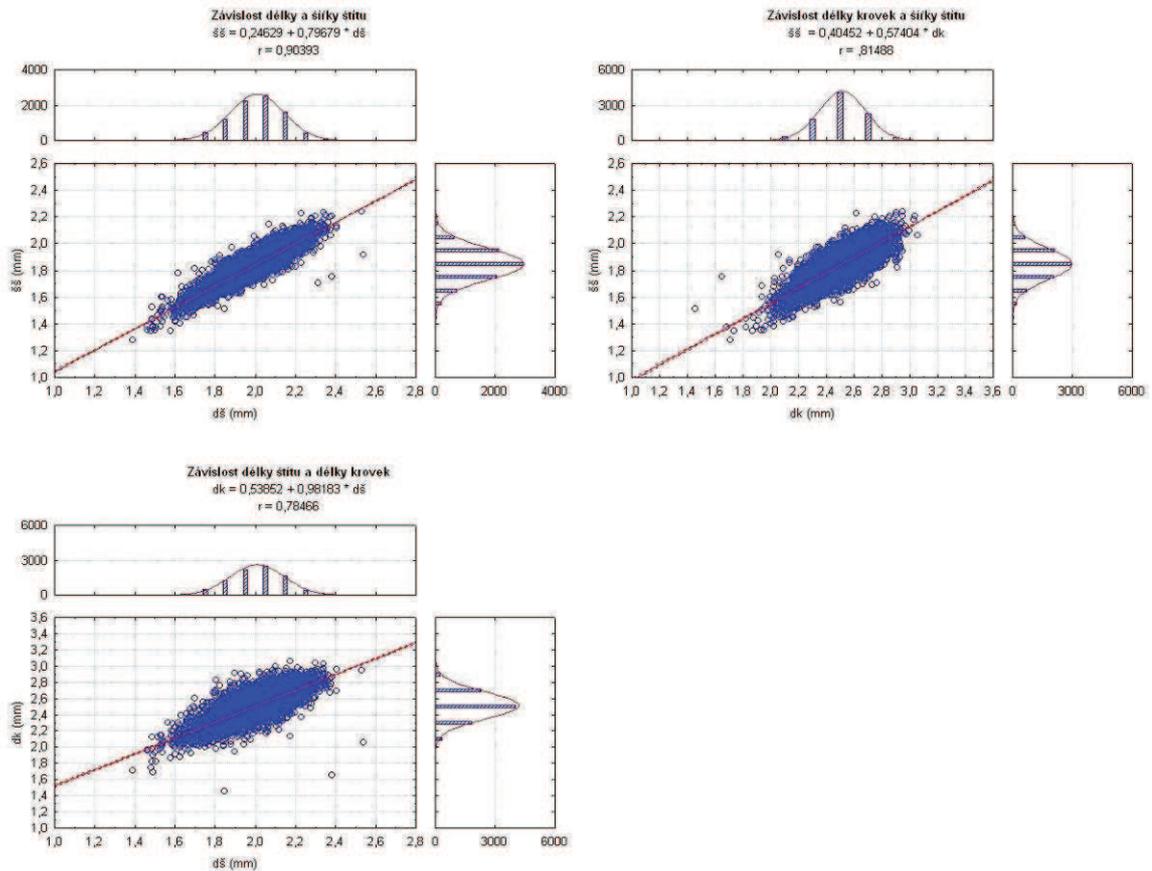
Ze souboru dat o přibližně 9 000 jedincích lýkožrouta smrkového, které jsem změřila pro potřeby této práce, jsem dále vybírala jedince k analýzám pro zodpovězení dílčích otázek, uspořádaných do následujících podkapitol.

5.1 Jsou tři zvolené charakteristiky velikosti lýkožrouta smrkového korelované?

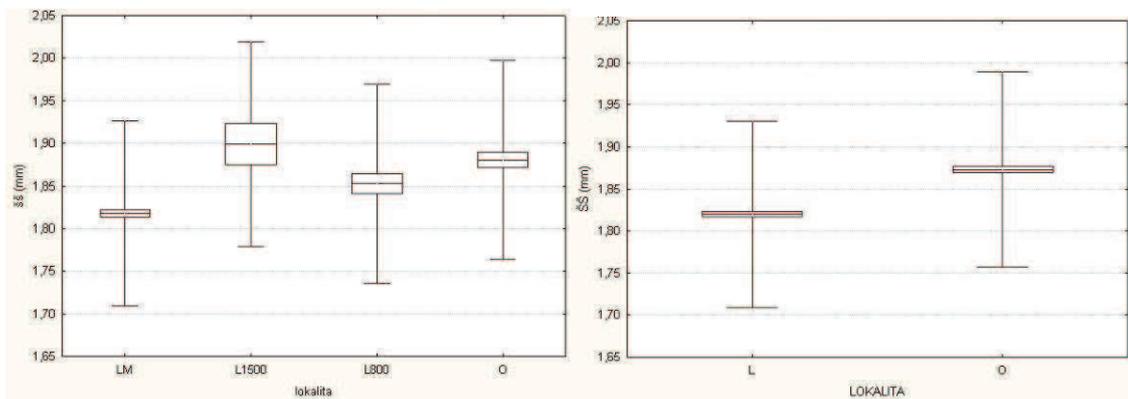
K zodpovězení této otázky byla použita lineární regrese a v jejím rámci rozměry 8 671 brouků, bez ohledu na lokalitu a s vyloučením jedinců, u kterých nebyly k dispozici všechny tři údaje vlivem jejich mechanického poškození. Data splňovala požadavek normality. Výsledky lineární regrese jsou zobrazeny na obrázku 5A. Všechny tři charakteristiky velikosti spolu velmi silně a vysoce signifikantně korelují ($p < 0,001$), nejvíce délka a šířka štítu (Pearsonův korelační koeficient $r = 0,9039$), poté šířka štítu a délka krovek ($r = 0,8149$) a délka štítu a délka krovek ($r = 0,7847$). Na základě tohoto výsledku jsem se po konzultaci rozhodla v dalších analýzách v této práci uvažovat jen nejvíce korelovanou charakteristiku, šířku štítu.

5.2 Liší se velikostí těla jedinci lokální části populace od migrující části?

V případě vyhodnocení velikostních rozdílů mezi lokalitami četnosti naměřených hodnot neodpovídaly normálnímu rozdělení, protože byly poněkud vyšikmeny vlevo, a data byla proto transformována funkcí $x_{(trans)}=x^{2,4}$ (porovnání za sezonu) nebo $x_{(trans)}=x^{2,5}$ (porovnání při jarním rojení a porovnání jednotlivých dnů v sezóně). Seznam porovnávaných odchytů podle dnů pro jednotlivé lokality, včetně průměrné hodnoty šířky štítu a velikosti vzorků, je uveden v Příhách VII. a VIII. Porovnání velikosti lýkožroutů mezi lokalitami bez ohledu na dny nabízejí níže tabulky 5a a 5b a obrázky 5B a 5C. Jak ve srovnání lýkožroutů z Křížového vrchu (Libčevsi, dále L) a z Oblíku (dále O) během celé sezóny 2010, tak ve srovnání lýkožroutů z dubnových odchytů z Křížového vrchu (Libčeves monitorovací, dále LM), ze vzdáleností 800 m (dále L800) a 1 500 m (dále L1500) od lesa na Křížovém vrchu a lýkožroutů z Oblíku, se prokázaly statisticky významné rozdíly v šířce štítu na úrovni setin milimetru (hladina významnosti je výrazně menší než 0,001). Pouze v případě L1500 a z O se rozdíl ve velikosti lýkožroutů ukázal jako nevýznamný (levý graf na obrázku 5B).



Obrázek 5A. Výsledky lineární regrese mezi měřenými charakteristikami velikosti těla, ve všech případech je $p < 0,001$. Zkratky DŠ a ŠŠ označují délku a šířku štítu a DK délku krovek.



Obrázek 5B. Krabicové grafy zobrazující průměrnou šířku brouků na jednotlivých lokalitách, vlevo v průběhu jarního rojení a vpravo během celé sezóny. Použité zkratky: LM nebo L (Libčeves monitorovací), L800 (800 m od lesa), L1500 (1 500 m od lesa), O (Oblík). Střední vodorovná čára ukazuje průměr, spodní a horní ohraničení krabice 95 % interval spolehlivosti a svislé úsečky směrodatnou odchylku. Signifikantní rozdíl byl potvrzen mezi všemi lokalitami kromě O a L1500 v levém grafu.

Tabulka 5a. Porovnání šířky štítu lýkožroutů z jednotlivých lokalit při jarním rojení (ANOVA, Tukey test, transformovaná data). Použité zkratky: LM (Libčeves monitorovací), L800 (800 m od lesa), L1500 (1500 m od lesa), O (Oblík). $N(LM) = 2503$, $N(L800) = 371$, $N(L1500) = 97$, $N(O) = 685$ brouků.

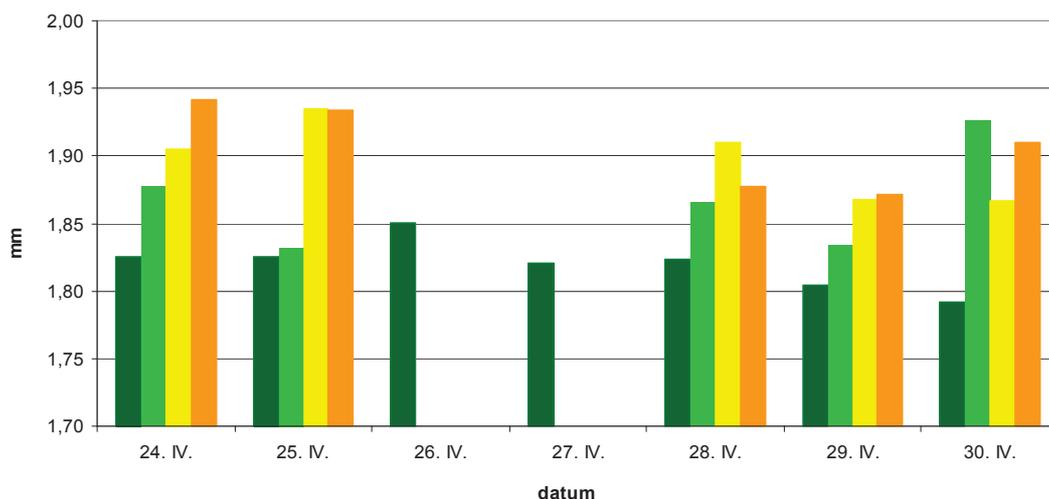
ANOVA: $F = 76,29$ $df = 3$ $p < 0,001$				
Lokalita (p)	LM	L800	L1500	O
LM		< 0,001	< 0,001	< 0,001
L800	< 0,001		< 0,001	< 0,001
L1500	< 0,001	< 0,001		NS
O	< 0,001	< 0,001	NS	

Tabulka 5b. Porovnání šířky štítu brouků z Oblíku (O) a z Libčevsi (L) pro celou sezonu 2010 (t-test, transformovaná data).

Průměr L	N (L)	Průměr O	N (O)	t	df	p
4,233927	4397	4,538971	3153	20,6	7548	< 0,001

Tabulka 5c. Porovnání šířky štítu v rámci dvacetiminutových odběrů v Libčevsi na Křížovém vrchu a okolí (Kruskal-Wallis ANOVA, netransformovaná data). Celkové $N(LM) = 2697$, $N(L800) = 371$, $N(L1500) = 97$ brouků.

	F	df	p
LM	1,19	29	NS
L800	1,20	25	NS
L1500	0,51	22	NS



Obrázek 5C. Porovnání šířky štítu na jednotlivých lokalitách při jarním rojení. Libčeves - les je znázorněn tmavě zelenou, 800 m od lesa světle zelenou, 1 500 m od lesa žlutou a Oblík oranžovou barvou.

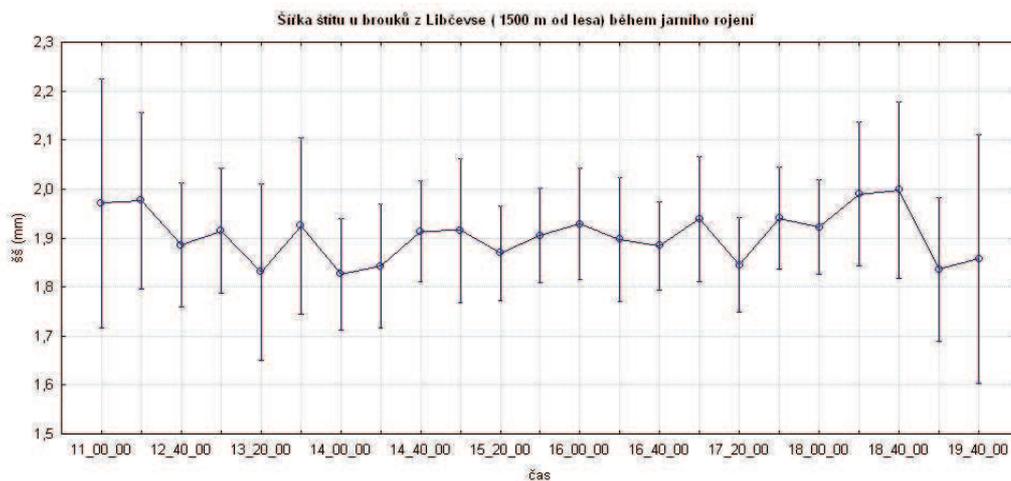
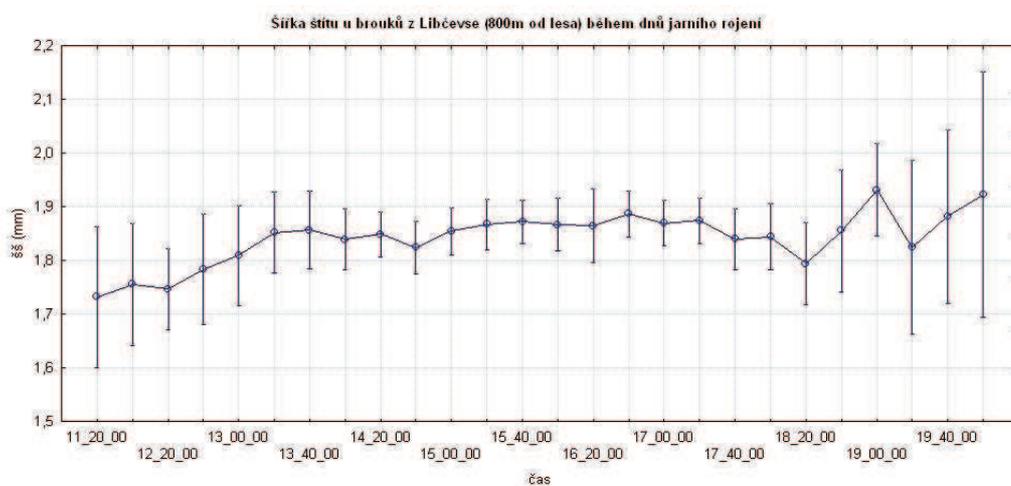
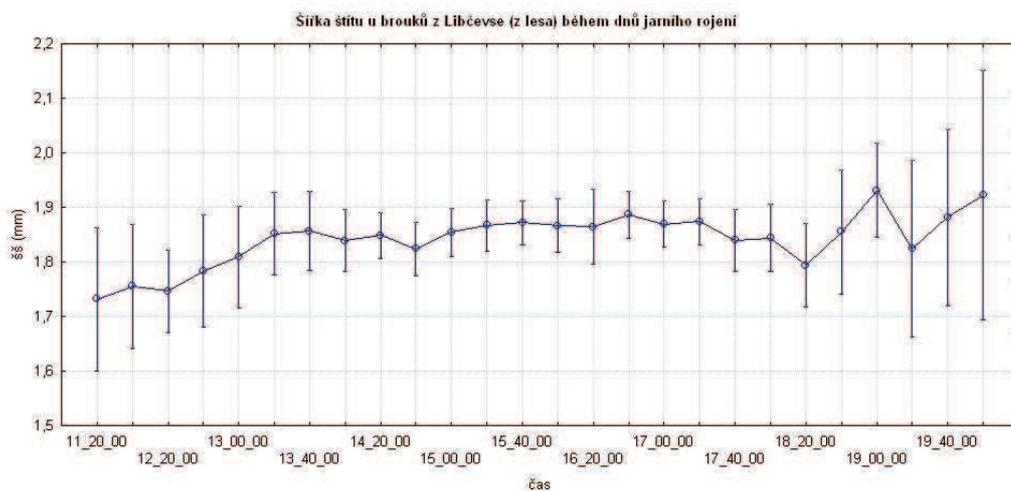
Při denním porovnání čtyř srovnatelných dnů jarního rojení byly signifikantní rozdíly nalezeny vždy mezi LM a O a mezi LM a 1500. Dále se statisticky významně lišila šířka štítu lýkožroutů mezi LM a 800 (kromě 25. IV.), mezi L800 a L1500 (pouze 25. IV.) a mezi L1500 a 0 (pouze 29. IV.). Lze tedy pozorovat trend rostoucí velikosti lýkožroutů se vzdáleností od lesa, zachycený na obrázku 5C. Při porovnávání podle jednotlivých dnů celosezónních odchytů z L a z O byly signifikantní rozdíly potvrzeny u 1. V., 9. V., 12. V., 22. V., 29. V., 4. VI., 10. VI., 12. VI., 4. VII., 11. VII., 12. VII., 14. VII., 15. VII. a 20. VII., tudíž se statisticky významně lišily šířky štítu lýkožroutů ve 14 z 31 srovnatelných dnů. Rozdíly mezi L a O velmi blízké hladině významnosti 0,05 byly nalezeny ve dnech 6. VI., 11. VI. a 26. VI. Výsledky těchto ANOVA a t-testů jsou rozepsány v tabulkách Příloh VII. a VIII.

5.3 Existuje nějaký trend ve změně velikosti těla lýkožroutů v průběhu sezóny?

Zaznamenané průměrné hodnoty šířky štítu porovnávaných brouků z Křížového vrchu a z Oblíku jsou zachyceny na grafech v Příloze IX. Pro úplnost je zobrazena nejen šířka štítu, ale i další dva naměřené rozměry. Z grafického znázornění není patrný žádný jasný trend změn, hodnoty charakteristik velikosti oscilují v řádu setin až desetin milimetru. Lineární regresí bylo testováno, zda průběh změn velikosti brouků z Oblíku odráží změny velikosti brouků z Libčevsi. Použity byly normálně rozdělené průměrné hodnoty šířky štítu. Hodnota Pearsonova korelačního koeficientu je velmi nízká ($r = 0,1127$) a hladina významnosti výrazně vyšší než 0,05, lineární závislost tedy nebyla prokázána.

5.4 Projevují se rozdíly ve velikosti těla lýkožroutů v průběhu dne na počátku sezóny (při jarním rojení)?

Srovnatelné dny mapující letovou aktivitu lýkožroutů smrkových jsou 24., 25., 28. a 29. IV. 2010. Základem datového souboru L800 a L1500 jsou zmiňované 4 dny, do LM byli zahrnuti i brouci z 30. IV. K porovnání rozdílů ve velikosti těla mezi dvacetiminutovými odběry byla použita neparametrická Kruskal-Wallis ANOVA a mediánový test, z nichž vyplývá, že nebyly prokázány významné rozdíly ve velikosti těla mezi žádnými časovými odběry (tabulka 5c, obrázek 5D).



Obrázek 5D. Grafy zachycují prostřednictvím koleček průměrnou šířku štítu (šš) odchycených brouků v průběhu dne jarního rojení po 20 minutách, úsečky jsou 95 % intervaly spolehlivosti.

6. Diskuse

Jarní rojení začalo na odchyťových lokalitách v Českém středohoří v sezóně roku 2010 tak, jak je v podobných oblastech obvyklé, na konci dubna (Zumr 1985). Jeho hlavní fáze byla ukončena nástupem chladných dnů od 2. V., navíc 26. a 27. IV. bylo rojení také přerušeno deštěm a poklesem teplot. Hlavní letová aktivita probíhala mezi dvanáctou a osmnáctou hodinou, o něco dříve byla zaznamenána lapači v lesním porostu. V některých dnech byli brouci odchyceni jen na některých lokalitách; největší počet denních odchyťů je k dispozici přímo z lesního porostu na Křížovém vrchu. Počty odchycených brouků odrážely výskyt teplých dnů vhodných pro let (viz Přílohu VI.), s koncem léta však i přes příznivé teploty klesaly. V VIII. byly odchyty minimální a po 24. VIII. již nebyli odchyceni žádní lýkožrouti, na rozdíl od roku předchozího, kdy byly k dispozici i odchyty ze září (Tesař 2010).

Krajina s teplým podnebím, malým úhrnem srážek a s nízkou lesnatostí není pro výskyt lýkožrouta smrkového typická, nicméně díky mnohdy nepříznivým stanovištním podmínkám, kterým musejí kulturní smrčiny v Českém středohoří čelit (Beranová et al. 1999), kůrovci nacházejí vhodné podmínky pro svůj vývoj alespoň v izolovaných porostech. Takový typ krajiny je pro studium disperze lýkožroutů vhodný proto, že odchytení brouci s velkou pravděpodobností pocházejí právě z těchto izolovaných porostů, a není třeba s nimi nijak manipulovat. Při odchytech neoznačených brouků v souvislých lesních porostech nelze bez další analýzy, např. množství tělesného tuku a svalstva, stanovit, kteří z nich přilétli z nejbližších stromů a zda někteří z nich nepřekonali větší vzdálenosti, než se stali receptivními k feromonům uvolňovaným z lapačů (jak předpokládají Wood (1982), Gries (1985), Němec et al. (1993) či Franklin & Grégoire (1999)). U CMR pokusů existuje dosti reálná možnost, že zpět se stejně odchyťí jen zlomek brouků, jak se stalo v mnoha dřívějších pracích (Lindelöw & Weslien 1986, Weslien & Lindelöw 1990, Zolubas & Byers 1995, Franklin & Grégoire 1999, Franklin et al. 2000). Navíc při nich existuje riziko traumatizování brouků obarvením (Byers 2000). Ve sledovaném území jsou jehličnaté porosty se smrkem roztroušeny řádově kilometry od sebe. V okolí zvolených lokalit se sice nacházejí i další malé jehličnaté porosty, ty však tvoří borovice černá (*Pinus nigra* Arnold), a lýkožrout smrkový v nich nebyl pozorován (Oto Nakládal 2010, pers. comm.). Předpokládám tedy, že jedinci odchytení ve smrčíně na Křížovém vrchu (v textu označovaní jako vzorky L či LM) jsou jedinci lokální, a jedinci odchyťávání dále od něj v nelesní krajině (vzorky L800, L1500 a O) jsou jedinci migrující.

Vzorky lýkožroutů byly z rozsáhlého souboru dat vybrány tak, aby bylo možno vytvořit závěry o odlišnostech ve velikosti lýkožroutů lokálních a migrujících, a zároveň, aby bylo prakticky možné je jedním člověkem zpracovat. Proto byl z lapačů v Libčevsi na Křížovém vrchu vybrán pouze lapač 6, který stál přímo v ohnisku a zachycoval největší množství lýkožroutů (více než 1/10 všech exemplářů nalezených ve 22 lapačích na Křížovém vrchu). Odchyty z Oblíku byly do této práce zpracovány všechny, a stejně tak odchyty ze vzdáleností 800 a 1500 m od Křížového vrchu v době jarního rojení. Protože tři měřené charakteristiky těla, délka a šířka štítu a délka krovek, jsou vysoce vzájemně korelované, použila jsem v dalších porovnáních pouze šířku štítu, která vykazovala největší lineární závislost na dalších dvou charakteristikách. V práci Sallé et al. (2005) také porovnávali závislost zmiňovaných charakteristik velikosti těla, kterou také prokázali, ale slabší: mezi šířkou a délkou štítu $r^2 = 0,53$, šířkou štítu a délkou krovek $r^2 = 0,38$ a mezi délkou štítu a šířkou krovek $r^2 = 0,21$. Rozdíl může být způsoben tím, že zatímco v této práci byla závislost testována na více než 8 500 jedincích obou pohlaví, uvedení autoři změřili pouze 200 samiček lýkožrouta smrkového.

Zjištěny byly signifikantní rozdíly ($p < 0,001$) ve velikosti jedinců s narůstající vzdáleností od lesa: vždy mezi lokálními jedinci a těmi ze vzdálenosti 1500 m a mezi lokálními jedinci a těmi z Oblíku, téměř vždy se také lišila velikost lýkožroutů v lese a ve vzdálenosti 800 m od lesa. Při podrobnějším pohledu podle jednotlivých dnů jarního rojení jsou tyto rozdíly méně výrazné, pravděpodobně kvůli omezené velikosti vzorků pocházejících z lapačů mimo les (obrázek 5C, Příloha VII.). Velikostí vzorků však nejde vysvětlit variabilita rozdílů velikostí mezi lýkožrouty odchycenými na Křížovém vrchu a na Oblíku ve zbytku sezóny, protože často byly porovnávány podobně velké vzorky několika desítek jedinců (počty jsou uvedeny v Příloze VIII.). Příčinou by mohl být původ jedinců odchycených na Oblíku v jiné smrčíně než na Křížovém vrchu nebo výrazně vyšší zastoupení samečků v tamních lapačích. Tesař (2010) o rok dříve u lýkožroutů z Křížového vrchu, Košťálova a Červeného vrchu rozlišoval i pohlaví, a zjistil, že na všech lokalitách se signifikantně lišila délka těla samečků a samiček. Samečci byli vždy poněkud větší, ačkoli dominantním faktorem rozdílné velikosti jedinců byla lokalita, na které byli odchyceni. Tesař (2010) také určil nejmenší poměr pohlaví se zřetelem na samečky na Křížovém vrchu, kdežto na dalších dvou již zmiňovaných lokalitách s nízkou populační hustotou zjistil poměr pohlaví vyrovnanější. Pro jedince analyzované v této práci bohužel nejsou informace o pohlaví k dispozici. Vzhledem ke stavu materiálu nebylo možné provést rychlou determinaci pohlaví metodou Schlyter

& Cederholm (1981), a tak bude pohlaví změřených brouků ověřeno v budoucnosti pomocí pitvy genitálií.

Tyto výsledky podporují zjištění dalších autorů, že větší část místní populace migruje na krátké vzdálenosti a zlomek jedinců naopak relativně daleko (Botterweg 1982, Weslien & Lindelöw 1990, Duelli et al. 1997). Ačkoli nemůžu přesně určit, jaký podíl jedinců pochází z Křížového vrchu, vzhledem k tomu, že za celou sezónu bylo odchyceno 7 200 jedinců v lapači 6 na Křížovém vrchu, a dále přibližně 5 000 jedinců v okruhu 300 m, 1 700 jedinců v okruhu 800 m, 700 jedinců v okruhu 1 500 m a 4 900 jedinců na Oblíku, a že celkový počet odchycených jedinců v Libčevsi činil v dané sezóně přibližně 72 000 lýkožourtů smrkových, lze potvrdit, že ven z porostu vylétala za předpokladu výše definovaných lokálních a migrujících jedinců jen malá část populace. I přes velkou variabilitu hodnot je zřetelný trend zvyšující se velikosti těla se vzdáleností, kterou brouci ulétli, zajímavým a možná i aplikovatelným poznatkem. Botterweg (1982) sice neprokázal rozdíl ve velikosti těla a obsahu tuku obou pohlaví odchycených do lapačů instalovaných podél elektrického vedení přes bezlesý horský hřeben, jeho studie však byla v mnohém netypická. Ono bezlesí bylo způsobeno překročením horní stromové hranice, kde se již lýkožrouti téměř nevyskytovali. Výsledky byly navíc založeny na dvou výběrech v jedné sezóně, a autor vyjadřoval velikost těla poněkud netradičně vahou krovek. Brouci v jeho studii také mohli do hor dolétnout s větrem z nižších poloh (viz Zumra 1985). Proto si myslím, že pokračováním výzkumu velikosti těla lýkožroutů můžeme získat zajímavé poznatky.

Anderbrant & Schlyter (1989) a Sallé et al. (2005) navrhují, že menší velikost těla lýkožroutů značí pokročilou populační gradaci. Velikost těla je snadno měřitelnou veličinou, alespoň ve srovnání s obsahem tuku či proteinů, a navíc pravděpodobně odráží disperzní a reprodukční kapacitu měřených jedinců (Botterweg 1982, Anderbrant et al. 1985, Schlyter & Zhang 1996, Robertson & Roitberg 1998). Proto navrhuji pokračovat ve výzkumu této problematiky a eventuelně zpracovat metodu, ve které by pozorovaná dynamika změn velikosti jedinců mohla být využita jako indikátor populačního vývoje a původu odchytávaných lýkožroutů. Protože Sallé et al. (2005) nezjistili průkazný vztah mezi velikostí těla odchycených lýkožroutů a rozsahem škod (podílem napadených stromů v porostu), a ani v této práci nejsou takové údaje k dispozici, je třeba naše empirické poznatky dále rozšířit. Jak uvádějí Jakuš & Blaženec (2002), je důležité zaměřit metody masového odchytu do feromonových pastí na samečky, jakožto na větší a pionýrské pohlaví (Pfeffer 1955, Anderbrant 1988, Tesař 2010), protože jejich úspěch vede nenávratně k hromadnému náletu dalších jedinců na

daný strom. Zcela jistě by bylo vhodné odchyťvat brouky na stejných lokalitách více sezón za sebou, aby se odfiltroval případný vliv netypického počasí, takový typ pokusu je však velmi náročný na vybavení a počet spolupracovníků.

Pokud jde o dvacetiminutové odchyty z období jarního rojení, nebyly pozorovány žádné průkazné rozdíly ve velikosti lýkožroutů v závislosti na letové aktivitě během dne. Větší rozptyl hodnot v podvečer může odrážet jak opožděný přílet větších jedinců ze vzdálenějších míst, tak pouze malý počet odchycených brouků ve vzorcích. Za zvýšenou variabilitou velikosti jedinců z okruhu 1 500 m by však mohl stát i měnící se podíl lokálních a migrujících brouků. Ačkoli se může zdát, že takto podrobná a organizačně náročná studie nemá na základě uvedených výsledků opodstatnění, vyvarují se raději unáhleného závěru před zpracováním zbývajících údajů.

Na závěr uvedu několik postřehů z průběhu měření. Jako účelné se ukázalo měřit velikost lýkožroutů ne jako celkovou délku těla, ale raději jako délku nějaké pevné a dobře ohraničené části těla, jakou je například štít. Na obrázku v Příloze V.B je dobře vidět, že odchycení lýkožrouti (zejména ti z objemných vzorků) bývají nestejněměrně proschlí a v ohybech, zejména mezi štítem a krovkami, různě zdeformovaní. To pak může významně zkreslit hodnoty získané měřením celkové délky těla. Běžné odchylky naměřených velikostí, kterých bylo dosahováno při pokusném měření jedním člověkem opakovaně na stejných broucích, nebo které vznikly na stejných broucích měřených dvěma lidmi, se pohybovaly mezi 0,01 a 0,05 mm. Z toho usuzuji, že přesnější měření než na řádově setiny milimetru je zatíženo velkou subjektivní chybou, a je proto neúčelné. Ačkoli rozdíly v šířce štítu zpracovaných lýkožroutů byly průkazné také na úrovni setin milimetru, z grafů na obrázku 5B je patrné, že 95 % intervaly spolehlivosti a směrodatné odchylky vymezují odlišnost naměřených velikostí na různých lokalitách. V práci Tesaře (2010) se ukázaly jako průkazné rozdíly ve velikosti jedinců z těchto lokalit v řádu desetin milimetru. Řádový rozdíl mezi touto a jeho prací je pravděpodobně způsoben pouze tím, že Tesař měřil celkovou délku těla od předního okraje štítu k zadnímu okraji krovek.

Šířku štítu mohu jako charakteristiku velikosti doporučit i z hlediska praktického, protože není příliš náchylná na chybu způsobenou tím, že brouk není měřen ve zcela dorzálním pohledu. Při velkém zvětšení, které je při měření brouků potřebné, každá odchylka ve sklonu těla znamenala odchylku v naměřené hodnotě takového řádu, v jakém se jedinci na jednotlivých lokalitách signifikantně lišili. Na to byly citlivé jak délka štítu, tak délka krovek. Krovky brouků z velkých vzorků navíc byly často utržené nebo zdeformované tak, že je nebylo možné změřit.

7. Závěr

Disperzní fáze životního cyklu lýkožroutů se od fází ostatních vyznačuje několika „nej“, díky nimž stojí za to prohloubit naše poznatky o jejím průběhu a okolnostech, zejména u tak hospodářsky významného druhu, jakým lýkožrout smrkový bezesporu je. Jako jediná fáze se disperze neodehrává pod ochranou kůry. Je klíčovou fází životního cyklu s ohledem na úspěšné vyhledání dalších vhodných hostitelských stromů, a je jí přisuzován největší podíl na mortalitě dospělých lýkožroutů. Po objevení agregačních feromonů člověkem se navíc stala fází, na kterou se soustředí ochrana lesa a výzkum ekologie těchto pozoruhodných brouků.

Dosud byla disperze u lýkožroutů zkoumána zejména pokusy s vypouštěním a zpětným odchytem označených jedinců, nebo v laboratorních podmínkách redukováná na sledování doby a rychlosti letu, a tyto poznatky byly doplněny několika matematickými modely. Výzkum popsáný v této práci byl ojedinělý v tom, že sledoval přirozený rozptyl jedinců v podmínkách krajiny, kde se porosty s hostitelskými stromy nacházejí roztroušeně na kilometry od sebe. Ačkoli neexistuje jistota, že brouci odchycení v bezlesé krajině, reprezentované prstenci lapačů okolo Křížového vrchu a lapači na Oblíku, jsou původem právě z kůrovcového ohniska na Křížovém vrchu, všichni lýkožrouti, kteří byli odchyceni mimo něj, museli překonat pasivním či aktivním letem minimální vzdálenost 3 km od nejbližšího smrkového porostu, a tedy nešlo o jedince lokální, ale o jedince migrující.

Na základě získaných dat musím podpořit domněnky a zjištění některých dřívějších studií o dálkovém rozptylu alespoň části populace lýkožroutů. Zjištěno také bylo, že větší brouci mají tendenci migrovat dál z lesního porostu, a to jak ve dnech jarního rojení, tak i v dalších dnech sezóny. Takové zjištění by mohlo být prakticky využitelné pro lesnický management ve smrkových porostech, například k odhadu původu jedinců a v některých případech pak k efektivnějšímu využití feromonových lapačů, protože velikost těla je charakteristikou dobře a rychle změřitelnou. Další výzkum této problematiky směrem k aplikovanému využití je však nezbytný.

8. Seznam zdrojů

- Anderbrant O. (1985): Dispersal of reemerged spruce bark beetles, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae): a mark-recapture experiment. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **99**: 21–25.
- Anderbrant O. (1988): Survival of parent and brood adult bark beetles, *Ips typographus*, in relation to size, lipid content and re-emergence or emergence day. *Physiological Entomology* **13**: 121-129.
- Anderbrant O. (1989): Reemergence and second brood in the bark beetle *Ips typographus*. *Holarctic Ecology* **12**: 494-500.
- Anderbrant O. & Schlyter F. (1989): Causes and effects of individual quality in bark beetles. *Holarctic Ecology* **12**: 488-493.
- Anderbrant O., Schlyter F. & Birgersson G. (1985): Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* **45**: 89-98.
- Baier P., Pennerstorfer J. & Schopf A. (2007): PHENIPS – A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *Forest Ecology and Management* **249**: 171-186.
- Bakke A. (1981): Inhibition of the response in *Ips typographus* to the aggregation pheromone; field evaluation of verbenone and ipsenol. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **92**: 172-177.
- Bakke A. (1989): The recent *Ips typographus* outbreak in Norway: experiences from a control program. *Holarctic Ecology* **12**: 515-519.
- Bakke A. (1991): Using pheromones in the management of bark beetle outbreaks. In: Baranchikov Y. N., Mattson W. J., Hain F. P. & Payne T. L. (eds.): *Forest insect guilds: patterns of interaction with host trees*. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Gen. Tech. Rep. NE-153.
- Bakke A., Frøyen P. & Skattebøl L. (1977): Field response to a new pheromonal compound isolated from *Ips typographus*. *Naturwissenschaften* **64**: 98-99.
- Beranová K., Franěk B., Hamerský R., Holubová V., Hubal L., Janda Z., Kinský J., Košner M., Moravec P., Robková D., Šatrová B. & Šverhart J. (1999): *Plán péče o CHKO České středohoří*. Platnost 2000 – 2014. Správa CHKO České středohoří, Litoměřice.

- Birgersson G., Schlyter F., Bergström G. & Löfqvist J. (1988): Individual variation in aggregation pheromone content of the bark beetle, *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* **14**: 1737-1761.
- Borden J. H. (1989): Semiochemicals and bark beetle populations: exploitation of natural phenomena by pest management strategists. *Holarctic Ecology* **12**: 501-510.
- Botterweg P. F. (1982): Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **94**: 466–489.
- Botterweg P. F. (1983): The effect of attack density on size, fat content and emergence of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **96**: 47–55.
- Byers J. A. (1984): Nearest neighbor analysis and simulation of distribution patterns indicates an attack spacing mechanism in the bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology* **13**: 1191-1200.
- Byers J. A. (1989): Chemical ecology of bark beetles. *Experientia* **45**: 271-283.
- Byers J. A. (1993): Avoidance of competition by spruce bark beetles, *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*. *Experientia* **49**: 272-275.
- Byers J. A. (2000): Wind-aided dispersal of simulated bark beetles flying through forests. *Ecological Modelling* **125**: 231–243.
- Byers J. A. (2004): Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape. In: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégoire, J.-C. & Evans H. F. (Eds.): *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Byers J. A. & Löfqvist J. (1989): Flight initiation and survival in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) during the spring dispersal. *Holarctic Ecology* **12**: 432-440.
- Doležal P. & Sehnal F. (2007): Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology* **131**: 165-173.
- Duelli P., Studer M. & Naef W. (1986): The flight of bark beetles outside of forest areas. *Journal of Applied Entomology* **102**: 139-148.

- Duelli P., Zahradník P., Knížek M. & Kalinová B. (1997): Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and the efficiency of pheromone traps. *Journal of Applied Entomology* **121**: 297-303.
- Faccoli M. & Buffo E. (2004): Seasonal variability of sex-ratio in *Ips typographus* (L.) pheromone traps in a multivoltine population in the Southern Alps. *Journal of Pest Science* **77**: 123-129.
- Faccoli M. & Stergulc F. (2004): *Ips typographus* (L.) pheromone trapping in south Alps: spring catches determine damage thresholds. *Journal of Applied Entomology* **128**: 307–311.
- Forsse E. & Solbreck Ch. (1985): Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **100**: 47–57.
- Franklin A. J. & Grégoire J. C. (1999): Flight behaviour of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in an environment without pheromones. *Annals of Forest Science* **56**: 591-598.
- Franklin A. J., Debruyne C. & Grégoire J. C. (2000): Recapture of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) with attractants of low release rates: localized dispersion and environmental influences. *Agricultural and Forest Entomology* **2**: 259-270.
- Furuta K. (1989): A comparison of endemic and epidemic populations of the spruce beetle (*Ips typographus japonicus* Nijima) in Hokkaido. *Journal of Applied Entomology* **107**: 289–295.
- Grégoire J.-C. & Evans H. F. (2004): Damage and control of BAWBILT organisms, an overview. In: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégoire, J.-C. & Evans H. F. (Eds.): *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gries G. (1985): Zur Frage der Dispersion des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **99**: 12–20.
- Grodzki W. (2004): Some reactions of *Ips typographus* (L.) (Col.: Scolytidae) to changing breeding conditions in a forest decline area in the Sudeten Mountains, Poland. *Journal of Pest Science* **77**: 43-48.
- Hedden R. L. & Billings R. F. (1977): Seasonal variations in fat content and size of the southern pine beetle in East Texas. *Annals of the Entomological Society of America* **70**: 876-880.

- Helland I. S., Hoff J. M. & Anderbrant O. (1984): Attraction of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) to a pheromone trap. *Journal of Chemical Ecology* **10**: 723-752.
- Hlásny T. & Turčáni M. (2009): Insect pests as climate change driven disturbances in forest ecosystems. In: Střelcová K. et al. (Ed.): *Bioclimatology and natural hazard*. Springer, Dordrecht.
- Hulcr J., Ubik K. & Vrkoč J. (2006): The role of semiochemicals in tritrophic interactions between the spruce bark beetle *Ips typographus*, its predators and infested spruce. *Journal of Applied Entomology* **130**: 275-283.
- Jactel H. (1993): Individual variability of the flight potential of *Ips sexdentatus* Boern. (Coleoptera: Scolytidae) in relation to day of emergence, sex, size, and lipid content. *Canadian Entomologist* **125**: 919-930.
- Jactel H. & Gaillard J. (1991): A preliminary study of the dispersal potential of *Ips sexdentatus* (Boern) (Col., Scolytidae) with an automatically recording flight mill. *Journal of Applied Entomology* **112**: 138-145.
- Jakuš R. & Blaženec M. (2002): Influence of proportion of (4S)-cis-verbenol in pheromone bait on *Ips typographus* (Col., Scolytidae) catch in pheromone trap barrier and in single traps. *Journal of Applied Entomology* **126**: 306-311.
- Jenkins D. G., Brescacin C. R., Duxbury C. V., Elliott J. A., Evans J. A., Grablow K. R., Hillegass M., Lyon B. N., Metzger G. A., Olandese M. L., Pepe D., Silvers G. A., Suresch H. N., Thompson T. N., Trexler C. M., Williams G. E., Williams N. C. & Williams S. E. (2007): Does size matter for dispersal distance? *Global Ecology and Biogeography* **16**: 415-425.
- Jönsson A. M., Appelberg G., Harding S. & Barring L. (2009): Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology* **15**, 486-499.
- Jonášová M. & Prach K. (2004): Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering* **23**: 15-27
- Kirisits T. (2004): Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi. In: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégoire, J.-C. & Evans H. F. (Eds.): *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Knížek M. & Beaver R. (2004): Taxonomy and systematics of bark and ambrosia 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, a synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 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**: 132-141.
- Koricheva J., Larsson S. & Haukioja E. (1998): Insect performance on experimentally stressed woody plants: a meta-analysis. *Annual Review of Entomology* **43**: 195-216.
- Koštál V., Zahradníčková H., Šimek P. & Zelený J. (2007): Multiple component system of sugars and polyols in the overwintering spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Journal of Insect Physiology* **53**: 580-586.
- Lange H., Økland B. & Krokene P. (2006): Thresholds in the life cycle of the spruce bark beetle under climate change. *InterJournal* **1648**: 1–10.
- Latty T. M., Magrath M. J. L. & Symonds M. R. E (2009): Harem size and oviposition behaviour in a polygynous bark beetle. *Ecological Entomology* **34**: 562-568.
- Leufvén A., Bergstrom G. & Falsen E. (1984): Interconversion of verbenols and verbenone by identified yeasts isolated from the spruce bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* **10**: 1349-1361.
- Lindelöw Å. & Weslien J. (1986): Sex-specific emergence of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytidae) and flight behavior in response to pheromone sources following hibernation. *Canadian Entomologist* **118**: 59-67.
- Lobinger G. (1994): Die Lufttemperatur als limitierender faktor für die schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). *Anzeiger für Schädlingkunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* **67**: 14-17.
- Lobinger G. (1996): Variations in sex ratio during an outbreak of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) in Southern Bavaria. *Anzeiger für Schädlingkunde* **69**: 51-53.
- Logan J. A., Régnière J. & Powell J. A. (2003): Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**: 130-137.
- Ložek V. (2007): *Zrcadlo minulosti. Česká a slovenská krajina v kvartéru*. Dokořán, Praha.

- Müller J., Bußler H., Goßner M., Rettelbach T. & Duelliet P. (2008): The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation* **17**: 2979-3001.
- MZe (1996 & 2000): *Vyhláška Ministerstva zemědělství č. 101/1996 Sb., kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážce*. Sbírka zákonů, částka 33/1996 & 72/2000.
- MŽP, AOPK ČR, ČSÚ, ČÚZK & VGHMÚŘ (2010): *Aktuální ortofotomapa a správní členění České republiky*. Online: <http://geoportal.gov.cz/arctis/services>, cit. 22. 4. 2011.
- Němec V., Zumr V. & Starý P. (1993): Studies on the nutritional state and the response to aggregation pheromones in the bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* **116**: 358–363.
- Netherer S. & Nopp-Mayr U. (2005): Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management-rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *Forest Ecology and Management* **207**: 99–107.
- Nilssen A. C. (1984): Long range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils coleoptera scolytidae and curculionidae in northern finland. *Annales Entomologici Fennici* **50**: 37-42.
- Paine T. D., Raffa K. F. & Harrington T. C. (1997): Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annual Review of Entomology* **42**: 179-206.
- Pfeffer A. (1955): *Fauna ČSR, kůrovci - Scolytoidea*. Svazek 6. ČSAV, Praha.
- Pureswaran & Borden (2003): Is bigger better? Size and pheromone production in the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Insect Behavior* **16**: 265-282.
- Quitt E. (1971): *Klimatické oblasti Československa*. Studia Geographica 16. Geografický ústav ČSAV, Brno.
- Raffa K. F. & Berryman A. A. (1980): Flight response and host selection by bark beetles. In: Berryman A. A. & Safranyik L. (eds.): *Dispersal of forest insects: evaluation, theory and management implications*. Proceedings of the second IUFRO conference: 213-233.

- Reid M. L. & Roitberg B. D. (1995): Effects of body size on investment in individual broods by male pine engravers (Coleoptera: Scolytidae). *Canadian Journal of Zoology* **73**: 1396-1401.
- Robertson I. C. & Roitberg B. D. (1998): Duration of paternal care in pine engraver beetles: why do larger males care less? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**: 379-386.
- Rouault G., Candau J.-N., Lieutier F., Nageleisen L.-M., Martin J.-C. & Warzée N. (2006): Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science* **63**: 613-624.
- Rudinsky J. A. (1962): Ecology of Scolytidae. *Annual Review of Entomology* **7**: 327-348.
- Rudinsky J. A. (1979): Chemoacoustically induced behavior of *Ips typographus* (Col.: Scolytidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **88**: 537-541.
- Safranyik L. (1976): Size- and sex-related emergence, and survival in cold storage, of mountain pine beetle adults. *Canadian Entomologist* **108**: 209-212.
- Sallé A., Arthofer W., Lieutier F., Stauffer C. & Kerdelhué C. (2007): Phylogeography of a host-specific insect: genetic structure of *Ips typographus* in Europe does not reflect past fragmentation of its host. *Biological Journal of the Linnean Society* **90**: 239-246.
- Sallé A., Baylac M. & Lieutier F. (2005): Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level. *Agricultural and Forest Entomology* **7**: 297-306.
- Sanders W. (1987): Untersuchungen über die aktivitätsdichte des Buchdruckers *Ips typographus* in laubwäldern und in offener landschaft. *Journal of Applied Entomology* **103**: 240-249.
- Sauvard D. (2004): General biology of 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, a synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SciTech (2011): *Odparníky Pheagr®*. Online: <http://www.scitech.cz/pheagrit.htm>, cit. 31. 1. 2011.
- Schlyter F. & Cederholm I. (1981): Separation of the sexes of living spruce bark beetles, *Ips typographus* (L.), (Coleoptera: Scolytidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **92**: 42-47.

- Schlyter F. & Zhang Q. H. (1996): Testing avian polygyny hypotheses in insects: harem size distribution and female egg gallery spacing in three *Ips* bark beetles. *Oikos* **76**: 57-69.
- Schlyter F., Löfqvist J. & Byers J. A. (1987a): Behavioural sequence in the attraction of the bark beetle *Ips typographus* to pheromone sources. *Physiological Entomology* **12**: 185-196.
- Schlyter F., Birgersson G., Byers J. A., Löfqvist J. & Bergström G. (1987b): Field response of spruce bark beetle, *Ips typographus*, to aggregation pheromone candidates. *Journal of Chemical Ecology* **13**: 701-716.
- Schlyter P., Stjernquist I., Barring L., Jönsson A. M. & Nilsson C. (2006): Assessment of the impacts of climate change and weather extremes on boreal forests in northern Europe, focusing on Norway spruce. *Climate Research* **31**: 75–84.
- Schroeder L. M. & Lindelöw Å. (2002): Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytinae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology* **4**: 47-56.
- Skuhrový V. (2002): *Lýkožrout smrkový (Ips typographus L.) a jeho kalamity*. Agrospoj, Praha.
- Speight M. R., Hunter M. D. & Watt A.D. (2008): *Ecology of Insects: concepts and applications*. 2nd edition. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Stauffer C., Lakatos F. & Hewitt G. M. (1999): Phylogeography and postglacial colonization routes of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Molecular Ecology* **8**: 763-773.
- Sun X., Yang Q., Sweeney J. D. & Gao Ch. (2006): A review: chemical ecology of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). *Journal of Forestry Research* **17**: 65–70.
- Tesař J. (2010): Srovnání vybraných populačních parametrů lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* (L.)) na lokalitách s různou populační četností. Diplomová práce. Nепublikováno. Dep.: Katedra ochrany lesa a myslivosti, Česká zemědělská univerzita v Praze.
- Tolasz R. (ed.) (2007): *Atlas podnebí Česka*. Český hydrometeorologický ústav, Praha & Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.

- Vanderwel D. (1994): Factors affecting feromone production in beetles. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* **25**: 347-362.
- Vité J. P. (1989): The European struggle to control *Ips typographus* – past, present and future. *Holarctic Ecology* **12**: 520-525.
- Wermelinger B. & Seifert M. (1998): Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Journal of Applied entomology* **122**: 185-191.
- Wermelinger B. & Seifert M. (1999): Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecological Entomology* **24**: 103-110.
- Wermelinger B. (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management* **202**: 67–82.
- Weslien J. & Lindelöw Å. (1989): Trapping a local population of spruce bark beetles *Ips typographus* (L.): Population size and origin of trapped beetles. *Holarctic Ecology* **12**: 511-514.
- Weslien J. & Lindelöw Å. (1990): Recapture of marked spruce bark beetles (*Ips typographus*) in pheromone traps using area-wide mass trapping. *Canadian Journal of Forest Research* **20**: 1786-1790.
- Wichman L. & Ravn H. P. (2001): The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *Forest Ecology and Management* **148**: 31-39.
- Winterhalter W. E. & Mousseau T. A. (2008): The strenght of temperature-mediated selection on body size in a wild insect population. *Journal of Orthoptera Research* **17**: 347-351.
- Wood D. 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.
- Zahradník P. (2006): *Základy ochrany lesa v praxi*. Druhé vydání. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy.

- Zahradník P., Knížek M., Kapitola P., Rodziewicz A. & Kolk A. (1991): Porovnání odchytných vlastností nových typů feromonových lapačů na lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.). *Zprávy Lesnického Výzkumu* **36**: 7-15.
- Zhang & Schlyter (2003): Redundancy, synergism, and active inhibitory range of non-host volatiles in reducing pheromone attraction in European spruce bark beetle *Ips typographus*. *Oikos* **101**: 299-310.
- Zolubas & Byers (1995): Recapture of dispersing bark beetle *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in pheromone-baited traps: regression models. *Journal of Applied Entomology* **119**: 285-289.
- Zuber M. & Benz G. (1992): Untersuchungen über das schwärmverhalten von *Ips typographus* (L.) und *Pityogenes chalcographus* (L.) (Col., Scolytidae) mit den pheromonpräparaten Pheroprax und Chalcoprax. *Journal of Applied Entomology* **113**: 430-436.
- Zumr V. 1982. Flight activity of the spruce bark beetle, *Ips typographus*, to pheromone traps (Coleoptera, Scolytidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* **79**: 422-428.
- Zumr V. (1985): *Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (Ips typographus) a ochrana proti němu*. Academia, Praha.
- Zumr V. (1992): Dispersal of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in spruce woods. *Journal of Applied Entomology* **114**: 348-352.

9. Seznam příloh

Příloha I.

Odumírající smrk, který v předchozí sezóně hostil lýkožrouty smrkové.

Příloha II.

Zákres umístění lapačů v Libčevsi a jejich vzhled.

Příloha III.

Zpracování odchytených brouků.

Příloha IV.

Měření lýkožroutů I.

Příloha V.

Měření lýkožroutů II.

Příloha VI.

Porovnání výše odchyťů na Křížovém vrchu u Libčevsi (L) a na Oblíku (O) na logaritmické škále s průběhem teplot v Libčevsi v sezóně 2010.

Příloha VII.

Velikost lýkožroutů při jarním rojení.

Příloha VIII.

Srovnání velikosti lýkožroutů z lesa a bezlesí v sezóně 2010.

Příloha IX.

Průměrná délka a šířka štítu a délka krovek lýkožroutů z Křížového vrchu a z Oblíku.

Příloha I.

Odumírající smrk, který v předchozí sezóně hostil lýkožrouty smrkové.



Příloha II.

Zákres umístění lapačů v Libčevsi a jejich vzhled:

A rozmístění lapačů mimo les (vytvořeno Oto Nakládalem),



B rozmístění lapačů v lese na Křížovém vrchu (vytvořeno Oto Nakládalem),



C štěrbinový lapač typu Theyson, umístěný na stanovišti J 1500.



Příloha III.

Zpracování odchycených brouků:

A ukázka dvacetiminutového výběru jednoho lapače v lese na Křížovém vrchu,



B a nalepení brouci připravení ke změření.



Příloha IV.

Měření lýkožroutů I.:

A potřebná technika a spuštěný program NIS-Elements D, ve kterém byli brouci měřeni,



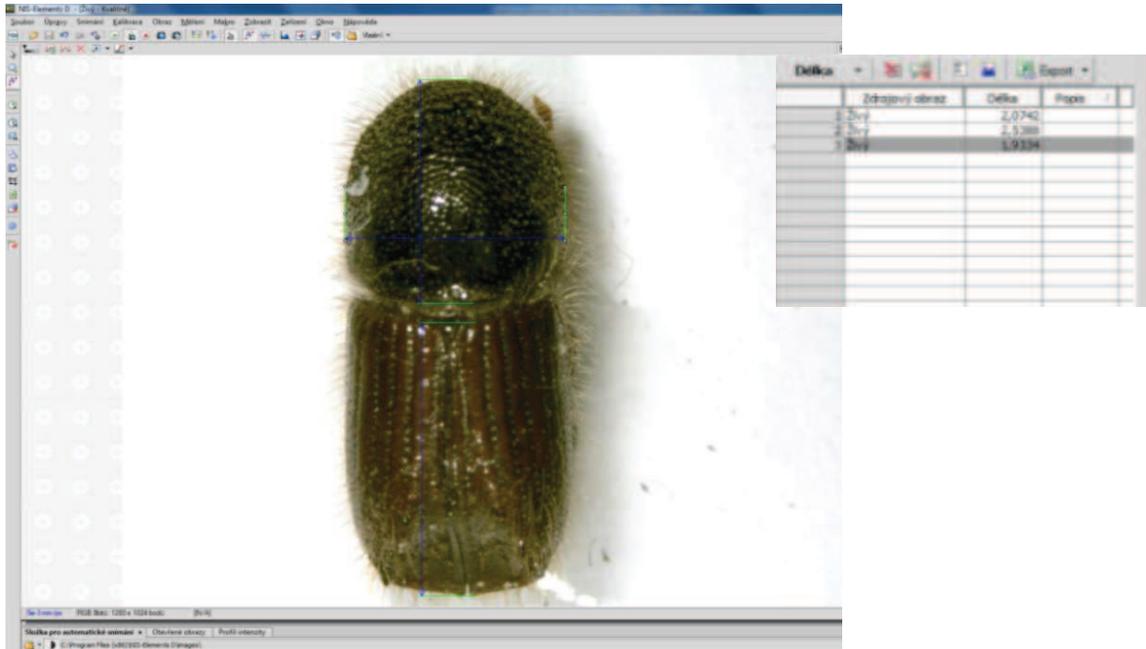
B kamera ProgRes® CapturePro 2.7 s makro-objektivem NAVITAR, v pozadí jsou naměření brouci.



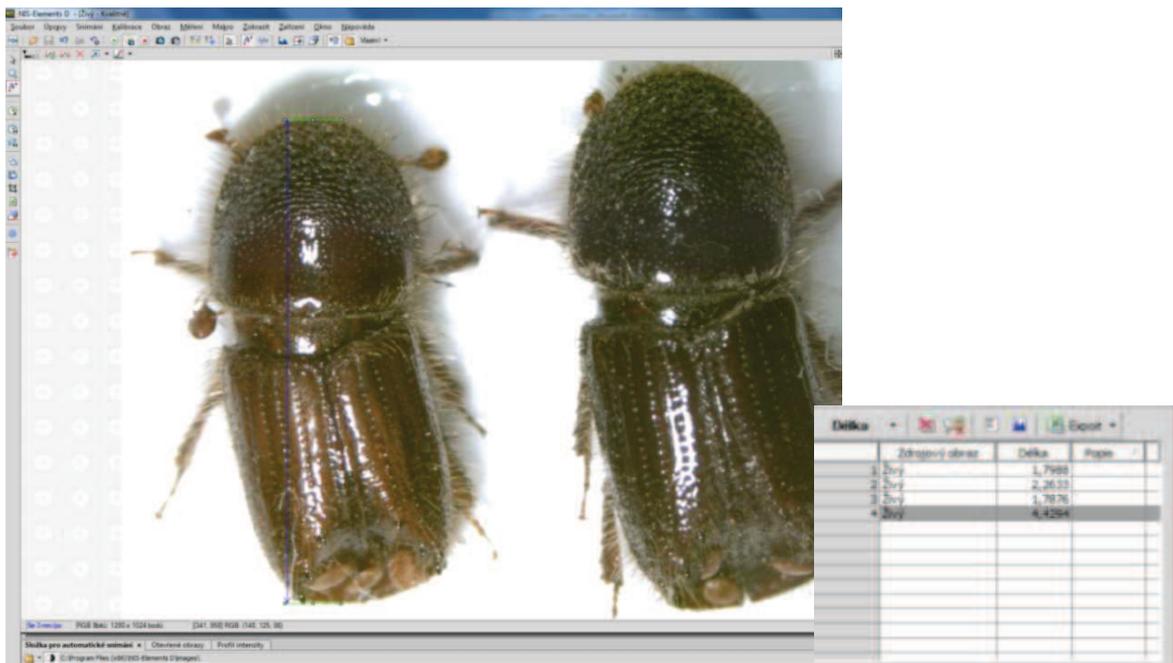
Příloha V.

Měření lýkožroutů II.:

A ukázka prostředí programu NIS-Elements D, verze 3.22.01, a měřeného jedince lýkožrouta smrkového. Tenké modré úsečky mezi zelenými čarami znázorňují měřené rozměry, zaznamenané údaje jsou v milimetrech zapsány v okénku napravo;

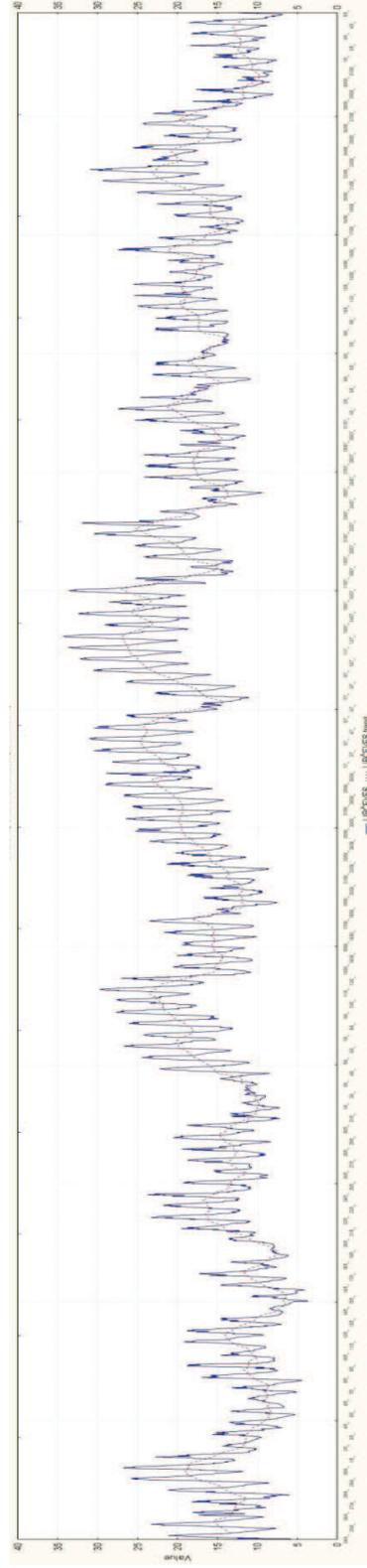
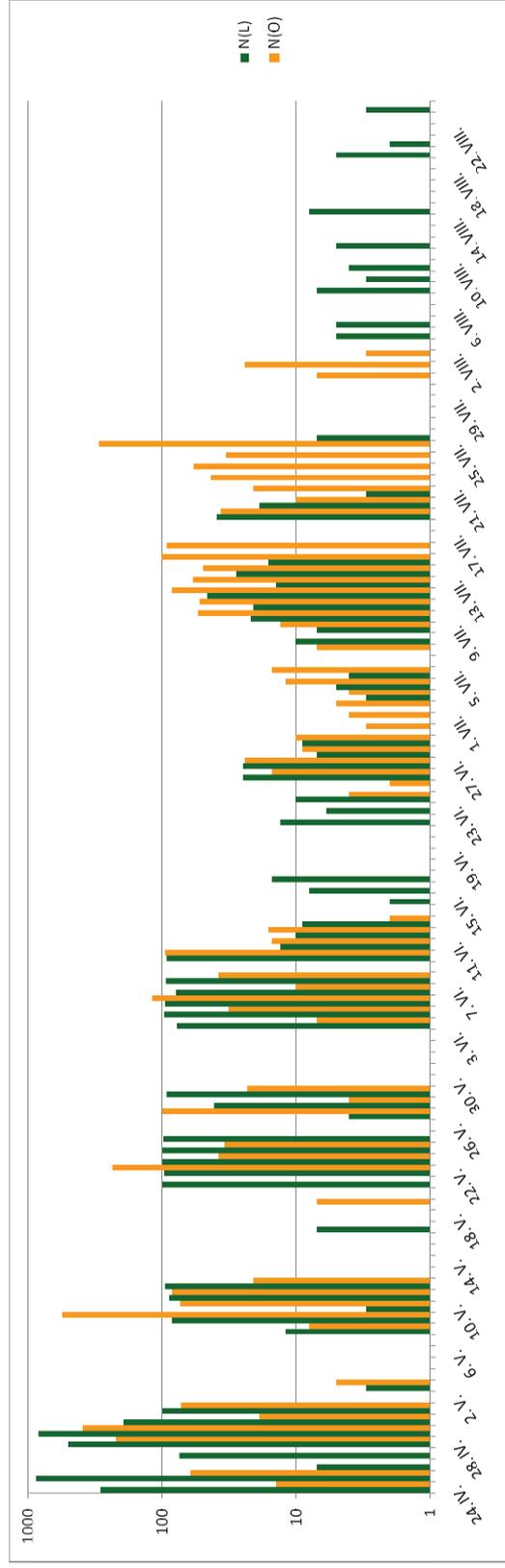


B ukázka běžných deformací měřených brouků, které mohou zkreslit celkovou délku těla. Konkrétně v případě měření levého brouka z obrázku od předního okraje štítu k zadnímu okraji krovek je naměřeno o 0,37 mm více, než činí součet délek jeho štítu a krovek.



Příloha VI.

Porovnání výše odchytů na Křížovém vrchu u Libčevsi (L) a na Oblíku (O) na logaritmické škále s průběhem teplot v Libčevsi v sezóně 2010.



Příloha VII.

Velikost lýkožroutů při jarním rojení:

A průměrné hodnoty šířky štítu (mm) na lokalitách Libčeves – les (L), 800 m od lesa (L800), 1500 m od lesa (L1500) a na Oblíku (O), včetně velikosti porovnávaného vzorku (N);

Datum	L	N (L)	L800	N (L800)	L1500	N (L1500)	O	N (O)
24. IV.	1.83	291	1.88	43	1.90	18	1.94	14
25. IV.	1.83	874	1.83	15	1.94	17	1.93	61
26. IV.	1.85	7	-	0	-	0	-	0
27. IV.	1.82	74	-	0	-	0	-	0
28. IV.	1.82	501	1.87	160	1.91	29	1.88	223
29. IV.	1.80	837	1.83	153	1.87	33	1.87	387
30. IV.	1.79	194	1.93	4	1.87	3	1.91	19

B porovnání šířky štítu brouků z jednotlivých lokalit při jarním rojení po dnech (ANOVA, Tukey HSD test, transformovaná data). Použité zkratky: LM (Libčeves monitorovací), L800 (800 m od lesa), L1500 (1500 m od lesa), O (Oblík).

24. IV.	ANOVA: F = 11,275 df = 3 p < 0,001				
	p	LM	L800	L1500	O
	LM		< 0,05	< 0,05	< 0,001
	L800	< 0,05		NS	NS
	L1500	< 0,05	NS		NS
25. IV.	ANOVA: F = 25,495 df = 3 p < 0,001				
	p	LM	L800	L1500	O
	LM		NS	< 0,001	< 0,001
	L800	NS		< 0,05	< 0,05
	L1500	< 0,001	< 0,05		NS
28. IV.	ANOVA: F = 19,88 df = 3 p < 0,001				
	p	LM	L800	L1500	O
	LM		< 0,001	< 0,001	< 0,001
	L800	< 0,001		NS	NS
	L1500	< 0,001	NS		NS
29. IV.	ANOVA: F = 33,83 df = 3 p < 0,001				
	p	LM	L800	L1500	O
	LM		< 0,05	< 0,05	< 0,001
	L800	< 0,05		NS	NS
	L1500	< 0,05	NS		< 0,05
30. IV.	ANOVA: F = 11,275 df = 3 p < 0,001				
	p	LM	L800	L1500	O
	LM		< 0,05	< 0,05	< 0,001
	L800	< 0,05		NS	NS
	L1500	< 0,05	NS		< 0,05

Příloha VIII.

Srovnání velikosti lýkožroutů z lesa a bezlesí v sezóně 2010:

A průměrné hodnoty šířky štítu (mm) na lokalitách Libčeves - les a Oblík (L, resp. O) a velikost porovnávaného vzorku (N); tabulka pokračuje na další straně;

DATUM	L	N(L)	O	N(O)
1. V.	1.82	100	1.88	72
2. V.	-	0	-	0
3. V.	1.95	3	1.79	5
4. - 7. V.	-	0	-	0
8. V.	1.80	12	1.82	8
9. V.	1.82	85	1.86	551
10. V.	1.86	3	1.84	73
11. V.	1.86	89	1.86	86
12. V.	1.84	96	1.92	21
13. - 16. V.	-	0	-	0
17. V.	1.75	7	2.21	1
18. V.	-	0	-	0
19. V.	-	0	1.89	7
20. V.	-	0	-	0
21. V.	1.84	99	-	0
22. V.	1.84	97	1.88	234
23. V.	1.83	99	1.83	38

24. V.	1.82	99	1.83	34
25. V.	1.82	98	-	0
26. V.	-	0	-	0
27. V.	1.77	4	1.90	100
28. V.	1.85	41	1.92	4
29. V.	1.81	93	1.87	23
30. V. - 3. VI.	-	0	-	0
4. VI.	1.79	77	1.93	7
5. VI.	1.80	97	1.84	32
6. VI.	1.81	96	1.84	118
7. VI.	1.80	79	1.85	10
8. VI.	1.84	94	1.85	38
9. VI.	-	0	-	0
10. VI.	1.80	93	1.86	95
11. VI.	1.84	13	1.93	15
12. VI.	1.83	10	1.91	16
13. VI.	1.85	9	1.92	2
14. VI.	-	0	-	0
15. VI.	1.83	2	-	0
16. VI.	1.78	8	-	0
17. VI.	1.84	15	-	0
18. - 20. VI.	-	0	-	0
21. VI.	1.84	1	-	0
22. VI.	1.80	13	-	0
23. VI.	1.81	6	-	0
24. VI.	1.84	10	1.87	4
25. VI.	-	0	1.81	2
26. VI.	1.81	25	1.90	15
27. VI.	1.81	25	1.86	24
28. VI.	1.82	7	1.87	9
29. VI.	1.81	9	1.86	10
30. VI.	-	0	1.74	3
1. VII.	1.73	1	1.79	4
2. VII.	1.76	1	1.76	5
3. VII.	1.81	3	1.93	4
4. VII.	1.92	5	1.83	12
5. VII.	1.78	4	1.92	15
6. VII.	-	0	-	0
7. VII.	-	0	1.98	7
8. VII.	1.91	10	1.99	1
9. VII.	1.85	7	1.92	13
10. VII.	1.88	22	1.89	53
11. VII.	1.82	21	1.90	52
12. VII.	1.82	46	1.90	85
13. VII.	1.88	14	1.91	59
14. VII.	1.83	28	1.93	49
15. VII.	1.82	16	1.90	101
16. VII.	-	0	1.87	93
17. - 18. VII.	-	0	-	0
19. VII.	1.86	39	1.89	36
20. VII.	1.77	19	1.87	10
21. VII.	1.93	3	1.91	21
22. VII.	-	0	1.90	43
23. VII.	-	0	1.87	58
24. VII.	-	0	1.87	33
25. VII.	2.01	1	1.85	300

26. VII.	1.85	7	1.91	1
27. – 30. VII.	-	0	-	0
31. VII.	-	0	1.90	7
1. VIII.	-	0	1.84	24
2. VIII.	-	0	1.81	3
3. VIII.	-	0	-	0
4. VIII.	1.79	5	-	0
5. VIII.	1.84	5	-	0
6. – 7. VIII.	-	0	-	0

8. VIII.	1.71	7	-	0
9. VIII.	1.79	3	-	0
10. VIII.	1.81	4	-	0
11. VIII.	2.04	1	-	0
12. VIII.	1.79	5	-	0
13. – 14. VIII.	-	0	-	0
15. VIII.	1.85	8	-	0
16. – 19. VIII.	-	0	-	0
20. VIII.	1.80	5	-	0

21. VIII.	1.86	2	-	0
22. VIII.	1.73	1	-	0
23. VIII.	1.83	1	-	0
24. VIII.	1.76	3	-	0

(dokončení tabulky A)

B porovnání šířky štítu brouků z Oblíku a z Libčevsi pro srovnatelné dny sezóny 2010 (t-test, data transformovaná pro dny 1. V., 23. V. 24. V., 10. VI. a 27. VI.).

Datum	t	df	p	Datum	t	df	p	Datum	t	df	p
1. V.	-3,74320	170	< 0,001	6. VI.	-1,82705	212	NS	9. VII.	-1,73509	18	NS
8. V.	0,458269	18	NS	7. VI.	-1,19475	87	NS	10. VII.	-0,18072	73	NS
9. V.	-3,50761	634	< 0,001	8. VI.	-0,52668	130	NS	11. VII.	-3,02436	71	< 0,05
11. V.	0,293156	173	NS	10. VI.	-3,18838	186	< 0,05	12. VII.	-4,19463	129	< 0,001
12. V.	-3,18293	115	< 0,05	11. VI.	-2,00083	26	NS	13. VII.	-1,48778	71	NS
22. V.	-2,65177	329	< 0,05	12. VI.	-2,40240	24	< 0,05	14. VII.	-3,55395	75	< 0,001
23. V.	0,025871	135	NS	26. VI.	-1,93102	38	NS	15. VII.	-2,81748	115	< 0,05
24. V.	0,488643	131	NS	27. VI.	-1,31757	47	NS	19. VII.	-1,01303	73	NS
29. V.	-1,98479	114	< 0,05	28. VI.	-0,94923	14	NS	20. VII.	-2,38258	27	< 0,05
4. VI.	-3,24253	82	< 0,05	29. VI.	-1,02455	17	NS				
5. VI.	-1,57825	127	NS	4. VII.	2,708234	15	< 0,05				

Příloha IX.

Průměrná délka a šířka štítu (dš a šš) a délka krovek (dk) lýkožroutů z Křížového vrchu (L, zelené sloupečky) a z Oblíku (O, oranžové sloupečky).

