

# Ochrana lesa ve středoevropských podmínkách

## 1. část

### Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) kalamitní škůdce smrkových ekosystémů střední Evropy

Emanuel Kula

Brno 2014

Tato skripta byla vytvořena v rámci projektu InoBio – Inovace biologických a lesnických disciplín pro vyšší konkurenční schopnost, registrační číslo projektu CZ.1.07/2.2.00/28.0018. za přispění finančních prostředků EU a státního rozpočtu České republiky.



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

<b>1</b>	<b>ÚVOD</b> .....	<b>4</b>
<b>2</b>	<b>OBEČNÁ CHARAKTERISTIKA</b> .....	<b>4</b>
<b>2.1</b>	<b>Systematika</b> .....	<b>4</b>
<b>2.2</b>	<b>Zeměpisné rozšíření</b> .....	<b>5</b>
<b>2.3</b>	<b>Vývojová stádia</b> .....	<b>5</b>
2.3.1	Imago .....	5
2.3.2	Determinační odlišení lýkožrouta smrkového od druhů příbuzných v rodu <i>Ips</i> : .....	6
2.3.3	Vajíčko .....	6
2.3.4	Larva .....	7
2.3.5	Kukla .....	8
2.3.6	Vznik požerku .....	8
<b>2.4</b>	<b>Chování lýkožrouta smrkového</b> .....	<b>9</b>
2.4.1	Zimování .....	9
2.4.2	Životní projevy a jarní aktivita .....	10
2.4.3	Suma efektivních teplot .....	10
2.4.4	Letová aktivita .....	11
2.4.5	Rojení .....	12
2.4.6	Sesterské pokolení .....	13
2.4.7	Obsazování stromu .....	13
2.4.8	Ukončení letové aktivity .....	15
2.4.9	Potravní specializace a stanoviště .....	16
<b>2.5</b>	<b>Lýkožrout smrkový v merocenóze kůrovců smrku</b> .....	<b>17</b>
<b>2.6</b>	<b>Stojící kůrovcové stromy</b> .....	<b>18</b>
2.6.1	Merocenóza kambioxylofágů a sociální postavení stromu .....	18
2.6.2	Merocenózy stojících kůrovcových stromů .....	19
2.6.3	Merocenóza kambioxylofágů stromů ovlivněných houbovými patogeny .....	21
<b>2.7</b>	<b>Merocenózy vývrátů, zlomů a odlomů</b> .....	<b>21</b>
<b>2.8</b>	<b>Stáří dřeviny a výčetní tloušťka</b> .....	<b>23</b>
<b>3</b>	<b>GRADAČNÍ POTENCIÁL A POPULAČNÍ DYNAMIKA</b> .....	<b>24</b>
<b>3.1</b>	<b>Pokryvnost kmene</b> .....	<b>24</b>
<b>3.2</b>	<b>Populační dynamika</b> .....	<b>25</b>
3.2.1	Plodnost a proces rozmnožování .....	25
3.2.2	Sexuální index .....	27
3.2.3	Počet generací ve vegetačním období .....	27
3.2.4	Mezidruhová a vnitrodruhová konkurence .....	27
3.2.5	Kvalita a kvantita potravy .....	28
3.2.6	Teplotní a vlhkostní vlivy .....	29
<b>3.3</b>	<b>Mortalitní faktory</b> .....	<b>30</b>
3.3.1	Přirození nepřátelé imag .....	30
3.3.2	Úmrtnost vajíček .....	31
3.3.3	Mortalita larev .....	31
3.3.4	Úhyn kukel .....	32
3.3.5	Charakteristika predátorů a parazitoidů lýkožrouta smrkového .....	32
<b>4</b>	<b>PRÁVNÍ PŘEDPISY SOUVISEJÍCÍ S LÝKOŽROUTEM SMRKOVÝM</b> .....	<b>37</b>
<b>4.1</b>	<b>Historický vývoj</b> .....	<b>37</b>
<b>4.2</b>	<b>Aktuální stav legislativy k lýkožroutu smrkovému</b> .....	<b>38</b>
<b>4.3</b>	<b>Ochrana lesa před lýkožroutem smrkovým</b> .....	<b>40</b>
<b>4.4</b>	<b>Kontrola pochůzkou, vyhledávání kůrovce</b> .....	<b>42</b>
<b>5</b>	<b>KONTROLNÍ A OBRANNÁ OPATŘENÍ</b> .....	<b>42</b>
<b>5.1</b>	<b>Lapáky a jejich modifikace</b> .....	<b>42</b>

5.1.1	Otrávené lapáky.....	44
<b>5.2</b>	<b>Výhody a nevýhody odchytných (obránných) opatření.....</b>	<b>46</b>
5.2.1	Asanace lapáků.....	47
<b>5.3</b>	<b>Feromonové lapače .....</b>	<b>48</b>
5.3.1	Historický vývoj a typy feromonových lapačů.....	48
5.3.2	Lapače nárazové .....	48
5.3.3	Dosedací lapače.....	50
<b>5.4</b>	<b>Gradace lýkožrouta smrkového a jejich příčiny a význam.....</b>	<b>51</b>
<b>6</b>	<b>LITERATURA.....</b>	<b>54</b>
<b>7</b>	<b>PRÁVNÍ A TECHNICKÉ NORMY .....</b>	<b>68</b>

## 1 ÚVOD

Stabilitu lesních ekosystémů narušuje široké spektrum činitelů abiotických (vítr, sníh, laviny, námraza, sucho, zamokření, blesk), antropogenních (imise, lesní požáry, chyby managementu), biotických (houboví patogeni, listožravý a podkorní hmyz, drobní obratlovci a zvěř). Míra stability a odolnostní potenciál lesních porostů je závislý na dřevině a její rezistenci k exogenním škodlivým činitelům, na zastoupení v porostu, jeho prostorovém uspořádání, vývojové fázi porostu, stanovištních podmínkách. Intenzita a délka, případně souběžné působení exogenních vlivů a stupeň přirozené stability založená na vnitřních ekosystémových vazbách se promítá do rozsahu způsobených škod.

Monokultury obecně a zvláště smrkové představují nejrizikovější lesní ekosystémy pro jejich labilitu k bořivému větru a zátěži sněhem. Je třeba zdůraznit kauzální řetězec příčin a důsledků začínající zalesněním nevhodného stanoviště smrkem ztepilým (podmáčené, vysychavé v nízkých polohách → poškozené loupáním zvěří → atakované dřevokaznými houbami → narušené kalamitně větrem, sněhem → nalétnuté podkorním hmyzem → opožděné zpracování → kůrovcová kalamita).

Přestože smrkové ekosystémy představují faunisticky poměrně chudá společenstva, dochází k jejich napadení některými hospodářsky významnými hmyzími škůdci (*Lymantria monacha* (L.) *Hylobius abietis* (L.)), přičemž stupeň ohrožení se zvyšoval na stanovištích ovlivněnými imisemi [*Zeiraphera griseana* (Hbn.), *Cephalcia abietis* (L.), *Pikonema scutellata* (Htg.), *Pikonema montana* (Zadd.), *Pristiphora abietina* (Christ.)]. Působením podkorní fauny [*Ips typographus* (L.), *Pityogenes chalcographus* (L.), *Ips duplicatus* (Sahlb.), *Ips amitinus* (Eichh.) *Polygraphus poligraphus* (L.), smolák *Pissodes harcyniae* (Hbst.)] dochází k odumírání jednotlivých stromů a při gradaci některých zástupců může nastat rozpad smrkových porostů.

Mezi nejvážnější kalamitní škůdce střední Evropy s mimořádným hospodářským významem i v dalších evropských zemích se řadí lýkožrout smrkový (*I. typographus*), jehož negativní dopady byly poprvé definovány v Českých zemích na Křivokládsku v letech 1782–1784 (Svoboda 1943) a zvýrazněny škodami při kalamitním přemnožení. Více než dvě století studia lýkožrouta smrkového přinesla detailní poznatky jeho bionomie, gradologie, rozpracována byla kontrola, prognóza a metody boje. Přesto zůstává i nadále středem pozornosti lesnické praxe a předmětem vědeckého výzkumu. Mění se charakter působících stresových a predispozičních faktorů na smrkové porosty včetně globálních změn přináší potřebu vymezit jeho reakci a vypracovat účinnou strategii vedoucí k tlumení hospodářských ztrát. Souběžně s tím je třeba vnímat jeho postavení a management jeho regulace v chráněných územích, národních parcích.

Cílem předložené publikace je nejen shrnout vývoj poznatků o lýkožroutu smrkovém, ale poskytnout aktuální informace nezbytné pro uplatnění ochrany a obrany lesa před tímto evropským kalamitním škůdcem.

## 2 OBECNÁ CHARAKTERISTIKA

### 2.1 Systematika

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* (Linné, 1758)) náleží do čeledi kůrovcovití (Scolytidae, Coleoptera) a do rodu *Ips* byl přerazen Reitterem (1894). Tomu však předcházela řada nomenklatorických změn. Původní rodové označení *Dermestes typographus* Linné, 1758 změnil Fabricius r. 1777 na *Bostrichus* z důvodu nutnosti užít označení *Dermestes* pro zástupce čeledi kožojedovití (Dermestidae). Následně rod *Bostrichus* byl určen pro zástupce čeledi korovníkovití (Bostrichidae) a proto bylo akceptováno označení *Tomicus*, které navrhl v r. 1807 Latreille. Ferrarim předložená změna v r. 1867 na *Cumatotomicus typographus* L. se neujala. V souladu s principy priority bylo nakonec nezbytné akceptovat rodové označení *Ips*,

zavedené Francouzem De Geer v r. 1775 (Zumr 1995). Označení lýkožrout smrkový je součástí platného českého názvosloví zoologického (Kratochvíl, Bartoš 1954) a užil je A. Fleischer v r. 1875 v českém pojednání o tomto kůrovci. Zaznamenat lze i označení korovec, lýkohub, lýkožrout nebo kůrovec (Zumr 1995).

Čeď kůrovcovití (Scolytidae) zahrnuje více než 5000 druhů. Faunu středo a západopalearktických kůrovců tvoří 308 druhů (53 rodů), přičemž je potravně k rodu *Picea* vázáno 56 druhů, z nichž 39 druhů napadá smrk ztepilý (Pfeffer 1995). Ze 111 druhů kůrovců potvrzených v ČR (Jelínek 1993) může být 31 zástupců zaznamenáno na smrku ztepilém (*Picea abies* /L./ Karsten) (Pfeffer 1995). Rod *Ips* De Geer byl původně v čeledi kůrovcovití řazen do tribu *Scolytides*, čeledi Domicini (Eichhoff 1878) následně do skupiny *Ipini* (Reitter 1894) a poté do tribu *Ipinae* (Hagedorn 1910) v podčeledi *Spinidentatae*. Čeď Scolytidae byla členěna do patnácti podčeledí (Nüsslin 1911) a v podčeledi *Ipinae* se nacházel rod *Ips* De Geer. Jiné členění prezentuje Reitter (1913), který vymezil v čeledi Scolytidae podčeď Scolytinae a *Ipinae*, jejíž součástí byl tribus *Ipini*. Až v r. 1978 navrhl změnu Wood (1978) a čeď Scolytidae se rozpadá na podčeledi *Hylesininae* a *Scolytinae*, která zahrnuje 14 tribů včetně tribu *Ipini*. Přes uvedené vývojové nomenklatorické změny je patrné, že rod *Ips* je výrazně profilován (Zumr 1995).

V rámci rodu *Ips* je lýkožrout smrkový ve skupině druhů s charakteristickými čtyřmi zoubky v okraji vyhloubené zadní části krovek *Ips japonicus* Nijs., *Ips nitidus* Egg., *Ips amitinus* Eichh., *Ips cembrae* Heer., *Ips duplicatus* Sahlb., *Ips Hauseri* Reitt. (Zumr 1995).

## 2.2 Zeměpisné rozšíření

Lýkožrout smrkový se obvykle vyvíjí téměř výhradně na smrku ztepilém (*Picea abies* /L./ Karst.); výjimečně napadá i modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.) a pouze velmi vzácně také borovici lesní (*Pinus sylvestris* L.). V dalších oblastech svého rozšíření se vyvíjí i na jiných druzích smrků (*Picea omorica* Pančič, *P. obovata* Ledeb., *P. jezoensis* (Siebold & Zucc.) a na borovici (*Pinus cembra sibirica* (Du Tour)).

Výskyt lýkožrouta smrkového souvisí s přirozeným areálem jeho živných dřevin (*Picea*, *Pinus*, *Abies*) v území eurosibiřské podoblasti palearktu. Nachází se na dřevinách od západních Pyrenejí (Španělsko), přes jižní Alpy (Francie), pohoří Rodopy (Bulharsko), střední Kavkaz (Gruzie), po jižní hranici sibiřské tajgy k Sachalinu a do Koreje, Číny a Japonska. Na severu je vymezena oblast výskytu severním polárním kruhem ve Skandinávii. Vystupuje od nížin po hranici lesa, je původně výraznou součástí horské fauny, ale pěstováním smrku i v nižších polohách se jeho areál podstatně rozšířil. V České a Slovenské republice je lýkožrout smrkový všude, kde se smrk nachází.

V Evropě se neřadí mezi karanténní organismy s výjimkou Spojeného království, kde podléhá opatřením bránícím zavlečení, neboť smrk zde není původní dřevinou (Fielding et al. 1994). Podobně se brání příslušnými opatřeními proti zavlečení USA (Haack 2001), přičemž Mezinárodní regionální organizace pro zdraví a zvířata (OIRSA) jej uvádí jako karanténní.

## 2.3 Vývojová stádia

### 2.3.1 Imago

Dospělci lýkožrouta smrkového se vyznačují lesklým válcovitým tělem (délka 4,2–5,5 mm, šířka 1,9 mm), tmavohnědé až černohnědé barvy (obr. 1). Při nedostatku potravy přijaté larvou lze zaznamenat velikost 3,9 mm. Vylíhlí brouci jsou bílí a následně žlutnou a postupně tmavnou až do černé od krovek a horní část těla po část břišní. Intenzitu lesku tlumí dlouhé, zlatavé chloupky, kterými je svrchní i boční strana těla pokryta.

Čelo je hrbolkované se zřetelným velkým hrbolkem uprostřed předního okraje. Tykadla jsou žlutavá, lomená, zakončená kulovitou paličkou tvořenou třemi články. Na velké oválné paličce tykadlové jsou švy zřetelně zprohýbané. Válcovitý štít je nevýrazně delší než širší, v předu hrbolkovaný a vzadu jemně tečkovaný. Válcovité krovky jsou 1,4krát delší než širší a 1,35krát delší než štít, málo sbíhavé. Jsou charakteristicky v řádcích hluboce tečkované (rýhy), přičemž mezirýží krovek je hladké, netečkované, silně lesklé, čímž se liší od příbuzných druhů. Zadní vyhloubená část krovek je matná, jemně a řídko tečkovaná, na konci vlnovitě protažená a na obvodu opářená čtyřmi páry zoubků. Jednotlivé páry leží ve stejné vzdálenosti, přičemž zoubky 1. a 4. páru jsou drobné, zoubky 2. páru jsou při základu ztlustlé a třetí pár má zoubky největší a protažené, u samečků knoflíkovitě rozšířené (obr. 2). Podle celkového počtu zoubků je v němčině nazýván „Achtzähnen



Obr. 1: Imago lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.)

Fichtenborckenkäfer“ (osmizubý kůrovec) nebo „Der Buchdrucker“ (knihtiskař),

v angličtině „The Spruce Bark Beetle“.

Pohlavní dimorfismus spočívá ve vyšší hustotě chloupků na přední části pronota a vytvořenými rýhami pod ústním ústrojím u samičky. Další uváděné rozlišovací znaky (výraznější hrbolky na zadní části hlavy nad mandibulami u samců nebo třetí zub na zadní části krovek, který má být větší u samců) se překrývají u 22–84 % jedinců (Schlyter, Cederholm 1981).



Obr. 2: Zoubky v zadní části zadečku

### 2.3.2 Determinační odlišení lýkožrouta smrkového od druhů příbuzných v rodu *Ips*:

Lýkožrout severský (*Ips duplicatus*) má mezirýží tečkovaná jemně v řádcích, první dva páry zoubků ve čtvercovém postavení, 2. a 3. zub tvoří společnou zduřelou vyvýšeninu (3,2–4 mm).

Lýkožrout menší (*Ips amitinus*) má mezirýží jemně tečkované v řádcích, vzdálenost mezi zoubky prvního páru větší než mezi prvním a druhým párem, tvoří obdélník, 2. a 3. zoubek zřetelně oddělené, švy na paličce tykadlové rovné, čelo lesklé (3,5–4,8 mm).

Lýkožrout modřínový (*Ips cembrae*) má mezirýží jemně tečkované v řádcích, vzdálenost mezi zoubky prvního páru větší než mezi prvním a druhým párem, tvoří obdélník, 2. a 3. zoubek zřetelně oddělené, švy na paličce tykadlové zprohýbané, čelo matné (3,8–6 mm).

Vylíhlí brouci dosáhnou pohlavní zralosti po přijetí potravy (lýka) v rámci úživného (zralostního) žíru, který trvá 2–3 týdny a při kterém je hlodána nepravidelná, parohovitě se rozvíjející chodba. Poté zpravidla opouštějí hostitelský strom a přistupují k rojení, v jehož průběhu vyhledají nový strom a po vytvoření snubní komůrky dochází ke kopulaci. V případě, že není nalezen dostatek potravy na původním stromě, je vyhledáván nový strom již pro úživný žír. Lýkožrout smrkový je polygammí druh pářící se opakovaně s více samicemi.

### 2.3.3 Vajíčko

Vajíčko lýkožrouta smrkového je drobné, eliptického tvaru, bílé a lesklé. Průměrná velikost 0,6–0,9 (1,0) mm. Samička klade jednotlivě 1–2 vajíčka denně do bočních zářezů chodby



Obr. 3: Larva lýkožrouta smrkového

v odstupu 1–10 mm. Embryogeneze je relativně krátká (6–18 dní), larvy se líhnou postupně. Vajíčko je jediným vývojovým stádiem u kůrovců, která nezimuje.

Plodnost samic je vymezena 20–100 vajíček (průměrně 60 vajíček), přičemž skutečný počet vykladených vajíček ovlivňuje nejen prolongace kladení v sesterském pokolení, ale i nadmořská výška, ve které se populace nachází.

#### 2.3.4 Larva

Larvy lýkožrouta smrkového jsou bělavé a beznohé mají hnědě chitinizovanou hlavu částečně redukovanou, zatažitelnou do prvního hrudního článku (larva hemicephalní). Na chitinozní hlavové schránce larev prvního instaru vyrůstají silná, tupě ozubená kusadla prvního páru. Pod nimi se nachází kusadla druhého páru s krátkými dvojčlennými čelistními makadly a krátký čelistní lalok pokrytý na okraji řadou kratičkových, ale silných ostnů. Kusadla třetího páru srůstají ve spodní pysk opatřený krátkými dvojčlennými pyskovými makadly. Schránka hlavy je nevýrazně širší (0,88–0,95 mm) než její délka (Lekander 1968). Další typické znaky se nachází ve spodní části hlavové schránky, kde tři submentální brvy jsou umístěny v přímce rovnoběžné s okrajem submenta. Epipharyngeální brvy tvoří 8–13 párů. Okraje štítku jsou rovnoměrně zaobleny. Endocarínální rýžka na čele je vyvinuta. Tvarem těla se podobají larvám nosatců. Nejvyvinutější je první hrudní článek. Středohrudí, zadohrudí a osm zadečkových článků je proporcionálně shodných, devátý poslední zřetelný článek je zvětšený a ztloustlý, desátý článek prosvítá na jeho konci náznakem zbytku obrysu. Hřbetní část tělních článků je mohutněji vyvinuta než břišní, takže tělo se mírně obloukovitě zakřivuje. Kromě posledního článku, dělí články příčné záhyby na třetiny, čímž se jeví složení hřbetu z četných článků. Břišní část není rozdělena. Povrch článků porůstají jemné, krátké, světlé brvy, viditelné pouze při silném zvětšení. V boční, pleurální krajině je umístěno devět stigmat, první, zvětšené, na rozhraní mezi předohrudí a středohrudí, ostatní drobnější jsou na zadečkových pleurách kromě posledního článku.

Dutinu tělní vyplňuje zažívací ústrojí, zadní střevo s konečným prosvítá devátým článkem. Ostatními tělními články prosvítá bílé tukové těleso, které zdánlivě zbarvuje průhlednou pokožku.

Vylíhlá larva měří méně než 2 mm, je beznohá, bílá s chitinizovanou hnědou hlavou, prochází třemi vývojovými instary, což jí umožňuje dorůst v dospělosti do 5–7 mm (obr. 3).

Larvy lze odlišit podle uspořádání submentálních brv, které jsou v podčeledí Scolytinae v linii a u podčeledí Hylesinae v trojúhelníkovitém postavení. Podle Lekanderem (1968) vymezených znaků lze determinovat larvy lýkožrouta smrkového.

Larvy se líhnou po 6–18 dnech, průběžně v časovém sledu, jak byla kladena vajíčka, proto se mohou v požerku souběžně nacházet larvy různých instarů. Larva žere v lýku a vytváří chodbu 3–6 cm dlouhou v kolmém směru na chodbu matečnou. Světlost chodby, která



Obr. 4: Larvy lýkožrouta smrkového v požerku

je vyplněna hnědavým trusem se s růstem larvy rozšiřuje, přestává zachovávat přímý směr a probíhá vlnovitě, přesto nedochází k propojení nebo křížení sousedních chodeb. Larvové chodby položené blíže snubní komůrce zpravidla na konci vývoje larev jsou delší než chodby vytvořené larvami z vajíček položených v závěru matečné chodby. Délka vývoje larvy má velký rozptyl (6–50 dní), protože je ovlivněna klimatickými



podmínkami, kvalitou potravy, parazitací (Quaschik 1953) (obr. 4).

### 2.3.5 Kukla

Volná kukla lýkožrouta smrkového je bílá, 5–6 mm dlouhá, s viditelnými vnějšími orgány, na zadečku vyrůstají dva krátké trny (obr. 5a). Pochva krovek je opatřena čtyřmi hrbolkovitými zoubky, čímž se liší od stejně velkých kukel lýkohuba *Hylurgops glabratus*



Obr. 5a: Kukla lýkožrouta smrkového; Obr. 5b: Kukla uložená v kuklové kolébce

Zett. Kukly kůrovců *I. amitinus* a *I. duplicatus* jsou nepatrně menší.

Kukla je uložena v kuklové kolébce vytvořené larvou v lýku po dobu 6–17 dní. Vyskytuje se nejen během vegetačního období, ale může být i když méně často zimujícím stádiem (obr. 5b).



Obr. 6: Požerek lýkožrouta smrkového

spolehlivě stanovit a to i po opuštění místa vývoje.

Požerek lýkožrouta smrkového vzniká po proniknutí samečka přes kůru do lýka a vyhlodání snubní komůrky, ve které dojde ke kopulaci se dvěma až pěti samičkami, které následně hlodají matečné chodby podélně s osou kmene. Chodba je v celé délce (10–12 cm) stejně široká (3–3,5 mm) a udržována v čistotě bez drtinek a trusu, na čemž se podílí především sameček. Na vnější straně závrtového otvoru se vytváří lem z jemných, hnědých drtinek, které na přítomnost kůrovce upozorní. Snubní komůrka je uložena v kůře a po



Obr. 7: Úspěšně vyvinutý požerek s vysokým podílem imag lýkožrouta smrkového

Celková délka vývoje jednotlivých stádií je až na vajíčka poměrně proměnlivá a souvisí i s tím, zda dané stádium zimuje.

### 2.3.6 Vznik požerku

Poloha a počet chodeb matečných vyhlodaných samcem nebo samicí určuje specifčnost požerku pro jednotlivé druhy kůrovců a podle nich je možné jejich přítomnost

odloupnutí kůry s lýkem není na vnitřní straně patrná (obr. 6). Hlodané matečné chodby jsou rovné. Požerky lýkožrouta smrkového jsou zpravidla dvou až třiramenné, ale nejsou vyloučeny ani čtyř až šesti ramenné, nebo jednoramenné. Kontinuálně s prodlužováním matečné chodby jsou do zářezů na bocích chodby vytvářené samicí ukládána vajíčka, přičemž samička po vyhlodání bočního zářezu vycouvá do snubní komůrky a nacouvá k místu zářezu, kde krátkým nepravým kladélkem uloží vajíčko. Vrátil se do snubní



komůrky a poté normálně vstupuje do matečné chodby a čerstvě vykladené vajíčko pomocí kusadel překryje drtinkami, čímž je oddělí od matečné chodby. Vylíhlé larvy hlodají larvové chodby, které s jejich růstem zvětšují světlost. Podle počtu vajíček se na každé straně matečné chodby vytváří 10–25 larvových chodeb, výjimečně i více. Larvové chodby jsou s odstupem 1–10 mm jak byla kladena vajíčka samičkou. U požerků více než dvojrámenných jsou vajíčka a larvové chodby pouze na vnější straně. V jednom ožerku je zpravidla 100–140 larvových chodeb ale i 40–200 chodeb (obr. 7). Tyto chodby se nekříží a na jejich konci se vytváří rozšířená kuklová kolébka. V důsledku postupného kladení vajíček se mění celkový charakter požerku od „stromečkovitého“ k postupné vyrovnanosti larvových chodeb, na které může navazovat úživným žírem brouků rozežrané lýko. Zpravidla nad kuklovou kolébkou bývá výletový otvor. Počet výletových otvorů nemusí odpovídat počtu imag s dokončeným vývojem, protože část jedinců využije již vyhlodaného otvoru.

Odchytky ve tvaru požerků druhů rodu *Ips* s možným výskytem na smrku ztepilém od lýkožrouta smrkového:

*Ips amitinus* má snubní komůrku v lýku, po jeho odloupení je dobře patrná, požerky jsou vždy 3–5 ramenné, vlnovité zprohýbané, 2–3 mm široké, velice často kolem nasazených větví probíhají matečné chodby. Nalétá na stejné kmene jako lýkožrout smrkový, ale do střední části koruny, nebo na kmene silnějších tyčkovin. Při zvýšeném napadení využívá bazální části nasazených silných větví. Na kmenech se nepřekrývá s lýkožroutem smrkovým.

*Ips cembrae* vytváří požerky ze 3–5 chodeb matečných, 6–18 cm dlouhých, s výraznějším hvězdicovitým rozložením. Charakteristická je vysoká hustota chodeb larvových a četné větrací otvory nad matečnými chodbami. Vyskytuje se na silnějších kmenech v profilu pod korunou, není v koruně ani na větvích. Na smrku vzácnější.

*Ips duplicatus* se požerky podobá lýkožroutu smrkovému, ale s kratšími matečnými chodbami (7–10 cm) o světlosti 1,5–2 mm.

## 2.4 Chování lýkožrouta smrkového

### 2.4.1 Zimování

Zimováním lýkožrouta smrkového se zabývali Biermann (1977), Postner (1974), Zumr (1982), Zahradník (1996) a Klimeczek (1989), který vymezil preferenci zimujících brouků ke světovým stranám. Na jižní straně se nachází nejvíce brouků, následuje východní a západní strana a snížené zastoupení vykazuje severní strana. Lýkožrout smrkový preferuje hibernovat v místě svého vývoje pod kůrou živé dřeviny ve stádiu larvy, kukly nebo imaga. Vysoké narušení lýka vyvíjejícími se larvami může být příčinou k opuštění tohoto prostoru. Proto brouci i pohlavně nedospělí se nacházejí na stromech zdravých i kůrovcových, v ležících dřevě, pařezech, v úlomcích kůry a v hrabance, zvláště došlo-li k předčasnému opadání kůry z napadených stromů. Z existujících poznatků vyplývá, že 90 % brouků zimuje pod kůrou stromů a 2–6 % jedinců v hrabance, zpravidla v blízkosti paty kmene a zbytek imag (2–4 %) vyhledá jiná místa (Pfeffer 1952, Zumr 1982b). Bylo zjištěno, že kolem paty kůrovcové souše zimovalo 10 tis. imag lýkožrouta smrkového (Pfeffer 1952). Pokud opouští brouci ležící kmen, zimují z 80 % přímo pod ním, 13 % ve vzdálenosti do půl metru a 4 % do jednoho metru. U stojících stromů je disperze zimující populace v hrabance v kruzích kolem paty kmene s narůstajícím odstupem ustupující (<1 m/81 %, 1–2 m/16 % a 2–3 m/3 %) (Zumr 1982b). Konkrétní údaje nacházíme u Pfeffra (1952), který pro vzdálenost 1 m od paty kmene (plocha 5 m<sup>2</sup>) považuje za maximum 10 000 jedinců, ale ve výšce 1–2 m od paty kmene bylo zjištěno jen několik desítek brouků a dále bylo zastoupení minimální. K podobným závěrům dospěla i řada dalších autorů (Schneider, Orelli 1947, Schneider et al. 1948, Bender 1948, Franz 1948, 1950, Kun 1949, Ihssen 1950, Pfeffer 1952, 1954, 1955, Novák, Martinek 1953, Poster 1974, Bierman 1977, Zumr 1980, 1982b). Existují ale i údaje, že z celkové populace zimuje až 80 % dospělců v hrabance. Tato disproporce může souviset

se stavem populace kůrovců na stromech. Pokud dokončí vývoj do stádia imaga, je vyšší podíl brouků v hrabance. Jestliže je při nástupu zimy ve stádiu larvy nebo kukly, stromy opouští menší počet brouků (Skuhřavý 2002). Podle Zahradníka (1996) v hloubce 6–10 cm zimuje až 10 % populace kůrovců a to maximálně ve vzdálenosti 2,2 m od paty stromu. Při kalamitním přemnožení lze zachytit v hrabance i tisíce zimujících imag lýkožrouta smrkového (Reckmann 1950).

Mortalita zimující populace na stromech dosahuje až 70 %, úbytek jedinců v hrabance je pouhých 7 % (Klimeczek 1989). Podle Zumra (1982) kolísal úhyn v rozmezí 16–36 %. V přirozených lesích se projevuje nižší mortalita než v lesích hospodářských (Skuhřavý 2002).

#### 2.4.2 Životní projevy a jarní aktivita

Teplota představuje rozhodující faktor ovlivňující životní projevy. Chladová strnulost, která nastává u lýkožrouta smrkového při teplotě 0–5 °C (Chararas 1962) nebo 0–7 °C (Vité 1952) znamená, že je živý, ale bez jasných životních projevů. Nad prahem uvedené teploty dochází k velmi omezeným nepravidelným pohybovým aktivitám, jejich rozvoj nastává v teplotním rozmezí 14–39 °C (Chararas 1962) s optimem při 29 °C a příznivé vzdušné vlhkosti. Teploty 40–49 °C vyvolávají teplotní strnulost a teplota 50 °C je mortalitní. Vyšší optimální teplota řadí lýkožrouta smrkového k pozdně se rojícím kůrovcům.

Larvy a kukly jsou citlivější a přímé teploty pod 0 °C a nad 29 °C jsou pro tato stadia mortalitní, jestliže jsou pod kůrou v lýku akceptují i hluboké mrazy (-29 °C) (Annala 1969). Vlhkostní nároky larev jsou vyšší než u imag. Rojící se dospělci vyžadují dostatek slunečního svitu, stádia nacházející se v lýku (larvy, dospělci) snižují nároky na minimum.

#### 2.4.3 Suma efektivních teplot

Pro prognózu nástupu jarního rojení byla zavedena suma efektivních teplot, tedy kumulace rozdílů maximálních denních teplot nad prahem 7 °C ( $\Sigma Et$ ). Jarní rojení u lýkožrouta smrkového začíná, když suma efektivních teplot překročí hodnotu 145 (maximální denní teploty vzduchu 15,4–16,6 °C) a vrcholí při hodnotě 185–195 (maximální denní teplota vzduchu překročí hranici 18 °C) (Švihra 1970). Jarní aktivita populace lýkožrouta je závislá na místě jeho zimování. Zumr (1980, 1982a) vymezuje rozdíly nástupu k rojení mezi uvolněným 80letým smrkovým porostem se zakmeněním 7, kde byla prahová hodnota sumy efektivních teplot půdy 117,5 a průměrná maximální denní teplota půdy 15,5 °C (13,6–17,4 °C). Souběžně byla zaznamenána suma efektivních teplot lýka na okraji a uvnitř porostu (120) při průměrné maximální denní teplotě lýka 24,7 °C (19,0–30,5 °C). Nálet na lapáky, ale nastal až při sumě efektivních teplot 139,6, kdy průměrná maximální denní teplota vzduchu dosáhla 16,0 °C (14,0–17,0 °C). Kulminace rojení byla charakterizována průměrnou hodnotou sumy efektivních teplot 189, kdy průměrná maximální denní teplota vzduchu dosáhla 20,3 °C (18,0–23,9 °C).

Obecně výpočet sumy efektivních teplot vychází z denních rozdílů maximálních teplot vzduchu a dolní teplotní hranice platné pro určitý druh (Andrewartha, Birch 1954).

$$DtR = t_{\max} - DtH$$

*DtR – denní teplotní rozdíl*

*t<sub>max</sub> – maximální teplota dne*

*DtH – dolní teplotní hranice pro určitý druh*

Na základě teplotních rozdílů se suma efektivních teplot rovná sumě denních teplotních rozdílů.

$$\Sigma Et = \Sigma DtR$$

*$\Sigma Et$  – suma efektivních teplot*

*$\Sigma DtR$  – suma denních teplotních rozdílů*

Výpočet pro lýkožrouta smrkového ve střeoevropských podmínkách se provádí ode dne, kdy maximální denní teplota překročí teplotní hranici 7 °C (Vité 1952, Merker 1957).

Uvedené sumy efektivních teplot neplatí pro lýkožrouta menšího a lýkožrouta lesklého (Zumr 1982a).

#### 2.4.4 Letová aktivita

Brouci opouštějí místa zimování, líhnutí a hledající živnou dřevinu pro založení nového pokolení. Létají převážně aktivně, případně pasivně i na delší vzdálenosti s různou intenzitou využití směru a rychlosti větru a větrných proudů. Tito brouci mohou reagovat bezprostředně na feromony a rychle se rozptylují do vzdálenosti až 750 m, pokud neexistuje vliv feromonů dochází k rovnoměrné disperzi po porostu. Pasivní unášení nastává zpravidla při rychlosti větru 1 m.sec<sup>-1</sup> a je kombinováno s krátkým aktivním letem, přičemž se může minoritní část populace lýkožrout smrkový šířit do vzdálenosti i desítek km (Forsse, Solbreck 1985, Forsse 1987, 1989). V případě nižší rychlosti větru a působení feromonu letí kůrovec proti směru větru (Botterweg 1983). Podle Zumra (1995) dospělci se rozptylují v nejbližším okolí místa líhnutí, přičemž více než polovina byla odchycena do padesáti metrů od místa vypuštění, současně připouští schopnost aktivního letu do rychlosti 2 m.sec<sup>-1</sup>. Imaga o větší hmotnosti vykazovala delší uletěnou vzdálenost a schopnost většího rozptylu podobně i brouci letního pokolení (Zumr 1990b). Gries (1985) připouští, že robustnější brouci mají tendenci prodlužovat let, což potvrdil Botterweg (1983).

Lýkožrout smrkový byl zaznamenán na cíleně umístěných smrkových sekcích v lokalitách, které byly značně vzdálené (43–50 km) od rostoucích smrků (Lekander et al. 1977, Platanoff 1940, Nielsen 1978) jestliže byl jeho let podpořen větrem o síle 1m.sec<sup>-1</sup>. Ještě větší vzdálenost (60 km) dokládá Nuorteva (1955) pro lýkožrouta smrkového a lýkožrouta menšího. Kuriózní je nález lýkožrouta smrkového v žaludku pstruha v jezeře 160 km vzdáleném rostoucím smrkům (Nielsen 1984). S tím souvisí názor, že tyto výskyty jsou náhodné a pokud je izolační vzdálenost nad 8 km a není dosaženo zastoupení alespoň 200 brouků na atakovaném stromě nelze očekávat vznik kůrovcového ohniska (Skuhřavý 2002). Na straně druhé existuje sdělení Komárka (1931) o třech kůrovcem usmrčených stromech v zámeckém parku v Senné u Michalovců na Podkarpatské Rusi, původně rostoucí v odstupu 25–30 km od smrčin. Předpokládá se, že to byl důsledek přeletu většího počtu imag. Takový hromadný přelet pozoroval Fleischer (1875) při kalamitním přemnožení lýkožrouta smrkového na Šumavě (1868–1878). Žádný z autorů nepřipouští, že by se mohlo jednat o transport smrkového dřeva přes zmiňovaná území.

V době rojení let umožňuje kůrovcům disperzi, rozšíření v porostech. Vylétují kolmo nebo šikmo do světlin mezi koruny a letová dráha je jen asi u 10 % populace vedena ve výšce 20–30 m, tedy nad korunami stromů, převažuje pohyb ve výškovém profilu 2–9 m (Forsse, Solbreck 1985, 1989). Brouci směřují k okraji porostů a k otevřené krajině, je tak možno zachytit jedince v bukových porostech s odstupem 3 km, nebo na volných plochách (pole, louky) 6,5 km od místa vzletu (Sanders 1987), případně 8 km (Botterweg 1982). Převažuje však aktivní let na kratší vzdálenosti.

Stanovištní podmínky ovlivňují letovou aktivitu, podle Furuta et al. (1996) lýkožrout smrkový vykazuje v lesních porostech dvě kulminace (červen a konec července), v otevřené krajině mimo les pouze jednu nevýraznou (červen). Pouze u 10 % brouků byl prokázán let v trvání 2,5 hodiny za den a 25 % imag poletuje hodinu denně, přičemž nebyl stanoven vliv velikosti imaga.

Brouci místních populací a migranti do lokality se liší obsahem lipidů (Botterweg 1982) a glykogenu (Zumr et al. 1985) v těle. Brouci místní populace tvořící v lapači 25–30 % se vyznačují vysokým obsahem glykogenu a lipidů a sníženou hladinou proteinu. Imaga migrující, s dobře vyvinutou létací svalovinou (zastoupení 70 %) lze charakterizovat nízkým obsahem glykogenu a lipidů a vysokým množstvím proteinů (Němec, Zumr, Starý 1993).

Uvedené zákonitosti bylo možné stanovit odchytem do sacích pastí umístěných ve vertikálním profilu na věžích a dále opětovným odchytem vypuštěných značkových imag. Tato etapa byla rozvinuta poté, co byly úspěšně aplikovány feromonové odparníky do transparentních pastí.

Výše úspěšnosti v opětovném odchytu je diferencována a nejednotná. Zumr (1991) stanovil kulminaci v lapačích v odstupu 1000 m od místa s vypouštěním 4800 jedinců, zatímco v bližším okolí byl odchyt nižší. V jiném pokusu s 6000 jedinci však dospěl k odchytovému maximu v poloze s odstupem 300 m a vzdálenější výskyt byl nevýznamný. Duelli et al. (1997) potvrdili odchyt brouku v odstupech 50, 200 a 500 m, přičemž 12,2 % jedinců vykonalo migrační let. Úspěšnost odchytu dosáhla 29 % (Weslien, Lindelöw 1989) a 35,4 % (Duelli et al. 1997), přičemž 13 % jedinců bylo odchyceno v blízkosti vypuštění a 4 % odletělo do výrazně větších vzdáleností. Bylo vyhodnoceno vysoké zastoupení migrující jedinců ze vzdálenějších populací. Z výše uvedeného vyplývá, že lýkožrout smrkový disponuje mobilitou umožňující migraci, čímž se snižuje možnost redukce jeho populační hustoty.

#### 2.4.5 Rojení

Brouci vystupující z hibernace, pokud nedokončili zralostní žír, musí přijmout před rojením potravu. Před letovou fází vyžadují alespoň 14denní oteplení, kdy obnovují létací svalovinu, která na podzim atrofovala a byla využita jako zdroj energie. Podobně se snižuje rozsah létací svaloviny v období vytváření požerku, tentokrát k uvolnění prostoru pro vaječníky. Po vykladení vajíček se létací svalovina obnovuje (Forsse, Sollberk 1985).

Rojení je definováno jako hromadný let dospělých brouků lýkožrouta smrkového s cílem vyhledat živnou dřevinu (smrk ztepilý) pro vývoj nové generace. Jarní rojení je spontánní, soustředěné, relativně krátké za příznivého počasí. Letní rojení lze charakterizovat jako rozptýlené, s nižší intenzitou a časově rozvleklejší v důsledku postupného dokončování vývoje první generace.

V jarním období létají brouci v odpoledních hodinách, v létě za poledního slunečního svitu. Déšť a chladné počasí rojení zastavují.

Diference v nástupu rojení souvisí se stupněm zralosti zimujících brouků, s nadmořskou výškou a expozicí stanoviště (Schimitschek 1931, Merker, Wild 1954, Merker 1957). K nástupu rojení je vyžadována teplota vzduchu nad 20 °C a hrabanka prohrátá do hloubky 5 cm na teplotu 9–12 °C a lýko napadaných stromů na 27–30 °C. Schopnost létat je podmíněna teplotou 17,5 °C, ale většina brouků se takto projeví až při teplotě 22–23 °C. Samečci dříve dospívají a vstupují první do letové fáze rojení (Zumr 1995). Ve středoevropských podmínkách začíná rojení v pahorkatinách a v podhůří koncem dubna a v průběhu května, při chladném jaru se počátek rojení může posunout až na červen, kdy zpravidla probíhá rojení v horách (Zumr 1995). Při horní hranici lesa se v období rojení prolíná místní populace s jedinci zanesenými vzdušnými proudy z nižších poloh (Pfeffer 1954, 1955). Stanovištní podmínky mohou rovněž vyvolávat odchylky. Na lapák v řídkém smrkovém porostu na lapák nalétá lýkožrout smrkový o 1–2 dny později, je-li lapák v husté smrkovém porostu o 3–5 dní později proti lapákům na pasece (Zumr 1995).

Letní rojení je spojeno s novou generací založenou na jaře. Nestejnoměrně rozložený nástup ovlivňuje rychlost vývoje, který je nejkratší na lokalitách níže položených a situovaných na JV, J a JZ expozicích (polovina července), za zvláště příznivých klimatických podmínek i o měsíc dříve. Ve vyšších polohách a nebo na severních stanovištích se posouvá rojení na konec července a v chladnějším klimatu i na pozdější termín. Obecně mikroklima významně ovlivňuje vývoj i navazující rojení (Zumr 1995).



Obr. 8: Požerek sesterského pokolení l. smrkového foto: P. Doležal

#### 2.4.6 Sesterské pokolení

Sesterským pokolením je označeno potomstvo, které založí samička, která po dílčím vykladení vajíček musela prodělat regenerační žír. Tento proces v případě dostatku potravy se může uskutečnit v původním požerku, kdy je pouze hlodána matečná chodba a nejsou kladena vajíčka. Zpravidla samice opustí původní požerek a vyhledá jiný strom, kde založí novou jednoramennou svislou matečnou chodbu (obr. 8) (Schwerdtfeger 1953). Další důvod k opuštění požerku (zaschnutí lýka, úhyn samečka) a nalétnutí na nový strom, kde nebyl uskutečněn regenerační žír není považováno za sesterské pokolení. Sesterské přerojování nastupuje s odstupem tří týdnů od rojení a 18–27 % samic populace je uskutečňuje (Reckmann 1950). Martinek (1956a, 1961) zjistil, že samička lýkožrouta smrkového může i třikrát pokračovat v kladení vajíček a celkově 91 % samic vstupuje do jednoho a 38 % samic do druhého regeneračního žíru a založení sesterského pokolení. Tento jev byl potvrzen i u souběžně se vyskytujících zástupců, lýkožrouta lesklého a lýkožrouta menšího (Zumr, Soldán 1981). Začne-li rojení v květnu s teplými dny je přerojování zákonitostí. Pokud se rojení posune do června, přerojování se redukuje (Zumr 1995, Butovitsch 1938). Zumr (1982c) stanovil, že mezi koncem jarního rojení a objevením se nové generace se nacházely v lapačích převážně samice (94,3–100 %).

Vyrovnaný poměr pohlaví při líhnutí a následném rojení imag lýkožrouta smrkového (1:1) se mění nástupem na stromy v důsledku vyšší mortality samců ve prospěch samic (1:2–3). Podle Lindelöw, Weslien (1986) nejprve aktivují samci, následně dochází k vyrovnání pohlaví a na konci výletu převládají samice (62:38). V gradačním území se ale poměr pohlaví může postupně měnit. Na počátku v progradační fázi se po několik let udržuje více samic než samců (1:1,89), v období kulminace od čtvrtého do sedmého roku se zvyšuje podíl samců (1:0,89) (Lobinger 1996). Poměr pohlaví může sloužit ke specifikaci stavu rozvoje gradace.

#### 2.4.7 Obsazování stromu

Ze 111 zástupců kůrovcovitých tvoří podkorní faunu smrku 39 druhů, jejichž hospodářský význam je diferencovaný. Přesto obsazení v profilu kmene a větví koruny má svou zákonitost, kterou ovlivňuje stáří stromu, kvalita kůry (drsna, rozpraskaná, šupinatá) a lýka, zvláště jeho tloušťka. Anatomická stavba a uspořádání kůry stromů v profilu kmene smrku souvisí s pletivou produkujícími pryskyřici, sekundárními sklerenchymatickými buňkami lýka a diferencuje se stav krystalických buněk (Nihoul et al. 1989). Chemismus lýka a kůry se mění v profilu kmene v závislosti na množství a složení terpenů, které usměrňují orientaci kůrovců. Na kmene je různá hladina monoterenů a jejich intenzita se mění (Führer et al. 1992, 1993). Tím se odděluje hlavní místo náletu mezi lýkožroutem smrkovým (podkorunová sekce situovaná pod korunu se živými větvemi) a lýkožroutem menším (středokorunová sekce kmene), přičemž lýkožrout lesklý může vstupovat do nik obou uvedených zástupců rodu *Ips*, ale s vyšší intenzitou v korunové části jak na kmene, tak na větvích. Führer et al. (1991) uvádí jako klíčový poměrnou výši obsahu pěti druhů monoterenů (myrcen, beta-pinen, beta-phelandren, limonen, camphen) (obr. 9).

Přirozená rezistence smrku a jeho obranné mechanismy na straně jedné a strategie lýkožrouta smrkového k jejich překonání jsou příčinou tisícileté koexistence obou těchto organismů, z nichž žádný přes různé gradační epizody nezískává dominantní postavení, které by vedlo k zániku jednoho z nich. V evolučním vývoji dospěl lýkožrout smrkový k využití agrečních feromonů k překonání obranných mechanismů smrku.





Obr. 9: Kůrovcový strom

U polygamických kůrovců obecně nalétá na hostitelskou dřevinu sameček (průzkumník). V souvislosti s obsazením stromu jsou uváděné dvě hypotézy (Rudinsky 1962):

1. Samci preferují stromy oslabené, které vlivem změny chemizmu lýka uvolňují primární atraktant, čímž lákají lýkožrouty. Nejsou však schopny se bránit hromadnému náletu brouků, který podporují agregační feromony produkované žeroucími samci.

2. Samci náhodně, rovnoměrně nalétají na smrk splňující požadavky pro rozvoj lýkožrouta smrkového, který v důsledku eliminace těchto jedinců postupně ztrácí vitalitu a následně schopnost zahubit další pionýrské brouky, kteří začnou produkovat agregační feromon, čímž se iniciuje hromadný nálet lýkožrouta smrkového na cílový strom i stromy rostoucí v okolí.

Samci preferují staré, osluněné stromy, rostoucí v okraji porostu a nálet začíná v podkorunové sekci. Samci ve vyhlodané snubní komůrce vylučují populačně pohlavní látky:

- a) cis-verbenol - společný pro několik druhů rodu *Ips*. představuje základní komponent agregačního feromonu samců.
- b) metylbutenol (2-metyl-3-buten-2-ol) – feromon specifický pouze pro lýkožrouta smrkového. Je základní komponent agregačního feromonu samců.
- c) verbenon vzniká z trans-verbenolu +  $\alpha$ -pinenu oxidací a představuje antiagregační feromon. Produkují jej samice jako prevenci regulující hustotu osídlení stromu, nálet brouků musí zachovat prostor pro vývoj larev a je takto zastaven. Podle Niemeyera et al. (1995b) 93 mg verbenou na strom je nedostatečné množství k zastavení nalétání lýkožrouta smrkového na strom.
- d) ipsdienol (2-methyl-6-methylen-2,7-octadien-4-ol) - fenolová sloučenina společná více druhům rodu *Ips*, má svůj význam ve směsi s cis-verbenolem a metylbutenolem, zvyšuje se atraktivita především samic (v lapačích o 50 % více brouků).
- e) ipsenol (2-methyl-6-methylen-7-octan-4-ol) - antiagregační účinky
- f) myrtenol
- g) transmyrtenol
- h) 2-phenylethanol (Schlyter 1985, Bakke et al. 1977).

Vycházíme-li z předpokladu, že agregační feromony jsou nástrojem pro spuštění hromadného náletu a překonání obranného potenciálu, jeví se druhá hypotéza realističtější. Navíc stupeň kvalitativní změny lýka může mít i negativní dopad na stupeň atraktivity smrku pro lýkožrouta smrkového. Agregační feromony jsou produkovány úspěšnými, přeživšími samci lýkožrouta v rozmezí několika hodin až dvou dnů po náletu na strom (Birgersson et al. 1984), což odpovídá zhotovení závrtu a snubní komůrky. Utváří se v zaživacím traktu samců v procesu přeměny chemických látek (terpénů) obsažených v kůře a lýku smrku za účasti symbiotických mikroorganismů (Zahradník et al. 1993).

Ke zvýšení intenzity lákání k náletu na strom je produkováno množství další složek (Vité et al. 1972, Bakke et al. 1977), z nichž některé se uplatňují při výrobě syntetických feromonů. Kromě potravních atraktantů, agregačních feromonů, oznamující dostupnost stromu pro zakládání nové generace, se objevují pohlavní feromony, které ovlivňují přilet samic. Přiletem samic a postupným naplněním kapacity požerku a stromu jsou samicemi produkovány maskovací, antiagregační feromony (ipsenol, verbenol), které usměrňují disperzi v profilu kmene a přesměrování náletu na jiný strom. Tím populace lýkožrouta smrkového

reguluje kapacitu stromu tak, aby z důvodu jejího překročení nenastala mortalita z nedostatku potravy pro vývoj larev (Schlyter et al. 1985).

Součástí strategie obsazování stromu je i hlasová komunikace postavená na morfologické odchylce mezi samicí a samcem, kterou popsal Rudinsky (1979). Samice mají vyvinuté hřebínkovité útvary na hrudi pod ústním ústrojím na hrdle (gula), které se táhnou směrem k dolní části složených očí. Zvuky vydávané samicí tímto zařízením slouží k navázání kontaktu se samcem i dalšími přiletujícími samicemi po přiletu na hostitelskou dřevinu. Samec místo tohoto stridulačního ústrojí má pouze drobné důlky.

Touto formou komunikace dochází ke korekci počtu a rozložení matečných chodeb lýkožrouta smrkového na kmenu. I když je stridulační zařízení jemné, zvukovým projevem se vyrovná „mlaskání“ severoamerickým zástupcům rodu *Dendroctonus*, které představuje spouštěcí mechanismus k uvolňování antiagregačních feromonů.

Doba rojení a nalétání lýkožrouta smrkového na stromy v jarním období je fenologicky spojena s počátkem rašení buku (Wellenstein 1954). Rojení souvisí významně s teplotou, proto se s nadmořskou výškou časově opoždí. Za příznivých teplot v nižších polohách probíhá rojení od poloviny dubna, ale ve vyšších polohách a méně příznivého počasí až ve druhé polovině května. Začátek rojení je spojen s denní teplotou 16 °C a relativně teplou nocí, intenzivní rojení nastupuje ve dnech s denními teplotami nad 20 °C a noční teplotou nad 10 °C a větru do 2 m.sec<sup>-1</sup>.

Denní letová aktivita lýkožrouta smrkového byla popsána ve vazbě k lapákům a lapačům. Lapáky byly nalétány od deváté do jedenácté hodiny s kulminací mezi 12.–13. hodinou, následuje pozvolný a po 15 hodině rychlý pokles a do 19 hod. zastavení přiletu (Kuhn 1949). U feromonových lapačů se objevují brouci již před desátou hodinou, kulminace je ve shodě s lapáky (12–14 hod.), ale přilet končí až ve 20 hodin (Funke, Petershagen 1991, Zumr 1983).

#### 2.4.8 Ukončení letové aktivity

Na konci léta dochází ke zkrácení délky dne až ke kritické hodnotě (u lýkožrouta smrkového přibližně 14,5 hodin, což v našich podmínkách odpovídá zhruba polovině srpna) a pokles nočních teplot vyvolá u většiny dospělců přechod do tzv. imaginální diapauzy. Nástup tohoto stavu je hormonálně řízen a zahrnuje nejrůznější symptomy od změn chování až po změny genové exprese. Navenek se indukce imaginální diapauzy projevuje omezením letové aktivity (dobře patrné např. z monitoringu odchytů ve feromonových lapačích), zastavením rozmnožování, intenzivnějším žírem, hromaděním rezerv energie především ve formě tuků a glykogenu, později též vzestupem koncentrace nejrůznějších látek souhrnně označovaných jako kryoprotektanty, t.j. látky zabraňující zmrznutí. Pokles letové aktivity na konci vegetační sezóny není způsoben jen změnou chování. U lýkožrouta smrkového totiž dochází vlivem krátkého dne a nízkých teplot i k redukci objemu létacích svalů v hrudi. Jejich údržba v letuschopném stavu je poměrně náročná, takže atrofie během přezimování přináší významné úspory energie. Obdobně jsou u samic redukovány ovaria, přičemž je rozdíl mezi starými rodičovskými brouky, kteří již prodělali jeden či více cyklů rozmnožování, a mladými samicemi, které čerstvě dokončily vývoj. U první jmenované skupiny jsou ovaria redukována a dochází např. ke zpětnému vstřebání vitelinu z již vyvinutých vajíček, u mladých samic je pak vývoj vaječníků zcela zastaven na úrovni previtelogeneze. K obnovení vývoje samičích pohlavních orgánů dochází až počátkem následujícího roku (Knížek, Doležal 2011).

Výše popsané úspory energie se ve spojení s intenzivnějším žírem projeví vzestupem obsahu energetických rezerv ve formě např. tuků a glykogenu, jejichž celkový obsah je ve srovnání s lýkožrouty z července přibližně třikrát vyšší a mohou tak tvořit jednu pětinu až desetinu (!) suché hmotnosti těla. Mimo to jsou syntetizovány a ukládány nejrůznější látky zabraňující zmrznutí, jejichž funkci lze zjednodušeně přirovnat k nemrznoucím kapalinám do

chladičů automobilů. U lýkožrouta smrkového bylo obdobných látek zatím identifikováno přibližně 60. Jako nukleátor ledu mohou působit i nejrůznější zbytky potravy v trávicím traktu. Odpovědí na nízké teploty kůrovci střevo vyprázdní a zastaví příjem potravy až do nejbližšího oteplení, kdy mohou krátkodobě potravu znovu přijímat (za předpokladu, že místo přezimování není příliš narušeno předchozím žírem). Pro chladově aklimované přezimující lýkožrouty leží práh teploty pro příjem potravy velmi nízký, kontinuální žír a vývoj nedospělých stádií probíhá i v 5 °C. K ukončení diapauzy dochází v prosinci. Od této doby se přezimující brouci nacházejí ve stavu tzv. post-diapauzní kviescence. V závislosti na teplotě mohou krátkodobě přijímat potravu, postupně se obnovují hrudní létací svaly, začínají se vyvíjet i pohlavní orgány. Od poloviny února (v závislosti na teplotách) je možno brouky považovat za zcela připravené na nadcházející sezónu. Po přesunu do uměle indukovaných teplotně příznivých podmínek vylétují a rozmnožují se bez ohledu na délku dne (Knížek, Doležal 2011).

#### 2.4.9 Potravní specializace a stanoviště

Dřevinné spektrum, na kterém se může lýkožrout smrkový vyvíjet, zahrnuje především druhy rodu *Picea*, přičemž smrk ztepilý (*Picea abies* /L./ Karst.) je nejohroženější dřevinou v Evropě. V severní Evropě, Sibiři a Kavkaze napadá rovněž borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.). Je škůdcem řady cizokrajných smrků – *Picea omorica* Purk. (Balkánský poloostrov), *Picea obovata* Led. (severní Evropa, Sibiř), *Picea ajanensis* Diech. (východní Sibiř), *Picea orientalis* Link. (Kavkaz). Méně často je zaznamenán na limbě *Pinus sibirica* Mayr, *Pinus koraiensis* Sieb et Zucc., na jedlích *Abies sibirica* Led., *Abies nephrolepis* Mayr, *Abies nordmaniana* Spach (Zumr 1995).

Lýkožrout smrkový kopíruje výskyt smrkových porostů od pahorkatin do hor bez zřetele na lesní typ a nadmořskou výšku (Komárek 1925, Pfeffer 1932, 1955, 1959, Stolina 1969a, 1969b). Jeho agresivita se odlišuje podle podmínek, snižená je v porostech s dobrou vitalitou. S narušením porostů vnějšími faktory, které mění zásadně porostní zápoj (vývraty, polomy). Pro formování přírodního lesa ve Vysokých Tatrách označil Stolina (1969a, 1969b) lýkožrouta smrkového za destruktivní faktor v souběhu s doprovodným lýkožroutem menším a lýkožroutem lesklým. Po výrazném úhynu smrkového lesa nastupují sekundární sukcese lesních společenstev.

Výše uvedené souvisí s jeho detekováním ve všech lesních vegetačních stupních a skupinách lesních typů. Četnost výskytu má stoupající trend od skupiny lesních typů *Luzulo-Quercetum* k maximu v *Piceo-Fagetum* a následně prudce ustupuje přes *Piceo-abietum* k *Homogyno-Piceetum*. Doprovodný lýkožrout menší je soustředěn až do lesního vegetačního stupně buku a jedle ve skupině lesních typů *Luzulo-Abieto-Fagetum*, odkud jeho frekvence prudce vzrůstá do *Piceo-Abietinum* a pokračuje v *Homogyno-Piceetum*. Lýkožrout lesklý je zastoupen rovnoměrně ve všech lesních vegetačních stupních a skupinách lesních typů (Zumr 1995).

O schopnosti osidlovat všechny lokality se smrkem jako hostitelkou dřevinou ve středoevropských podmínkách existuje řada prací (Strawinski 1948, Balachowski 1949, Stark 1952, Wellenstein 1954, Pfeffer 1955, Chararas 1962, Stolina 1970a, 1970b).

Pro dlouhodobou prognózu ohrožení porostů lýkožroutem smrkovým a zakládání stabilních porostů byly využity z lesnické typologie lesní vegetační stupně a skupiny lesních typů (Zlatník 1959, Plíva, Průša 1969). Stolina (1970a, 1970b) na Slovensku vymezil ekologické optimum pro lýkožrouta smrkového bukový a jedlobukový lesní vegetační stupeň, současně lze gradační situace předpokládat ve smrko-buko-jedlovém vegetačním stupni. Za území bez gradací lýkožrout smrkový lze považovat lesní porosty málo pozměněné člověkem, opakem jsou porosty s vysokým zastoupením smrku ovlivněného antropogenně (Stolina 1969a, 1969b,

1970a, 1970b). Zumr (1984) v hercynské oblasti vymezil areál lýkožrouta smrkové na lesní vegetační stupně dubu a buku, buku a jedle, smrku a buku a LVS smrkovém.

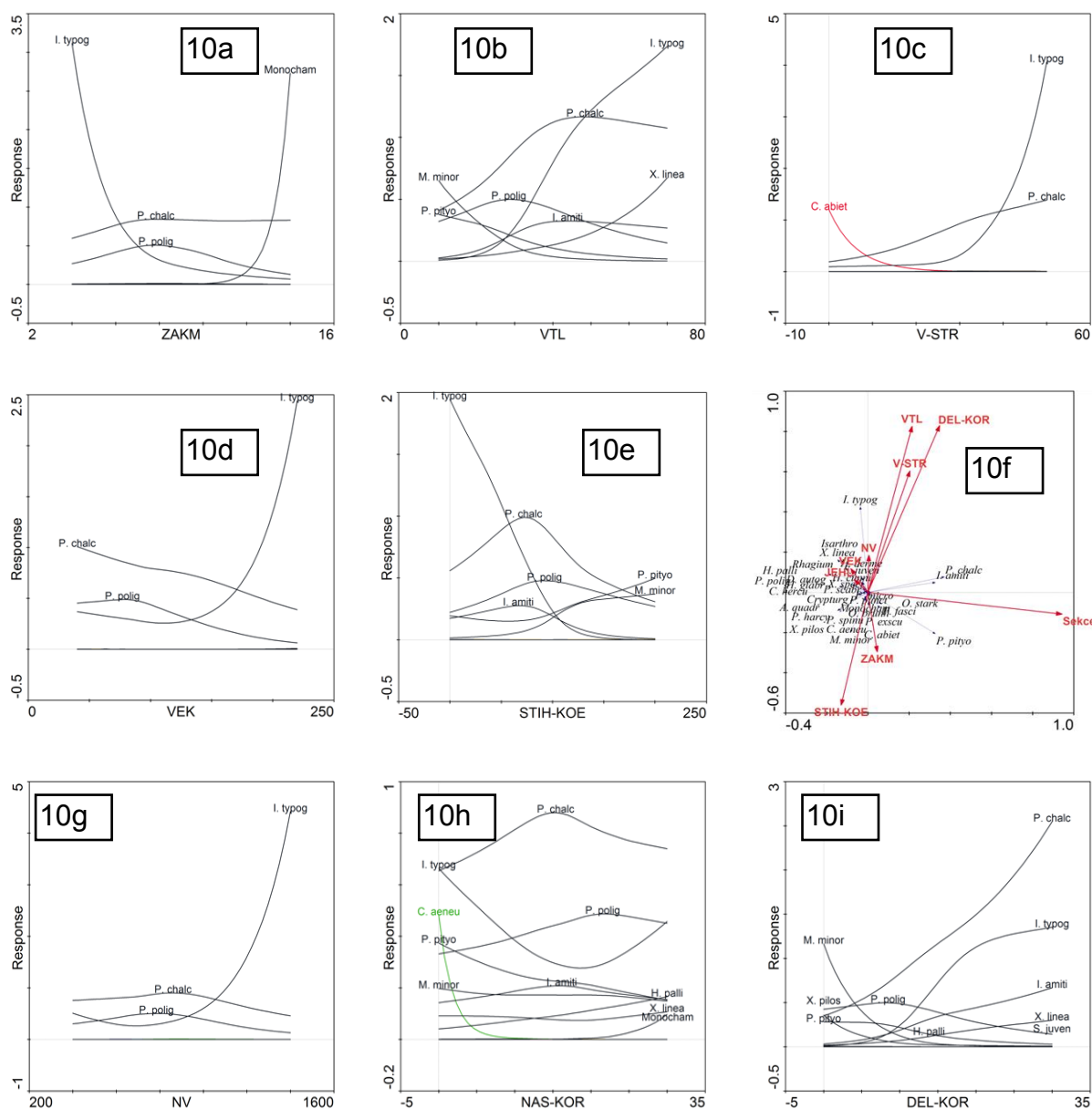
## 2.5 Lýkožrout smrkový v merocenoze kůrovců smrku

Synuzie kůrovců smrku ztepilého má své zákonitosti v zastoupení jednotlivých druhů v profilu kmene a větví koruny, pokryvnosti kmene a stupni napadení. Diference jsou podmíněny zpravidla sociálním postavením stromu, zdravotním stavem smrku, typem poškození a působícím stresorem (houby, zlom, odlom, vývrat, blesk, imise) a lýkožrout smrkový v těchto konkrétních podmínkách mění svoje postavení a agresivitu (Kula, Ząbecki 1996, 1997a, 1997b, 1998a, 1998b, 1999a, 1999b, 1999c, 2000a, 2000b, 2001, 2002, 2005, 2006, 2007). Smrk ztepilý, stejně jako další lesní dřeviny, se vyznačuje druhově a prostorově specificky vytvořeným společenstvem (merocenózou) kůrovců a dalších kambioxylofágů (Pfeffer 1955). Merocenózu kůrovců smrku ztepilého ve střední Evropě popsali Pfeffer (1932, 1955), Capecki (1978), Zumr (1984). Struktura merocenózy kůrovců je ovlivněna bionomií, etologií a ekologickými nároky jednotlivých druhů a proto nelze pro rozmístění kůrovců na kmenech a větvích jednoznačně stanovit hranice. Některé druhy se mohou vyskytovat souběžně (*I. typographus* × *P. chalcographus*, *I. amitinus* × *P. chalcographus*), jiné překryv netolerují (*I. typographus* × *I. amitinus*, *I. typographus* × *P. poligraphus*). Chemickými rozborů bylo zjištěno, že kvalita a diferencovaný podíl pěti druhů monoterpenů (myrcen, beta-pinen, beta-phelandren, limonem, camphen) v profilu kmene ovlivňuje obsazení kmenových nik jednotlivými druhy kůrovců (Führer et al. 1991, 1992, 1993). Současně bylo stanoveno, že existují v profilu kmene a mezi stromy rozdíly v anatomickém uspořádání kůry stromů a mění se i kvalita pletiv produkujících pryskyřici, dále sklerenchymatických buněk lýka a krystalických buněk (Nihoul et al. 1989).

Zákonitost s obecnou platností představuje náletové místo pro lýkožrouta smrkového v jarním aspektu, kterým je prostor kmene pod zelenou částí koruny. Jedná se o část kmene s relativně hladkou kůrou, ale silným lýkem (4–10 mm). Při jarním náletu a vysoké populační hustotě na stojící strom postupně obsazuje kmen od podkorunové sekce až k oddenku a vystupuje až do třetiny kmene koruny. Při letním rojení zpravidla místo prvotního náletu zůstává zachováno, ale nika je výrazně užší a soustředění je v bezprostředním okolí podkorunové sekce. V neobsazené části kmene se objevují doprovodné, zpravidla sekundární druhy. Vývraty jsou nalétány od silnějšího vrcholu až po oddenkovou část. U zlomů osidluje odlomenou část ležící na zemi a stojící zbytek kmene je atraktivní pro jiné druhy podkorní fauny.

Projevem přítomnosti lýkožrouta na stromě jsou při patě kmene a oddenkové části za šupinami zachycené hnědé drtinky, prosychání koruny a odpadání kůry, napadené stromy lýkožroutem smrkovým se zachovalou zelenou korunou neraší. Jarní napadení smrku se projeví s odstupem 2–3 týdnů, kdy jehličí ztrácí zelenou barvu, šedne a po 3–5 týdnech prudce zčervená. Po letním napadení ztrácí jehličí často zelenou barvu až na jaře. Při velmi silném napadení a rychlém spotřebování lýka může dojít k opadávání kůry, přičemž koruny smrku zůstaly v té době zelené.

Včasně vyznačení a odstranění napadených stromů představuje významný aspekt prevence a spočívá v systematickém kontrolování lokalit atraktivních pro lýkožrouta smrkového (porostní osluněné okraje, uvolněné porosty, v minulosti zaznamenané napadené stromy), přičemž se využívá opadávajících hnědých drtinek, které ulpí za šupinami kůry na kmenech v období 2–4 týdnů od náletu na strom dle postupu a intenzity napadení. Silnější deště tento markantní znak narušují, drtinky jsou odplavovány. V letním období je vyhledávání kůrovcových stromů obtížnější vzhledem k roztroušenému obsazování stromů v porostu lýkožroutem.



Obr. 10: a) Reakce lýkožrouta smrkového na výčetní tloušťku smrku ztepilého; b) Vliv výšky stromu (smrku ztepilého) na výskyt lýkožrouta smrkového; c) Změna atraktivitu smrku ztepilého pro lýkožrouta smrkového s věkem porostu; d) Změna výskytu lýkožrouta smrkového dle stíhlostního kvocientu; e) Kambioxylofágní fauna smrku ztepilého v Beskydech (VTL – výčetní tloušťka, DEL-KOR – délka koruny, V-STR – výška stromu, NV – nadmořská výška, ZAKM – zakmenění); f) Změna výskytu lýkožrouta smrkového s narůstající nadmořskou výškou (Beskydy); g) Změna výskytu lýkožrouta smrkového s narůstající nadmořskou výškou; h) Nálet lýkožrouta smrkového na kmen stromu v závislosti na nasazení koruny; i) Nálet lýkožrouta smrkového na kmen stromu v závislosti na délce koruny

## 2.6 Stojící kůrovcové stromy

### 2.6.1 Merocenóza kambioxylofágů a sociální postavení stromu

Mezi kambioxylofágy profilující se sociálním postavením stromu v porostu (nadúroveň, úroveň a podúroveň) lze zařadit v území se základním stavem lýkožrouta smrkového zástupce, u nichž nastává kontinuální pokles četnosti výskytu od nadúrovně do podúrovně (*I. typographus*, *X. lineatus*), druhy preferující stromy nadúrovně a úrovně před podúrovňovými jedinci (*P. chalcographus*, *I. amitinus*) a druhy atakující především stromy nadúrovňově v porovnání se stromy úrovně a podúrovně (*Hylurgops palliatus* /Gyll./). Zvýšená se jeví atraktivita stromů podúrovně pro některé zástupce (*Xylechinus pilosus* /Ratz./, *P. poligraphus*, a tesaříky *Molorchus minor* /L./, *Pogonocherus fasciculatus* /De Geer/ a smoláka *Pissodes harcyniae* /Herbst/).



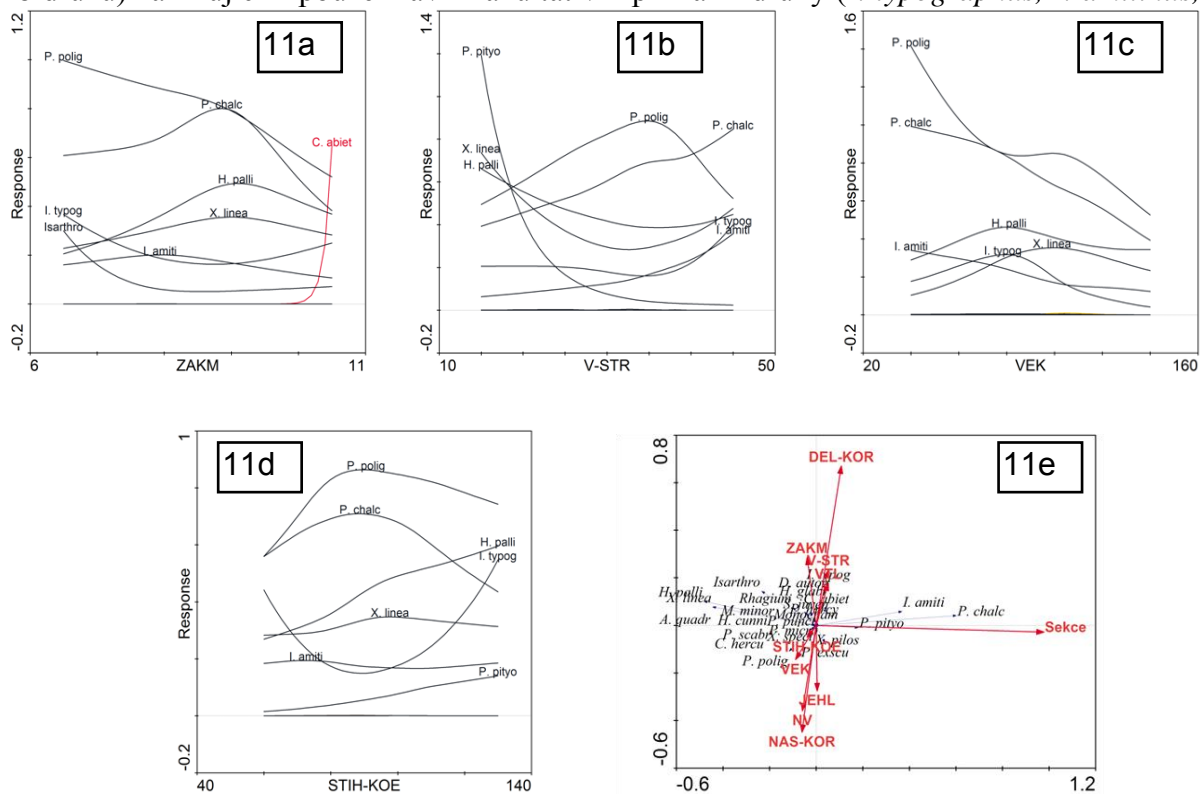
Merocenóza stojících stromů v gradační oblasti lýkožrouta smrkového se sníženým zakmeněním porostu. Zásadní dopad sociálního postavení se neprojevil u *P. chalcographus*, *I. amitinus*. Dílčí pokles četnosti výskytu v podúrovni vykázal pouze *I. typographus*. Naproti tomu progresivním vzestupem reagoval *Pityophthorus pityographus* (Ratz.).

Pokryvnost kmene požerky v území mimo gradaci lýkožrouta smrkového se v profilu kmene zřetelně snižuje až na podúrovňových stromech u *P. chalcographus*, *I. amitinus*, nebo kontinuálně sestupuje již od nadúrovně (*I. typographus*, *X. lineatus*). Opačnou reakci lze stanovit pro druhy preferující stromy v podúrovni s tím, že jejich pokryvnost narůstá kontinuálně (*P. poligraphus*), nebo se projeví až na podúrovňových jedincích (*P. pityographus*; *X. pilosus*, a tesařík *M. minor*). V gradačním území se z hlediska frekvence výskytu na kmenu profiluje zřetelně pouze *P. chalcographus* na úrovňových a podúrovňových stromech. Zástupce *P. poligraphus*, *I. amitinus* nereagují na postavení stromu diferencovanou pokryvností, pouze ústup *I. typographus* v podúrovni byl zřetelný.

### 2.6.2 Merocenózy stojících kůrovcových stromů

Území Beskyd se základním stavem lýkožrouta smrkového se profiluje vysokou diverzitou podkorní a dřevokazné fauny (33 druhů). Z hlediska četnosti výskytu a pravděpodobnosti napadení stromu překračuje 50 % *P. pityographus*, *P. chalcographus* a *P. poligraphus*, 25–50% četností se profilovalo pět druhů, z nichž hospodářský význam mají *I. typographus*, *I. amitinus* a 10–25% četnosti dosáhlo osm zástupců, kdy pouze *Cryphalus abietis* (Ratz.) (14,6 %) se řadí k fakultativně primárním (obr. 10a–i).

Gradační území lýkožrouta smrkového je charakterizováno užším druhovým spektrem (18 druhů) zahrnujícím pouze hlavní fakultativní primární druhy (*I. typographus*, *I. amitinus*,



Obr. 11: a) Reakce lýkožrouta smrkového bleskových stromů na zakmenění smrkového porostu; b) Vliv výšky smrku ztepilého zasaženého bleskem na výskyt lýkožrouta smrkového; c) Změna atraktivnosti bleskového smrku ztepilého pro lýkožrouta smrkového se stářím stromu; d) Změna výskytu lýkožrouta smrkového dle stíhlostního kvocientu bleskových stromů; e) Kabiokylofágní fauna smrků ztepilých zasažených bleskem v Beskydech (VTL – výčetní tloušťka, NAS-KOR – nasazení koruny, DEL-KOR – délka koruny, V-STR – výška stromu, NV – nadmořská výška, ZAKM – zakmenění)

*P. chalcographus*). Obsazení celého profilu kmene a rychlá ztráta potravního prostoru pro následné sukcese kambioxylofágů působí, že na stojících stromech chybí ve výraznějším zastoupení *P. poligraphus*, *H. palliatus*, *X. lineatus*, *P. pityographus*.

Stojící bleskové stromy mimo gradační území vytváří zcela specifickou merocenózu (24 druhů), z nichž rozhodující postavení mají fakultativně primární zástupci *P. chalcographus*, *P. poligraphus*, *I. amitinus*, zatímco *I. typographus* dosáhl jen mírně zvýšeného zastoupení v porovnání se stojícími kůrovcovými stromy bleskem nezasaženými. Z druhů temporálně sekundárních se několikanásobně navyšuje četnost napadení druhem *X. lineatus*, kterému vyhovuje změna vlhkosti dřeva a rychlost odumírání stromu. Atakuje stromy ireverzibilně poškozené bleskem, které mohou mít ještě zelenou korunu a nevykazují viditelné projevy odumírání. *H. palliatus* preferuje zapařené, zakvašené lýko bleskových stromů (obr. 11a–e).

Frekvence (pokryvnost kmene) vyjadřuje rozsah využití disponibilního prostoru celého kmene, které je obecně omezeno ekologickými nároky druhu a dále populační hustotou a mezidruhovou konkurencí. V kombinaci s četností výskytu, lze stanovit míru ohrožení smrkových porostů v konkrétních stanovištních podmínkách.

Na stojících stromech usmrcených podkorními zástupci v oblasti mimo gradaci lýkožrouta smrkového rozhodující část kmene využívá *P. chalcographus* (32 %), *P. poligraphus* (21,5 %), zatímco relativně nízkou profílaci vykazují *I. typographus*, *I. amitinus*, *P. pityographus* a tesařík *M. minor* (10–13 %). Nevýznamný se jeví na kmeni u temporálně sekundárních druhů *H. palliatus*, *X. lineatus* (6–4,5 %). V gradačním území byly stojící stromy obsazeny v rozsahu blízcím se maximální kapacitě stromu – *P. chalcographus* (46 %), *I. typographus* (51 %) a *I. amitinus* (23 %).

Na bleskových stromech se pokryvností profilují *P. poligraphus* (36 %) a *P. chalcographus* (26 %). Zatímco zástupci rodu *Ips* v území mimo gradaci na změny kvality lýka nereagují v pokryvnosti obsazeného profilu kmene (9 %). Naopak zřetelná reakce nastává u temporálně sekundárních škůdců, u nichž dochází k prodloužení disponibilního prostoru na registrované maximum (*H. palliatus* 21 %, *X. lineatus* 15 %).

Porovnáme-li atraktivitu smrku pro zástupce podkorní fauny je rozhodujícím způsobem ovlivněna rychlostí odumírání stromu a s ní spojenou změnou kvality lýka, produkci potravních atraktantů. Z tohoto hlediska je zajímavý rozdíl mezi stromy stojícími odumírajícími „pozvolně“ v důsledku celkového oslabení (houby, ztráta asimilačního aparátu, růstové vlastnosti, zastínění, vodní režim, imise) a smrky usmrcenými náhle (blesk).

Zapařené lýko, přischlé po působení vysoké teploty, se změněným obsahem fenolických látek,  $\alpha$ ,  $\beta$  pinenu, po zpravidla silném výronu pryskyřice v korunové části kmene (blesky horizontální) není atraktivní pro lýkožrouta smrkového ani v úrovni běžně odumírajícího stromu (Kula, Ząbecki 1997b). Naproti tomu, *P. poligraphus*, který je znám preferencí pro stromy zastíněné, podúrovňové houbovými patogeny stresované, využívá kvality lýka bleskových stromů s výrazně vyšší četností výskytu. Podobně lze specifické podmínky bleskových stromů vztáhnout pro druh *H. palliatus*, *X. lineatus*, *I. fuscum*. Blesková kola vznikající poměrně často v Beskydech mohou při opožděném zpracování vytvořit podmínky pro přemnožení lýkohuba matného, který může gradovat a je schopen usmrtit i oslabené úrovňové stromy. Dřevokaz čárkovaný v závislosti na době zásahu blesku, může být prvotním členem sukcese obsazující tyto stromy, které mají ještě zelenou korunu a jsou bez projevů ataku dalších kůrovců. Tyto stromy je třeba z porostu odstranit, neboť nemůže nastat jejich ozdravení. Snížený atak lýkožrouta smrkového může souviset s časným nástupem druhu *H. palliatus*, který představuje významného potravního konkurenta v kmenové části. Zvláště u stromů s horizontálními výboji se profilují druhy korunového prostoru kmene *P. chalcographus* a *I. amitinus*. Jejich rychlý rozvoj potlačuje lýkožrouta obecného.

### 2.6.3 Merocenóza kambioxylofágů stromů ovlivněných houbovými patogeny

Přibližně třetina smrkových porostů je v České republice ohrožena václavkami, čímž se významně snižuje zdravotní stav stromů a stabilita lesních porostů. Houbami zasažený kořenový systém stojících stromů přispívá k poruše transportu vody a vyvolává fyziologický stres, který se projevuje změnou kvality i kvantity kůry a lýka (Rudinski 1966, Renwick, Vité 1972, Madziara-Borusiewicz-Strzelecka 1977).

Výskyt houbových patogenů (*Armillaria* spp., *Heterobasidion annosum* Fr.) představuje pro smrk významnou formu stresu. V území povodí nádrže Šance (Beskydy) byla potvrzena přítomnost václavky (27,2 %), kořenovníku vrstevnatého (17,7 %) a souběžně obou patogenů (33,9 %) v souboru 825 kůrovcových stromů. Zajímavým zjištěním je snížená přítomnost houbových patogenů v souboru 194 bleskových stromů (kořenovník vrstevnatý 14 %, václavky 4 %).

Na kmenech stromů houbami nenapadenými profitovala skupina druhů fakultativně primárních (*P. chalcographus*, *I. typographus*, *I. amitinus*), ale i druhy temporálně sekundární (*X. lineatus*). Přítomnost houbových patogenů vytváří pro některé druhy podkorního hmyzu prostředí, které podporuje jejich výskyt. Na stromech infikovaných václavkami měl nejvyšší četnost výskytu *P. pityographus*, zatímco stromy bez houbových patogenů nebo pouze s kořenovníkem vrstevnatým vykázaly snížený, i když vysoký podíl tohoto druhu. *P. poligraphus* napadal častěji houbami stresované stromy a shodně lze hodnotit zástupce *M. minor*, *C. abietis*.

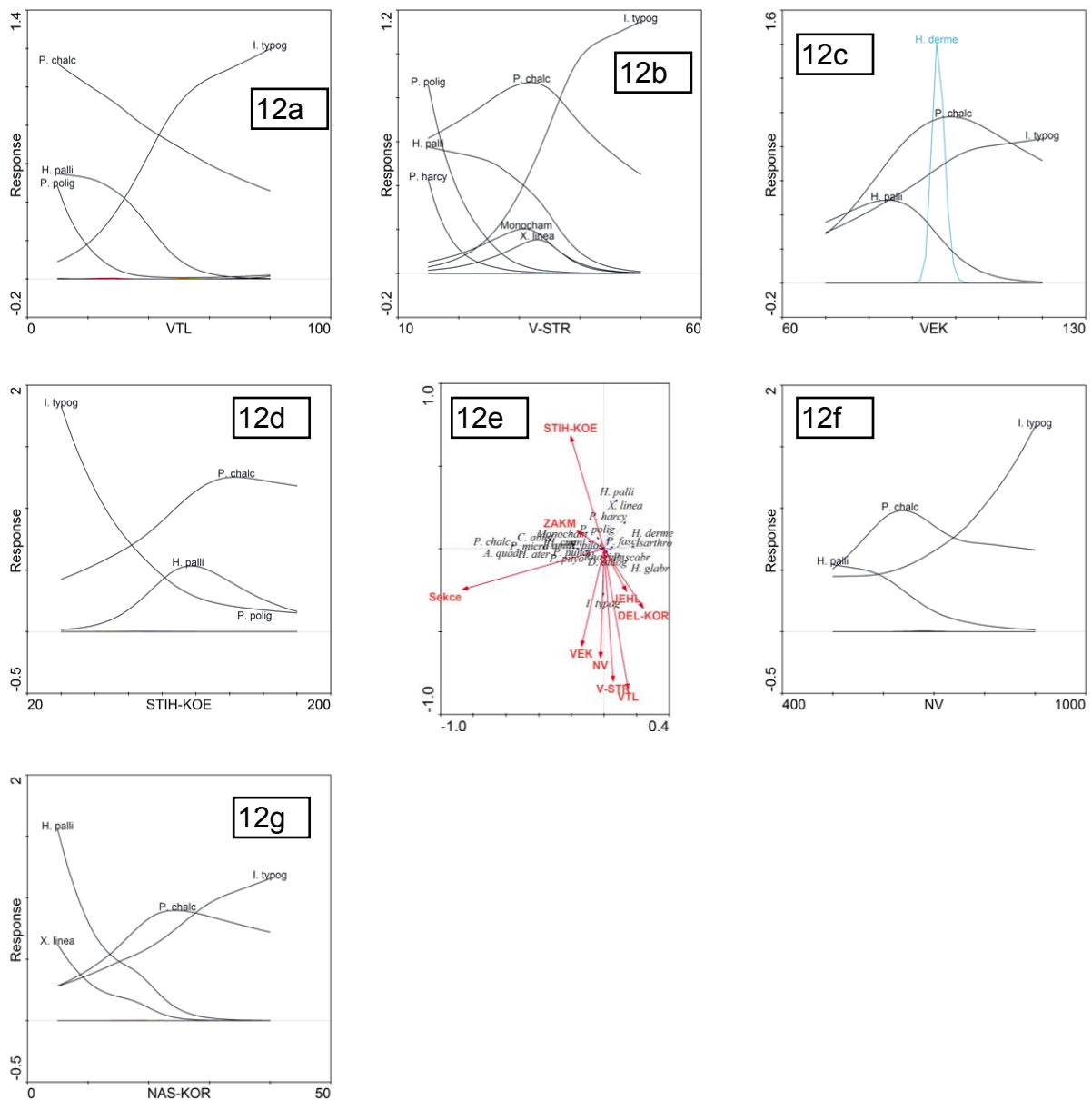
Vliv houbových patogenů na smrku se zásadně neprojevil v kmenové pokryvnosti u *P. chalcographus*, *I. amitinus*, *X. lineatus*. *P. poligraphus* obsadil na houbami stresovaných stromech širší kmenovou nika a podobně reagoval druh *P. pityographus*. Na stromech infikovaných václavkami se prostorová nika mimořádně zúžila především u druhu *I. typographus*.

Beskydská oblast se vyznačuje vysokým podílem houbových patogenů na smrku, zvláště václavky ovlivňující stabilitu vodního režimu stromu, ale i kvalitativní stránku lýka. V území polských Beskyd byla patogenita stanovena u 53 % analyzovaných stromů, převážně václavkami. Přítomnost hub na kmeni působí především na kambioxylofágní druhy typické pro větvě spodní části koruny. Nelze vyloučit, že fyziologický stres ovlivňuje postup odumírání větví. Z kmenových zástupců profituje pouze *P. poligraphus* z přítomnosti především václavek, nejen četností výskytu, ale i prodloužením nalétnutého profilu kmene, který osidluje. *I. typographus* reaguje opačně, preferuje zdravé kvalitní předrůstavé smrky a jedince s optimálním štíhlostním kvocientem a korunovým procentem (Kula, Ząbecki 2000). Na lapáky ze stromů václavkami infikovaných reaguje *I. typographus* diferencovaně, přesto je lze v kontrole použít (Holuša et al. 2009).

### 2.7 Merocenózy vývrátů, zlomů a odlomů

Podzimní vývraty v území mimo gradaci lýkožrouta smrkového ukazují na další specifický prostor odklánějící se od modelu stojícího stromu. Registrované druhové spektrum utváří merocenózu 24 zástupců, ve které nejčetnější výskyt má *P. chalcographus* (88,6 %), souběžně s *I. typographus* (66,4 %). Za doprovodné se středním stupněm výskytu lze označit druh *I. amitinus* a dva zástupce temporálně sekundární *H. palliatus* (39,3 %) a tesařika *I. fuscum* (25,7 %). Zajímavé je snížené napadení *X. lineatus* a naopak vysoká četnost výskytu u tesaříků rodu *Monochamus* v rámci sledovaných typů poškození (obr. 12a–i).

V gradačním území se projevila snížená druhová diverzita (10), ale druhová profílance potvrzuje charakter fauny vývratu, který je umocněn situováním do gradačního území. Jednoznačně lze označit za obecně rozšířené tři základní druhy fauny smrku, z nichž téměř absolutního maxima dosáhl *I. typographus* (99 %) a *P. chalcographus* (91 %). Vysoký podíl na sebe soustředil *I. amitinus* (44 %) a tesařici rodu *Monochamus* (30 %).



Obr. 12: a) Reakce lýkožrouta smrkového na výčetní tloušťku vyvrácených smrků ztepilých; b) Vliv délky vývratů smrku ztepilého na výskyt lýkožrouta smrkového; c) Změna atraktivitu vývratů smrku ztepilého pro lýkožrouta smrkového s jeho věkem; d) Změna výskytu lýkožrouta smrkového na vývratech dle štihlостního kvocientu; e) Fauna smrkových vývratů v Beskydech mimo gradací území lýkožrouta smrkového; f) Zastoupení lýkožrouta smrkového na vývratech v diferencovaných nadmořských výškách; g) Rozložení lýkožrouta smrkového na vývratech smrku ve vazbě na nasazení koruny stromu

Specifické podmínky vytváří pro podkorní faunu smrkové zlomy a odlomy v mýtných porostech, které vznikají působením abiotických činitelů zpravidla v podzimním a zimním období. Analýza se uskutečnila jako souběžná pro zlom i jeho příslušný odlom, kde za rozhodující hledisko odchylek může být považována výška, ve které toto poškození nastává a mění výšku zlomu a délku odlomu. V oblasti mimo gradaci byla merocenóza zlomů chudá (13 druhů) a ze zástupců fakultativně primárních nachází *P. poligraphus* (34 %) prostor v těchto specifických podmínkách (zavodněné lýko, pozvolně odumírající lýko) a významné postavení zaujímají temporálně sekundární zástupci *X. lineatus* (27,3 %), *H. palliatus* (20,2 %), tesařík *I. fuscum* (22,2 %) a lesan *Hylecoetus dermestoides* (L.) (17,2 %).

Odlomy náležící k výše uvedeným zlomům shodnou dobou analýzy vykazují výrazné odchylky v četnosti napadení i kompozici synuzie. Ze 17 zjištěných druhů byl nejčastěji potvrzen výskyt druhu *P. chalcographus* (66,3 %) a druhů typických pro prostor horní části kmene včetně větví (*P. pityographus*, *I. amitinus*, *C. abietis*). Na dlouhých odlomech našel uplatnění *I. typographus*. Shodně jako na zlomech vystupuje i na odpadlých kmenech *P.*

*poligraphus* a *H. palliatus*, k nim se připojuje významným podílem tesařík *Monochamus sutor* (L.).

V gradačním území byl soubor analyzovaných zlomů a odlomů relativně malý (35) a s omezeným druhovým spektrem kambioxylofágní fauny (7). Na zlomech převážně velice nízkých (do 2 m výšky) byl disponibilní prostor omezen (3 druhy) s očekávanou profilací druhu *X. lineatus* (37 %) a *H. palliatus* (20 %). Na odlomech vzhledem k jejich mimořádné délce se vytváří synuzie blízka stojícím stromům a vývrátům gradační oblasti s maximální četností výskytu druhu *P. chalcographus* (97,1 %) a *I. typographus* (91,4 %), *I. amitinus* (74,3 %). Vysoká četnost výskytu profiluje druh *H. palliatus* (45,7 %).

Vývraty z hlediska atraktivity se rozsahem frekvence (pokryvnosti) kambioxylofágů odchyľují od stromů stojících. V území mimo gradaci lýkožrouta smrkového se vyrovnává postavení druhů *I. typographus*, *P. chalcographus* (30–32 %) a z temporálně sekundárních druhů osidľují profil kmene *H. palliatus* (15 %) a *Monochamus* (7 %). V gradačním území se agresivita lýkožrouta smrkového promítá v obsazení 60 % profilu a významné postavení si uchoval lýkožrout lesklý (24 %) a tesařici rodu *Monochamus* (8 %).

Fauna souboru zlomů a odlomů je ovlivněna jejich délkou. V území mimo gradaci území vykazuje rozhodující míru pokryvnosti kmene na odlomech lýkožrout lesklý (44 %) doprovázen ve významném rozsahu druhu *I. typographus*, *P. poligraphus* a *H. palliatus* (11–20 %). V gradačním území pokrývá kmen lýkožrout smrkový (65 %), snižuje se podíl lýkožrouta lesklého (14 %) a profiluje se mimořádně *I. amitinus* (16 %).

Poloha ležícího stromu (vývrat) se od stojících kůrovcových stromů strukturou fauny v podmínkách základního stavu diferencuje vysokým atakem lýkožrouta smrkového a lýkožrouta lesklého. Ustupuje zásadním způsobem *P. poligraphus*, *P. pityographus*. Potravními konkurenty lýkožroutu smrkovému se stávají částečně *H. palliatus*, *I. amitinus*, případně tesařici *I. fuscum*, *M. sartor*.

Kvalitativní změny na stojících zlomech souvisí s výškou zlomu, zvláště zlomy podkorunnové mají specifickou faunu, která s výjimkou lýkožrouta matného neohrožuje stojící porosty (*H. palliatus*, *I. fuscum*, *H. dermestoides*). Přítomnost zavodněného lýka zvyšuje atraktivitu pro některé druhy (Kula, Ząbecki 2004).

Zpracování takto poškozených částí stromů může být odloženo na úkor ležících odlomů, kde je s výjimkou *P. chalcographus* zastoupení druhů vyvážené, ale odchyľuje se od stojících stromů i vývrátů. Limitující pro strukturu fauny je délka odlomu (Kula, Ząbecki 2005).

## 2.8 Stáří dřeviny a výčetní tloušťka

Smrk ztepilý je atraktivní pro lýkožrouta smrkového ve věkovém rozpětí 60–100 let (optimum), kdy výčetní tloušťka překročí 22 cm a na kmenu je významná část kmene s hladkou kůrou a požadovanou tloušťkou lýka. V porostech mladších stromy disponují hladkou kůrou, ale vrstva lýka je nedostatečná. Naproti tomu výrazně starší smrky se vyznačují dosti silným lýkem, ale hrubá borka je obtížněji nalétajícími samci překonávána. O tom že i starší porosty mohou být napadeny a usmrceny svědčí například gradace v rezervaci Kněhyně (Beskydy) v porostu ve věku 250 let (Kula, Ząbecki 2002).

Zumr (1984) vymezil zastoupení lýkožrouta smrkového dle tloušťky kůry a lýka (do 3 mm 3,5 %, 4–10 mm 87,4 % a 11–14 mm 9,1 %). Giric (1975) uvádí rozložení z oblasti Karpat při tloušťce lýka 1–2 mm 8,7 %, 3–6 mm 77,2 % a 7–11 mm 14,1 % lýkožroutů.

Věk porostu 55–115 let představuje široké optimum pro výskyt lýkožrouta smrkového a jeho doprovodných kambioxylofágů smrku, ve kterém se zpravidla neprojevuje specifická závislost atraktivity na věku u nejvýznamnějších kambiofágů s výjimkou druhu *P. poligraphus* (Kula, Ząbecki 2001).



*I. typographus* jednoznačně upřednostňuje stromy nadúrovňové a úrovňové ve všech tloušťkových třídách před podúrovňovými např. při  $d_{1,3}$  31–38 cm ustupovala atraktivita (78–63–18 %). Četnost napadení v jednotlivých sociálních úrovních porostu je vyrovnaná u nadúrovňových stromů. U stromů úrovňových s rozpětím  $d_{1,3}$  <22–>46 cm se výrazně snižuje atraktivita při  $d_{1,3}$  <22 cm (17 %) a 22–30 cm (47 %). U stromů vyšších výčetních tloušťek je atraktivita vyrovnaná, ale v průměru o 15 % nižší než u stromů nadúrovňových. I když celková atraktivita stromů podúrovňových je nízká, přesto mohou být silnější jedinci  $d_{1,3}$  >31 cm lýkožroutem smrkovým napadeni. Významnou závislost při obsazování stojících smrků na výčetní tloušťce u *I. typographus* uvádí Weslien, Regnander (1990), Pfeffer (1932), zatímco na stromech vyvrácených není tento faktor určujícím kritériem (Jakuš 1998b). Na stromech úrovňových narůstala atraktivita při  $d_{1,3}$  <22–>46 cm v profilu od oddenku do středu koruny s tím, že silný stupeň napadení měl rozhodující zastoupení od středu kmene do podkorunové části při  $d_{1,3}$  <22–46 cm. Ve středu koruny byli silně atakováni pouze stojící jedinci s výčetní tloušťkou nad 46 cm pocházející z uvolněných porostů rezervace Kněhyně se zvýšenou populační hustotou lýkožrouta smrkového.

### 3 GRADAČNÍ POTENCIÁL A POPULAČNÍ DYNAMIKA

#### 3.1 Pokryvnost kmene

Lýkožrout smrkový se řadí k druhům schopným predisponovat si i potencionálně zdravý strom k úspěšnému náletu. Během tohoto procesu musí překonat přirozenou rezistenci smrku (Christiansen et al. 1987). Otázkou zůstává, jaké množství pionýrských brouků musí napadnout strom, aby nastalo jeho navazující úspěšné obsazení a kolik minimálně musí být založeno požerků, aby strom byl lýkožroutem smrkovým usmrčen. Vymezit jednoznačně počet nebo obecně rozpětí počtu imag je obtížné vzhledem k tomu, že vitalita jednotlivých stromů, věk, stanoviště, souběžný výskyt doprovodných druhů etc. je metodicky problematické zvládnout.

K úhynu stromu přispívá přerušení vodivých pletiv žírem larev, jejichž chodby nasedající kolmo na podélně situované matečné chodby. V závislosti na míře soustředění ataku samců do podkorunové sekce nebo výraznějším rozložení závrťů v profilu kmene, tedy s nižší abundancí lze předpokládat, že počty brouků budou kolísat od desítek po stovky ve fázi prvotního náletu a následně i menší počet jedinců může představovat mortalitní faktor (Zahradník in Skuhřavý 2002). Působením agregačního feromonu se navyšuje počet jedinců na kmenu a proto je obtížné stanovit kriticky nejnižší mortalitní abundanci. Přesto se někteří autoři pokusili vymezit konkrétní počty, které se významně odlišují. Nejnižší abundanci 150–200 úspěšných samců uvádí Christiansen (1985), Mulock, Christiansen (1986), 400–1000 samců prezentují Weslien, Regnander (1990). Za obsazený strom považuje Gonzalez et al. (1996) nalétnutí 2000–10000 brouků.

S výše uvedeným souvisí potencionální velikost populace, která strom opouští a bude ohrožovat další stromy. I zde se setkáváme od teoreticky odvozených počtů na základě plochy kmene a density požerků. Teoretickou kapacitu vzhledem širokému spektru činitelů omezující rozvoj lýkožrouta smrkového nelze dosáhnout. Zahradník (1994) pro průměrný kmen s výškou 20 m a průměrem 25 cm při kladení 60 vajíček samičkou, při poměru pohlaví  $1\text{♂} : 2\text{♀}$  a hustotě 1 závrť.dm<sup>-2</sup> uvádí 190000 brouků. Ze starších údajů vyplývá značná diference v počtech úspěšně vylétlých lýkožroutů smrkových. Podle Ratzeburga (1839) bylo možné očekávat 46 000 brouků na strom a Fleischer (1875) připouští 54000 jedinců ve třetí generaci od jednoho rodičovského páru a při obsazení stromu 21000 páry očekává navazující generaci s 1260000 brouky, což je zcela teoretická úvaha nepřipouštějící vliv mortality. Ani Pfeffer (1932) při kalkulaci kapacity populace lýkožrouta na stromě neuvážoval s mortalitou a dospěl k závěru, že při zjištěné hustotě 127 závrťů na metr dlouhé sekci a 1945 závrtech na kmene, při kladení 60 vajíček lze očekávat 230000 brouků v navazující generaci. I další autoři

předkládají podobné počty z jednoho obsazeného stromu (Trägardh, Butovitsch (1935), Shishov (1928). Martinek (1956b) provedl analýzu 85 kmenů smrku ztepilého a vymezil abundanci na 150–300 závrťů na 1 m<sup>2</sup> a z toho odvodil, že se na jednom kmeni může vyvinout 300000–400000 imag. Weslien, Regnander (1990) stanovili 499 matečných chodeb na 1 m<sup>2</sup>, kterým odpovídá 30000 dceřiných brouků (plodnost 60 vajíček). Zumr (1985) na jednometrové sekci kmene zaznamenal 20–50 závrťů, což při délce kmene 20 m a plodnosti 50 vajíček a poměru 1♂ : 2♀ představuje 40000–100000 brouků v následné generaci. Gonzales et al. (1996) stanovili na jediném stromě 35000–72000 vylíhlých jedinců při zohlednění aktuální 1% mortality. Vycházeli z plochy kmene, kde se může lýkožrout smrkový vyvíjet. Další informace poskytl šetření Kalandry (1960), ze kterého vyplývá nízká pokrývnost 1 m<sup>2</sup> v průměru 756 a 1023 lýkožroutů. Nízký podíl opět souvisí se zohledněním mortality. Karpiňski (1935) stanovil 10589–13719 vajíček vykladených v požercích na jednom m<sup>2</sup> ve vazně na lesní typy.

Lýkožrout smrkový osidluje kmen smrku postupně od sekce podkorunové a právě v tomto optimu se jeví matečné chodby delší, protože při bázi kmene je nálet opožděn a matečné chodby jsou kratší, ale po dokončení vývoje jsou požerky v profilu kmene srovnatelné. V závislosti na hustotě požerků se mění třiramenné na dvouramenné požerky a jejich hustota se stala nástrojem k vymezení stupně ohrožení. Martinek (1956b) dospěl k závěru, že 1–50 závrťů (požerků) na jeden m<sup>2</sup> představuje slabé napadení, 51–150 závrťů na m<sup>2</sup> je silné napadení a 300 závrťů na m<sup>2</sup> a více označil jako velmi silné napadení. Zumr (1980) ve vazbě na skupiny lesních typů stanovil, že v teplejších polohách (*Luzulo-Quercetum*) a při horní stromové hranici (*Homogyno-Piceetum*) byla hustota nejnižší. V horských polohách s převahou SLT *Luzulo-Abieto-Fagetum* a *Abieto-Fagetum* dosahoval lýkožrout smrkový nejvyšší hustoty.

### 3.2 Populační dynamika

Početni zastoupení lýkožrouta smrkového, které se ve smrkových porostech mění během vegetačního období, je označováno jako oscilace a týká se průběhu vývoje jedné generace. Porovnáváme-li meziroční změny, nebo více generací v rámci roku, vyjadřujeme se k fluktuaci. Kromě níže uvedených podmínek zasahujících do procesu rozmnožování je třeba zmínit, že oscilace a fluktuace je ovlivňována imigrací a emigrací brouků z místních populací do jiných a dochází zvláště v jarním období k promísení populací.

#### 3.2.1 Plodnost a proces rozmnožování

Rozmnožovací potenciál lýkožrouta smrkového je limitován některými vnitřními faktory (poměr pohlaví brouků v požerku – sexuální index, počet vykladených vajíček jednou samičí, konstituce, vnitrodruhová konkurence, počet generací, sesterská pokolení) a vnějšími vlivy (kvalita, kvantita potravy, mezidruhová konkurence, klimatické vlivy, teplota, mortalitní činitelé v jednotlivých vývojových stádiích - parazitoidy a predátoři, patogenní organismy). V souvislosti s kvalitou potravy nelze opomenout vitalitu dřeviny, její obranyschopnost, dispozici k napadení, práh úspěšného napadení, velikost dřeviny a hustotu obsazení kmene. Poměr líhnocích se brouků (1♂ : 1♀) se mění v závislosti na stupni obranného potenciálu hostitelské dřeviny a výši populační hustoty. V období latence jsou mateřští brouci v poměru 1♂ : 2–3♀♀, ale v průběhu gradace 1♂ : 1–2♀♀.

Množství vajíček vykladených jednou samičkou lýkožrouta smrkového je diferencované, alespoň dle údajů různých autorů: 60 vajíček (Fleischer 1875), 20–100 vajíček průměrně 60 ks (Escherich 1923, Pfeffer 1952). Podle Zumra (1995) dosahuje fertilita samičky lýkožrouta smrkového 25–83 vajíček. Zumr (1985a) upozorňuje na difference mezi polohou 400–700 m n. m., kde snůška převyšuje 60 vajíček a polohami nad 1000 m n. m., kde klesá průměrná snůška na 54 vajíček. Martinek (1956a, 1957, 1961) v souvislosti s přerováním a sesterským pokolením uvádí fertilitu 40–70 vajíček, která samice vyklade

opakovaně po 10–40 kusech. Zakládání sesterského pokolení, populační hustota a rychlejší opouštění místa žíru ovlivňuje sice délku matečné chodby a tedy počet vykladených vajíček v daném požerku, ale v úhrnu se plodnost od zmiňované plodnosti neodchyluje, neboť samice zakládá v případě nevykladení další požerek. Bombosch (1954) odvodil počet vajíček od jedné samice na ploše 1 m<sup>2</sup> kůry. V situaci, kdy bylo 150 matečných chodeb, dosáhla průměrná snůška 54 vajíček v chodbě, pro 250 chodeb na m<sup>2</sup> 41 vajíček a při hustotě 350 matečných chodeb na m<sup>2</sup> klesl průměr na 34 vajíček na chodbu.

Wermelinger (2004) připouští velikost snůšky až 80 vajíček na samici. Thalenhorst (1958) uvádí počet nakladených vajíček bez vlivu prostorové konkurence pro první matečnou chodbu v rozmezí 35–50 ks, po sesterském přerojení lze uvažovat až o 90 vajíčkách. Značně vysoké celkové množství vajíček dosahující hranice fyziologických možností (120 vajíček) nastává při zahrnutí prvního i druhého sesterského rojení uvádí Martinek (1956b, 1961). Přerojováním řeší samice lýkožrouta smrkového budoucí kompetici larev o lýko a dříve opouští matečnou chodbu a pokračují v kladení na jiném místě (Martinek 1961). Výstupem je zkrácená matečná chodba a nižší počet v ní vykladených vajíček (Thalenhorst 1958, Mills 1986, Anderbrant 1990). Těsný lineární vztah mezi délkou chodby a počtem kladených vajíček vyjádřil Anderbrant (1990) rovnicí  $y = 0,53x - 1,5$  ( $y$  = počet vajíček,  $x$  = délka matečné chodby).

Švihra (1973) zjistil na stromových lapácích při hustotě 150–200 závrtů.m<sup>-2</sup> průměrně 34 vajíček, při 201–250 závrtů.m<sup>-2</sup> - 36 vajíček, při 251–300 závrtů.m<sup>-2</sup> - 43 vajíček, při 301–350 závrtů.m<sup>-2</sup> - 49 vajíček a při 351–500 závrtů.m<sup>-2</sup> 55 vajíček. Produkci vajíček v závislosti na hustotě obsazení kmene se pokusil matematicky vyjádřit Thalenhorst (1958) vztahem  $y = b - a \cdot x$ , kde  $y$  je produkce potomstva každé samičky,  $b$  je zamýšlená produkce (35–50 vajíček),  $a$  je koeficient rušení (2,7– 3,1) a  $x$  je hustota matečných chodeb na 1 000 cm<sup>2</sup> (0,1 m<sup>2</sup>). Vzorec dle Thalenhorsta (1958) poskytuje nižší hodnoty než uvádí Bombosch (1954). Vztah mezi množstvím kladených vajíček a hustotou obsazení kmene aproximoval Mills (1986) logaritmickou funkcí  $y = a + b \cdot \ln(x + 1)$ , kde parametry  $a$ ,  $b$  představují počet vajíček ( $a$ ; 91,6 ks) a délku matečné chodby ( $b$ ; 21,26 cm) při absenci kompetičních vztahů,  $x$  počet matečných chodeb na 1000 cm<sup>2</sup> (0,1 m<sup>2</sup>). Stejně údaje Mills (1986) aproximoval rovněž multiplikatívním modelem pro kladení kůrovců navrženým Berrymanem (1974)  $y = a \cdot e^{b \cdot x^{0,5}}$ . Odhad průměrné plodnosti pomocí tohoto modelu byl velice blízký k logaritmickému vztahu, ale vypočtené hodnoty parametru měly menší rozptyl. Určitým omezením při použití teoretických modelů určených ke stanovení počtu kladených vajíček představuje skutečnost, že byly často konstruovány na údajích pocházejících z laboratorních pokusů (Mills 1986, Anderbrant 1990) nebo terénních pokusů s napadenými poleny (Martinek 1956b, 1961). Jiným problémem při predikci výše kladení lýkožrouta smrkového *I. typographus* je relativně malý počet měření užitý při konstrukci modelu. Bombosch (1954) provedl 252 měření, Martinek (1956b) založil pokus se 14 poleny a provedl 860 měření, Thalenhorst (1958) analyzoval nejméně 28 kmenů ve čtyřech sekcích a pro tvorbu modelu zahrnul i některé údaje jiných autorů, např. Bombosch (1954). Kalandra (1960) sledoval dva kmeny a odebral 26 vzorků kůry, syntéza poznatku Martínka (1961) vycházela ze 40 polen, Švihra (1973) založil pokus na 120 stromových lapácích, kdy z každého stromu odebral 6 vzorků, Mills (1986) vyhodnotil 488 měření z 23 sekcí pocházejících z 8 stromů, Anderbrant (1990) použil 48 vzorků kůry rovněž z 8 stromů. Na základě některých dat pocházejících z přirozených podmínek (např. Kalandra 1960, Švihra 1973) nebyly tyto vztahy kvantifikovány.

Matoušek et al. (2012) se soustředili na stanovení základních údajů o natalitě lýkožrouta smrkového *I. typographus* při různých hustotách obsazení stromových lapáku a vytvořit predikční model. Matouškem et al. (2012) zjištěný střední počet nakladených vajíček na matečnou chodbu (35) byl nižší než uvádí Pfeffer (1954) a pohybuje se ve spodní části rozpětí prezentovaný jinými autory (Thalenhorst 1958, Zumr 1995). Maximální střední

hodnoty nepřevyšují 80 vajíček, která stanovil Wermelinger (2004), avšak jednotlivé měřené snůšky tuto hranici v jednotlivých případech mohou překročit (Matoušek et al. 2012). Při slabším napadení kmene se nevytváří výraznější vztah mezi počtem požerků na m<sup>2</sup> a množstvím nakladených vajíček (Matoušek et al. 2012). Délka matečné chodby nebyla na hustotě závislá, což není v přímém rozporu se závěry jiných autorů. Pozitivní korelace stanovená Matouškem et al. (2012) mezi délkou matečné chodby a počtem nakladených vajíček nebyla tak těsná jako v případě Anderbranta (1990).

Vícenásobný lineární regresní model, zahrnující kromě délky matečné chodby i hustotu obsazení kmene, vykazuje na základě koeficientu determinace (R<sup>2</sup>) relativně nejlepší přesnost pro prognózu natality lýkožrouta smrkového (Matoušek et al. 2012).

Významná rozkolísanost počtu kladených vajíček při stejné hustotě vede k úvahám o výrazné roli kvality substrátu, zejména v případě stromových lapáku. Počet vajíček sice mírně klesá s denzitou požerků, ale celkově počet vyvíjejících se jedinců pod kůrou u více obsazených kmenů se zvyšuje (Matoušek et al. 2012).

Pravděpodobné množství potomstva v populaci lýkožrouta se zjišťuje pomocí tzv. teoretického rozmnožovacího koeficientu, který se stanoví jako násobek absolutního reprodukčního činitele a sexuálního indexu. V případě optimálních podmínek u lýkožrouta smrkového je sexuální index 0,75 (1♂ : 3♀♀) a průměrné plodnosti 83 vajíček od jedné samičky v 500 m n. m. dosahuje teoretický rozmnožovací koeficient 62. Při přemnožení je sexuální index 0,50 (1♂ : 1♀) a při stejné plodnosti je teoretický rozmnožovací koeficient 41 (Zumr 1995).

### 3.2.2 Sexuální index

Sexuálním indexem se stanoví jako poměr pohlaví (♀♀ : ♂♂) a vyjadřuje se vztahem  $i = (♀♀) / (♀♀ + ♂♂)$ , kde *i* je sexuální index. Za optimálního stavu populace a náletu na strom je poměr pohlaví při zakládání požerku (1♂ : 3♀♀) a z toho vypočtený sexuální index 0,75. Při přemnožení, kdy nastává výrazná vnitrodruhová konkurence a je vyrovnán poměr pohlaví 1♂ : 1♀ je sexuální index 0,50 (Zumr 1995). I když může být sexuální index vyrovnán, v průběhu roku mezi pokoleními se může odlišovat a rozhodně lze očekávat změny v průběhu let.

### 3.2.3 Počet generací ve vegetačním období

Počet pokolení během jednoho roku u lýkožrouta smrkového není fixní, ale závisí na stanovištních podmínkách ovlivněných mikroklimatem, případně orografickými poměry. Za příznivých podmínek v závislosti na nadmořské výšce může mít lýkožrout smrkový v průběhu roku dvě až tři generace, ale ve vyšších horských polohách vzniká jediné pokolení, výjimečně dvě jestliže vegetační období charakterizují vysoké teploty (Zumr 1995). V chlumních a podhorských oblastech je nejkratší doba vývoje jarní generace bez navazujícího úživného žíru 43–44 dní a při letním pokolení 30–32 dní (Pfeffer 1952). Jestliže je založeno v podzimu ještě třetí pokolení zimuje v různých vývojových stádiích.

### 3.2.4 Mezidruhová a vnitrodruhová konkurence

Lýkožrout obsazuje určitou část kmene a abundance závrtočných otvorů a navazujících založených požerků je řízena agregačním feromonem a při normální hustotě populace v porostu se nevytváří takové vnitrodruhové prostředí, aby byla překročena kapacita kmene. Budou převažovat tří a víceramenné požerky s dlouhými matečnými chodbami, kdy počet vajíček a budoucích larvových chodeb je na vnitřní straně mezi souběžnými matečnými chodbami omezen. Při vysoké úspěšnosti nalétání na smrk a vytváření pouze dvouramenných krátkých požerků a překročení kapacity může vzniknout dílčí konkurenční prostředí ve fázi vývoje larev. Feromony představují rozhodující pojistku k překročení kapacity prostředí.

K mezidruhové konkurenci vstupuje celá řada podkorních případně dřevokazných zástupců, jejich druhové spektrum je ovlivněno rychlostí odumírání, nebo typem poškození stromu. Zumr (1995) uvádí vliv nadmořské výšky na ústup lýkožrouta smrkového na úkor lýkožrouta menšího, ale šetření gradace např. v rezervaci Kněhyně (1245 m n. m.) ukázalo jednoznačné postavení lýkožrouta smrkového a zcela minoritní výskyt lýkožrouta menšího (Kula, Ząbecki 1999). Jakuš (1995), který nepovažuje nadmořskou výšku za významný faktor, uvádí z oblasti Polany (1200–1457 m n. m.) vysoké zastoupení lýkožrouta smrkového (70%) a pouze 4% napadení druhem *I. amitinus*. K souběžnému výskytu lýkožrouta smrkového a lýkožrouta menšího nedochází, konkurence těchto druhů se projevuje v rychlosti osídlení kmene v koruně, kde při vysoké hustotě *I. amitinus*, nevystoupí *I. typographus* ani do třetiny profilu koruny. Za běžný je možné považovat souběh lýkožrouta smrkového a lýkožrouta lesklého, který nachází prostor i mezi požerky lýkožrouta a nepředstavuje zásadní konkurenční druh. Konkurenčním postavením lýkožrouta lesklého se zabýval ve Vysokých Tatrách Pfeffer (1932).

Mezi konkurenčními druhy je třeba uvést na vývratech *Hylurgops palliatus*, kde dochází ke změně kvality lýka (Kula, Ząbecki 2006, 2007) nebo na smrcích stresovaných imisemi využívá kmenovou niku lýkožrouta smrkového *P. poligraphus*, *H. palliatus*. Na stojících zlomech nahrazuje lýkožrouta smrkového *P. poligraphus* a tesařík *I. fuscum* (Kula, Ząbecki 2004). Podobné složení je na bleskových stromech, kde ale kvalita lýka lýkožroutu smrkovému nevyhovuje (Kula, Ząbecki 1997b).

Z dřevokazných zástupců jsou konkurenčními tesaříkovití, jejichž larvy se vyvíjí v letním období v lýkové části (*Isarthron*, *Monochamus*) nebo krasci (*Anthaxia*). Zástupci soustředění do bělové části kmene (*Xyloterus lineatus* Ol., *Sirex* (L.), *Xeris* A.C.) nepředstavují konkurenční druhy pro podkorní faunu.

### 3.2.5 Kvalita a kvantita potravy

Kvalita potravy je vymezena shodně pro imaga při zralostním a regeneračním žíru a larvy především tloušťkou lýka, jeho vlhkostí a standardním chemickým složením. Nadbytek vody, zapaření, zakvašení jednak snižuje vlastní atraktivitu k nalétnutí a v případě založených požerek vykazují larvy vysokou mortalitu. Tyto kvalitativní změny vedou k vytváření odlišné synuzie, v níž je *Ips typographus* nahrazen druhy *P. poligraphus*, *H. palliatus*, *X. lineatus*.

Dostatek kvalitativně odpovídající potravy (oslabené porosty suchem, houbovými patogeny, vzniklé větrné a sněhové vývraty, dlouhé odlomy) soustředěné nejčastěji v souvislosti s kalamitními epizodami je významným spouštěcím faktorem k namnožení lýkožrouta smrkového. Jednotlivé vývraty, případně méně rozsáhlá poškození stromů představují disponibilní prostor pro zachování lýkožrouta smrkového. Stromy napadené václavkou jsou považovány za atraktivní (Zumr 1995), ale pravděpodobně s fyziologickými dopady na smrk se atraktivita mění a pokud lýkožrout má k dispozici stromy václavkou nenapadené preferuje je (Kula, Ząbecki 1998, 1999a, 1999b). Stres z oslunění a nadměrné transpirace přináší i náhlé odkrytí porostních stěn z důvodu odlesnění pro elektrovody, komunikace, sjezdovky, lanovky, nebo po pádu laviny). Rovněž porostní stěny narušené abiotickými činiteli, uvolněné prosvětlené porosty v imisních oblastech mají vyšší stupeň ohrožení, než porosty zapojené.

Jestliže chybí v porostech disponibilní hmota pro kůrovce napadá stromy zdravé. V důsledku rezistence a obrany prostřednictvím pryskyřice se opožďuje úspěšnost osídlení a vývoj se prodlužuje.

V případě, že pod kůrou se nachází podhoubí houby *Leptographium penicillatum* Grossm., larvy souběžně s lýkem konzumují i toto podhoubí, čímž se urychluje jejich vývoj (Pfeffer 1952).



### 3.2.6 Teplotní a vlhkostní vlivy

Lýkožrout smrkový je řazen do skupiny hmyzu, který má délku vývoje vysoce vázanou na teplotu a na její optimum reaguje zkrácením vývoje a zvýšením počtu pokolení (generací) během roku. Z tohoto hlediska lze separovat vliv teploty dle vývojových fází:

- Tvorba závrtového otvoru a snubní komůrky
- Embryogeneze vajíček a fáze jejich kladení
- Vývoj larev
- Období trvání kukly
- Fáze pohlavního dospívání imag nové generace

Limitujícím faktorem je teplota, která vymezuje celkovou délku vývoje lýkožrouta smrkového na dobu 6–10 týdnů. Kladení vajíček se uskutečňuje u lýkožrouta smrkového při teplotě 12–33 °C (optimum 29 °C). Podle nelineárního Logan/Lactinova modelu je minimální teplota pro vývoj vajíčka 7,9 °C, larev 8,7 °C, kukel 1,6 °C a celkový preimaginální vývoj 5,8 °C (Wermelinger, Seifert 1999). Při teplotním rozpětí 15–29 °C se urychluje vývoj s teplotou (embryonální vývoj 3–12 dní, vývoj larev 11–30 dní, stádium kukly trvá 2–11 dní). Prahová teplota pro vývoj, příjem potravy a pohybovou aktivitu se dle různých autorů odlišuje. Vývojový práh pro lýkožrouta smrkového stanovil Hennigs (1907) na 12 °C, Schimitschek (1931) na 10 °C a Annila (1969) na 5 °C. Willmann (1951) stanovil prahovou teplotu pro vajíčka 8 °C, larvy 7,8 °C a kuklu 7 °C. Annila (1969) vymezil rozdíl mezi chladově aklimatizovanými a neaklimatizovanými jedinci, přičemž u dostatečně chladově adaptovanými lýkožrouty stanovil pohybovou aktivitu v rozmezí 0–5 °C a při teplotě 5 °C pozoroval příjem potravy u brouků. Doležal et al. (2014) potvrdili vlastním šetřením závěry Wermelinger, Seiferta (1999). V laboratorních podmínkách při teplotě 10 °C a na osluněném místě v terénu byl dokončen vývoj všech pre-imaginárních jedinců. Nízké teploty nezabránilo vývoji nedospělých stádií v průběhu prosince a ledna, kdy se líhla imaga. V praxi se tento fakt projeví odchylem do lapačů ještě ne zcela vybarvených brouků. Kromě vlastního úživného žíru, který je s tmavnutím kutikuly nejčastěji spojován (Schopf 1985, 1989) může vyvolat tmavnutí kutikuly chemický proces, jehož průběh je závislý na teplotě (McNee et al. 2000, Andersen 2010). Zjištěný vývoj larev a kukel (Doležal et al. 2014) odpovídá údajům Annily (1969), který potvrzuje vývoj lýkožrouta smrkového i za nízkých teplot.

Spodní hranice délky vývoje je dosažena při působení optimální teploty 29 °C a nejdelší při chladném průběhu počasí v blízkosti spodní hranice aktivního pohybu jedinců (14 °C). Podle Henningse (1907, 1908) je třeba připojit k teplotě i relativní vzdušnou vlhkost. Při teplotě 24 °C a relativní vzdušné vlhkosti 55 % a 96 % je stádium vajíčka 5,5/6,5 dne, ale při teplotě 14 °C se prodlužuje na 16/18 dní. U larvy se projevuje výraznější rozdíl v délce vývoje, neboť při teplotě 24 °C a vlhkosti 55/96 % byl vývoj 5,7 a 7,0 dne, zatímco při chladu 14 °C a vlhkosti 55/96 % se larva vyvíjela 40,5/50,0 dní. U kukly vlhkost není zásadním diferenciacním faktorem (24 °C; vlhkost 55 a 96 % 5,5 a 6 dní; 14 °C a uvedené vlhkosti 16,5 a 17 dní). Podobně se jeví i období mladých brouků nové generace (9,5/12,5 dne a 27/28 dne). Obecně platí, že při nižších teplotách není faktor teploty tak významný.

Prolongace vývoje nastává tím, že vylíhlí brouci v důsledku ochlazení upadají do zimní strnulosti (quiescence) a nedokončí na podzim zralostní žír (Zumr 1995). Výše uvedené údaje ale dokazují, že za mírné zimy mohou larvy dokončit vývoj, imaga se mohou líhnout z kukel a mladí brouci dokončí zralostní žír a v jarním období i přes nevyrovnanost stádií vstupujících k zimování jsou na jaře připraveni k rojení brouci, přičemž úspěšnost přezimování a dokončení vývoje vykazuje až 60 % stádií lýkožrouta smrkového (Doležal et al. 2014).

Ve vyšších polohách je zpravidla jediné pokolení během roku a za nepříznivých podmínek přezimuje larva, za příznivého mikroklimatu dospělý jedinec, který prošel

zralostním žírem, ale není vyloučené zimování kukly nebo mladých brouků bez znalostního žíru. Všeobecně převažuje zimování brouků ve vyšších polohách (Führer, Chen 1979, Schopf 1989, Doležal 2000). Zimující lýkožrouti jsou kromě teploty ovlivňováni délkou světelné fáze dne, která je významná z hlediska dalšího vývoje a to i v zimním období, kdy povrch kůry ležících stromů je zakryt silnou vrstvou sněhu (Führer, Chen 1979). S úspěšností zimování souvisí bod podchlazení, při kterém začíná v roztoku samovolný růst ledových krystalů. Úroveň bodu podchlazení je cíleně jednotlivými druhy hmyzu snižována. Běžným způsobem je odstranění nukleátorů ledu (=hrubých částic potravy v zažívacím traktu), případně akumulací látek s kryoprotektivním účinkem (glycerol), který jako metabolit glykogenu v důsledku zpomalení metabolismu během diapauzy lýkožrouta smrkového není dále zpracováván (Annala 1969). Lýkožrout smrkový je disponibilní v zimním období přežít podchlazení pod  $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Hansen et al. 1982, Schopf 1985, Košťál et al. 2011). U lýkožrouta smrkového je možná i strategie vyhýbání se zmrznutí (Doležal, Sehnal 2007) tím, že brouci zimují v malých komůrkách v kůře, kde je omezená vlhkost a snižující se riziko zvýšené mortality vlivem houbových patogenů.

V nižších nadmořských výškách jsou vyšší teploty a urychluje se vývoj a lýkožrout smrkový zde má dvě, ale i tři generace. Zimovat zde mohou kromě vajíčka všechna vývojová stádia a mikroklimatické podmínky mohou na téže kmenu diferencovat stupeň vývoje. Např. na ležícím vývratu na svrchní straně zimují vylíhlí brouci na spodní straně larvy lýkožrouta smrkového (Zumr 1995).

Orografické poměry mohou měnit vhodnost lokality pro vývoj lýkožrouta smrkového, neboť při shodné teplotě se vývoj diferencuje mezi J, JV a S, SZ expozicí, rovněž na úpatí svahů v údolí se opožděje vývoj proti výše položeným místům ve svahu nad údolím (Zumr 1995).

V lesních vegetačních stupních se zastoupení lýkožrouta mění podle Zumra (1983a) v souvislosti s rostoucí nadmořskou výškou a zastoupením dřevin. V *Querceto-Fagetum* byl odchyt 1850–18500 ks, v *Abieto-Fagetum* 1203–77840 ks, v *Piceo-Abietum* 850–13000 ks a v *Abieto-Piceetum* 36–3250 ks.

Vlhkost a teplota ovlivňují vývoj vajíček a larev, ke zvyšující se teplotě je nezbytný přiměřený nárůst i vlhkosti, přičemž nadměrná vlhkost není příznivým faktorem, zvláště zatéká-li do pozerku a nebo se jedná o zimování, kdy při teplotách nad nulou se rozvíjí plísňe a hubí všechna zimující stádia (Zumr 1995).

Mart et al. (1986) potvrdil předpoklad, že s délkou larvální chodby se zvyšuje hmotnost kukly a vitalita budoucího imaga a vysoká hustota populace ve stádiu larvy může působit negativně na její budoucí konstituci.

### 3.3 Mortalitní faktory

Prvotním nebezpečím je pro samce hlodání závrtového otvoru, kdy dochází k zalití pryskyřicí, zvláště jsou-li osidlovány stromy zdravé s dostatečným tokem pryskyřice a příznivou viskozitou. V této fázi hyne polovina až dvě třetiny samců a tím dochází k upravení poměru, který při líhnutí je vyrovnaný (1 : 1).

Smrk se brání vnikajícímu samci zvýšenou produkcí pryskyřice a podle Schwerdtfegera (1948) reakce stromu závisí na počtu závrtů. Při umělém navýšení závrtů ze 2 na 250 poklesla produkce v jedno závrtu 25krát, ale celková produkce na strom se zvýšila z 870 na 4250 mg na celý strom. Při 50 závrtech na strom byla úroveň produkované pryskyřice nejvyšší 6650 mg.

#### 3.3.1 Přirození nepřátelé imag

Z dravého hmyzu atakuje dospělce pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius* (L.)). Z parazitického hmyzu je možné uvést kovověnku *Tomicobia seitneri* Ruschka, jejíž samička ukládá vajíčko pod krovky imag v zadečkové části a vylíhlá larva

usmrtí v průběhu 10 dní imago lýkožrouta. Bouček et al. (1953) další parazitoidy, které uvádí, nepovažují za významné. Roztoči patří k hojně zastoupeným zástupcům nacházejícím se na těle kůrovců (např. *Uropoda polysticta* Vitzth.).

Kielczewski et al. (1983) podchytili 21 druhů uropodních roztočů v požercích 45 druhů kůrovců. U *Ips typographus* bylo popsáno deset druhů uropodních roztočů (Kaczmarek, Michalski 1994) z požerků nikoliv z jeho těla. Metoda přímého sběru roztočů z dospělců lýkožrouta smrkového zachycených ve feromonových lapačích zdokumentovala pouze tři druhy uropodních roztočů (*Trichouropoda polytricha* (Vitzth.), *Uroobovella vinicolora* (Vitzth.), *Uroobovella ipidis* (Vitzth.) (Moser, Bogenschütz 1984, Moser et al. 1989a, Moser et al. 1989b, Kaczmarek, Michalski 1994). Krchiak (2009) potvrdil u *I. typographus* uvedené roztoče nejčastěji *T. polytricha* a *U. vinicolora*.

Kůrovci mají roztoče přichycené na různých částech svého těla, u *I. typographus* se z 95 % nachází na krovkách a hrudi. Byla potvrzena nejen druhová vazba kůrovec × roztoč, ale i specifikace místa na těle (Moser et al. 1989b).

Zimující imaga lýkožrouta smrkového v hrabance napadají cizopasně hlístice: *Diplogaster bütschli* Fuchs., *Parasitophelenchus typographi* Fuchs., *Tylenchus contortu typographi* Fuchs., *T. dospat* var. *typographi* Fuchs., *T. macrogaster* Fuchs. a *T. major* Fuchs., které je neusmrtí, ale oslabí (Zumr 1995).

### 3.3.2 Úmrtnost vajíček

Vykladená vajíčka jsou ohrožena entomofágy, např. larvami pestrokrovečníka mravenčího, imagy drabčika *Placusa tachyporoides* Walt., *Nudobius lentus* Grav., kořenožrouta *Rhizophagus depressus* (F.), *Pityophagus ferrugineus* (L.), *Eपुरaea depressa* Gyll., *E. pygmea* (Fleischer 1975, Zumr 1983a).

### 3.3.3 Mortalita larev

Spektrum činitelů působící úhyn larev lýkožrouta smrkového je poměrně široké a kromě entomofágů zahrnuje ptáky, houbové patogeny, plísňe a roztoče.

Z predatorského hmyzu dominantní postavení mají larvy pestrokrovečníka mravenčího, larvy dlouhošíjky *Raphidia notata* (F.), *Rh. flavipes* Stein. Souběžně v chodbách larev nalézáme drabčíky (*Quedius laevigatus* Gyll., *Placusa tachyporoides* Walt., mršníci (*Plegaderus*), kořenožrouti (*Rhizophagus* sp.) (Fleischer 1975, Zumr 1983c).

Datlovití ptáci představují účinnou složku odporu prostředí a vyklouvávají z podkury larvy, kukly i imaga.

Mezi parazitoidy jsou zastoupeny chalcidky, lumci i lumčici, některé druhy dvoukřídlých a lokálně může parazitace dosáhnout vysoké úrovně. Mezi nejvýznamnější lze zařadit ektoparaziticky působícího lumčíka dutohlava (*Coeloides bostrichorum* Gir.), jehož larva žije vně na larvě lýkožrouta a kuklí se v bělostném kokónu, který je v požercích uložen na konci larvových chodeb a je nápadný. Lokálně se může přemnožit a potom je třeba takové „kůrovcové“ stromy neasanovat a nechat parazitoidy vylétnout. Takové rozhodnutí musí vycházet z detailního šetření výše parazitace, neboť k líhnutí dochází až po termínech stanovených k asanaci kůrovcových stromů. Stromy s výjimečně napadenými larvami lýkožrouta smrkového lumčíkem je možné převážet do kůrovcových ohnisek jako formu biologického boje.

Z chalcidek mezi vnější parazitoidy se řadí kovověna *Pachyceras xylophagorum* Rtzb., *Rhopalicus tutela* Walk., *Tomicobia seitneri* (Ruschka), *Eurytoma morio* Boh., *Mesopolobus typographi* (Ruschka) (Giric 1975).

Z dvoukřídlých se vyskytuje hnilomilka (*Lonchaea* sp.) a rýholeskllice (*Medetera* sp.) na larvách lýkožrouta.

Mezi patogenní organismy larev lýkožrouta smrkového se řadí i plísně a houby (*Beauveria densa*, *B. globulifera*, *B. bassiana*, k jejichž rozvoji přispívá zvýšená vlhkost v podzimním a zimním období, kdy pod zamokřenou kůrou jsou zničeny larvy ale i imaga. U larev lze zaznamenat výskyt roztočů (*Parasitiformes* sp.), červů (hlístkové *Tylenchus* sp.) a prvoků (*Gregarina* sp., *Haplosporidia* sp.).

### 3.3.4 Úhyn kukel

Eliminace kukel souvisí s aktivitami datlovitých ptáků, souběžně působí entomofágové a v zimním období zvyšují mortalitu plísně druhu *Beauveria densa*, *B. globulifera*. Významné ztráty u kukel vyvolá nízká teplota pod - 20 °C v zimním období. Celkové ztráty uvádí Zumr (1995) po analýze požerků v jarním období jako vysoké, neboť stanovil živých 2,4 % kukel, 6,2 % mladých brouků. Současně konstatuje nižší mortalitu přirozených nepřátel lýkožrouta smrkového.

Thalenhorst (1958) popisuje mortalitu lýkožrouta smrkového v různých vývojových fázích a podmínkách. Vysokou mortalitu prokázal u vajíček (78–93 %), ale vliv parazitoidů hodnotí jako zanedbatelný (2 %) a to v období latence i gradace, přičemž mimořádný význam přiznává predátorům podílejícím se na 25% mortalitě. Karpiňski (1935) kvantifikoval úhrnnou mortalitu během vývoje na 96,3–98,8 %, přičemž rozhodující dopad měli ptáci (25–33 %). Při počtu 30–40 tis. larev na stromě dosáhla mortalita 50–75 % (Niedermeyer 1987a).

### 3.3.5 Charakteristika predátorů a parazitoidů lýkožrouta smrkového

Pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius* L.)



Obr. 13: Pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius* L.)

Brouk z břišní strany rumělkově červený, hlava černá, štít svrchu převážně červený, černé krovky s bělavými skvrnami a červenými rameny, končetiny tmavé. Vyznačuje se celoročním výskytem a aktivním vyhledáváním imag kůrovců. Vajíčka ukládá do chodeb kůrovců a vylíhlé růžově červené larvy vyhledávají larvy a kukly kůrovců. Řadí se k mimořádně významným predátorům (obr. 13).

Lumčík dutohlav (*Coeloides bostrichorum* Gir.)

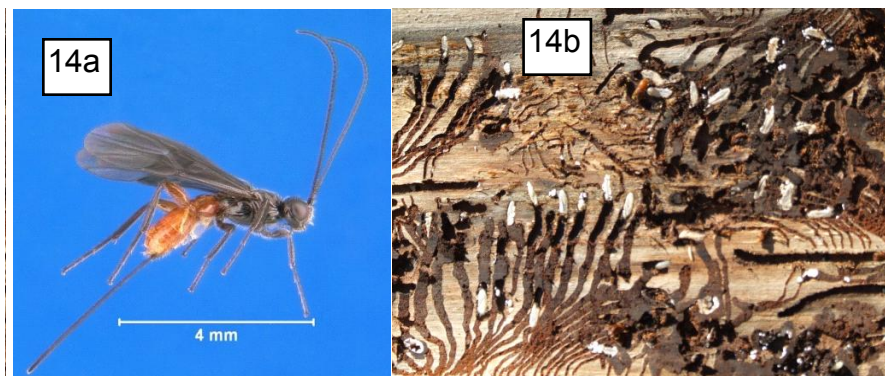
Obecně se vyskytující ektoparazit larev

lýkožrouta se dvěmi generacemi v teplejších lokalitách (Jamnický 1953). Jeho zastoupení bylo

potvrzeno z poloh 350–900 m n. m., což ovlivňuje počet generací (Bouček et al. 1953). Napadá larvy kůrovce a vyskytuje se hromadně a v konci larvových chodeb jsou vytvářeny nápadné bílé kokony, často zasáhne parazitace celý požerek (obr. 14a, b).

Je uváděn jako nejvýznamnější (Fora et al. 2012). Kula (1986) jej uvádí z gradačního ohniska (Chuchelná, ČR) jako dominantní druh u lýkožrouta smrkového (61,2 %). Preferuje stojící stromy před lapáky a vývraty. Balazy, Michalski (1962) uvádí 50–95% stupeň úhynu larev a Giric (1975)

z Ukrajiny vykazuje 80–90% parazitaci. Kula (1986) i Giric (1975) vymezili jeho nejvyšší zastoupení ve střední části kmene. Samička může klást i v bazální části kmene přes silnou borku (3–5



Obr. 14: a) Lumčík dutohlav (*Coeloides bostrichorum* Gir.); b) Kukly lumčíka dutohlava v larvových chodbách lýkožrouta smrkového

mm) do larev (Jamnický 1953, Bouček et al. 1953).

*Dendrosoter middendorffii* Ratz.

Vzácněji se vyskytující lumčík na stromech, kde je *C. bostrichorum* (Jamnický 1953). Rovnoměrně zastoupený v profilu kmene (Kula 1986) bez specifické profilace (Bouček et al. 1953). Samice klade vajíčko přes kůru o síle 3–5 mm, ale i 7–8 mm (Giric 1975). Líhne se více samců než samic v obou generacích (Kula 1986). V rámci rodu *Dendrosoter* je nejběžnější (Sitowski 1930).

*Rhopalophorus clavicornis* Wesm.

Lumčík vyskytující se vzácně (Bouček et al. 1953) nebo méně často (Čapek 1958) u larev lýkožrouta, ale Bombosch (1954) zaznamenal jeho parazitaci na dospělých lýkožrouta. Vychován z požerků v celém profilu kmene, častější na lapácích než stojících stromech, samice převládají nad samci v obou generacích (Kula 1986).

*Cosmophorus klugii* Ratz.

Jedná se endoparazita u imag lýkožrouta, vzácně se vyskytujícího (Jamnický 1953). Zachytili jsme více samic, zastoupen byl v celém profilu kmene bez specifického soustředění (Kula 1986).

Chalcidka *Rhopalicus tutela* Walk.

Významný druh mezi chalcidkami parazitujícími u lýkožrouta smrkového na vytěženém dřevě (Jamnický 1953). Preferuje stromy s kůrou 1–3 mm silnou rostoucí v porostu (Giric 1975). Zimující populace má početnější samičky, zatímco v první generaci se objevilo více samečků (Kula 1986).

*Tomicobia seitneri* Rusch.

Chalcidka se nacházela na stromech stojících v obou generacích, ale i na lapáních jarní serie (Kula 1986), ale Jamnický (1953) ji spojuje především s vysokou parazitací ve druhé generaci lýkožrouta (80–90 %). V souladu s údaji Giric (1975), Kula (1986) byla výrazněji zastoupena ve spodní části kmene. Thalenhorst (1949) uvádí 20% a Seitner (1924) 40–70% parazitaci touto chalcidkou u lýkožrouta smrkového. Grečkin (1949) pozoroval 49–55% parazitaci u druhé generace lýkožrouta, zatímco Giric (1975) připouští pouze 14,5% podíl na mortalitě.

Blesknatka *Rhopalicus suspensus* Rtzb.

Drobná, žlutohnědě zbarvená chalcidka, který klade vajíčka přes hladkou kůru do míst žíru larev. Larvy působí jako ektoparazitě a kuklí se v chodbě larvy kůrovce.

Mravenci

Mravenci se řadí k náhodným predátorům imág, jestliže se v období rojení nachází ve fázi tvorby závrtočných otvorů (obr. 15).

Patogeni lýkožrouta smrkového

Lýkožrouti rodu *Ips*, kteří patří mezi významné škůdce jehličnatých porostů v Evropě (Pfeffer, Knížek 1995, CABI/EPPO 1997, Grodzki 1997, Grodzki 2003, OEPP/EPPO 2005,



Obr. 15: Mravenci lovící imaga lýkožrouta smrkového na kmenech stromů

Mazur et al. 2006, Wermelinger et al. 2008), mohou napadat i několik hostitelských druhů dřevin. To pravděpodobně vysvětluje, proč někteří patogeni mají více hostitelů a obecně se druhové spektrum nemocí u lýkožroutů překrývá. Hromadinka *Gregarina typographi* (Fuchs) je potvrzena u šesti druhů rodu *Ips* (Takov et al. 2007, Yaman 2007, Holuša et al. 2009, Kereselidze et al. 2010, Takov et al. 2010), nejběžnější mikrosporidie *Chytridiopsis typographi* (Weiser) u pěti druhů (Wegensteiner 2004, Wegensteiner, Weiser 2004, Holuša et al.



2009, Wegensteiner et al. 2010).

Aktuálně je zaznamenáno 20 druhů patogenních organismů (bez hlístic a entomopatogenních hub) u podčeledi Scolytinae, z nichž je deset popsáno u lýkožrouta smrkového (Wegensteiner 2004, Takov et al. 2010). U většiny patogenů existují ojedinělé informace o vlivu na jedince či populace (vitalitu, plodnost, letové schopnosti, hibernaci atd.), přičemž poznatků pochází převážně z laboratorních podmínek.

Lukášová, Holuša (2012) navázali na práci Weisera (2002) a Wegensteiner (2004) a shrnuly poznatky o patogenech a hlísticích parazitujících v lýkožroutech rodu *Ips*.

**Viry**

Virová onemocnění se vyznačují selektivitou a i když jsou vhodným nástrojem biologického boje s housenkami motýlů, v boji s lýkožroutem smrkovým se nejeví efektivní vzhledem k náročné izolaci a komplikacím při výrobě. Jejich působením dochází k rozpadu tkáně v kalnou tekutinu mléčného zabarvení, které působí bílkovinné polyedry v tukovém tělese hynoucího jedince (Weiser 1966).

Entomopoxvirus u lýkožrouta smrkového se objevuje výhradně ve střevě dospělců, kde se vytváří bílkovinné světlolomné, čočkovité inkluze obsahující větší množství sendvičovitých virových částic, které postupně vyplňují střevní epitel a uvolňují se s výkaly, v případě perforace střeva hostitel hyne, jiné orgány nenapadá (Weiser, Wegensteiner 1994, Wegensteiner, Weiser 1995, Weiser et al. 2000, Burjanadze, Goginashvili 2009, Yaman, Baki 2011, Wegensteiner 2004). V České republice byl virus zaznamenán na Šumavě (Weiser et al. 2000, Weiser 2002). Infekce natává při úživném žíru z infikovaného trusu.

**Prvoci (Protozoa)**

Mezi patogeny lesních škůdců se objevují prvoci (měňavky, hromadinky a kokcidie) (Weiser 1966). Jejich aplikace v biologickém boji proti škůdcům je omezená, protože jsou spíše komenzálními organismy (gregariny), nebo napadají tukové těleso a velice špatně se šíří (neogregariny). Kokcidie se u kůrovců nevyskytují.

**Měňavky (Rhizopoda)**

V Malphigických trubicích a střevě hmyzu se usazují měňavky rodu *Malamoeba*. U kůrovců se jedná o druh *Malamoeba scolyti* (Rhizopoda, Amoebidae) potvrzený byl ve střevě *I. typographus* (Wegensteiner 1994, Wegensteiner et al. 1996, Händel et al. 2001) a *I. acuminatus* (Zitterer 2002). Patogen se vyznačuje velkými vejčitými cystami odcházejí přes zadní střevo s trusem. Při namnožení může vyvolat ucpání Malpighických trubic a narušení vyměšování odpadních látek z těla (Weiser 2002). Experimentální infekce vyvolala zkrácení délky života brouků na polovinu (Kirchhoff, Führer 1990).

**Hromadinky (Apicomplexa)**

Hromadinky jsou obligátní paraziti bezobratlých (Théodoridés 1984). Eugregarina *Gregarina typographi* (Fuchs) byla zachycena ve střední části střeva u dospělců podčeledi Scolytinae (Takov et al. 2007, Yaman 2007, Holuša et al. 2009, Kereselidze et al. 2010, Takov et al. 2010). Gregariny mají přímý vývojový cyklus bez mezihostitele nebo vektoru přenosu (Clopton, Gold 1996). Kůrovci se infikují požitím oocyst v nakaženém trusu, zbytcích těla uhynulých jedinců a kanibalismem při tvorbě požerku nebo při zralostním žíru. U oocyst dochází k vývoji v trávicí soustavě na střevním epitelu (Tronchin, Schrével 1977), který je zakončen vznikem reproduktivní gametocysty, která opouští tělo hostitele spolu s trusem (Clopton, Gold 1996, Omoto et al. 2004, Toso, Omoto 2007). *G. typographi* není výraznějším virulentním patogenem (Yaman 2007, Wegensteiner et al. 2010). Obecně gregariny zřejmě způsobují mechanická a fyziologická poškození střevního epitelu, ovlivňují vylučování metabolitů a toxinů. Vývoj trofozoitů poškozuje buňky ve střevním epitelu a poskytuje tak vstupní bránu do tělní dutiny pro další patogeny (Lipa 1967). V případě vysokého počtu trofozoitů může jedinec uhynout na ucpání střeva (Ceryngier, Hodek 1996).

**Houby (Fungi)**



Řada houbových onemocnění je spíše sekundárním činitelem objevujícím se až po úhynu imag způsobeným jinými faktory (poškození nebo přehřátí).

Mezi hlavní houbové patogeny škůdců patří především *Beauveria bassiana* (Bals.) a *Beauveria brongniartii* (Sac.) pokrývající tělo hostitelů hustým bílým povlakem mycelií a konidii („bílé muskardiny“). *B. bassiana* je popsána jako patogen vyskytující se u více než 100 druhů hmyzu (Hajek, St. Leger 1994). Tato houba je perspektivním nástrojem pro biologickou kontrolu významných hospodářských škůdců. Představuje náhradu za běžně užívané chemické pesticidy (Roberts, Hajek 1992). Hojnější je v lesních biotopech, zatímco entomopatogenní houba *Metarhizium anisopliae* (Metch.) se vyskytuje více v zemědělských biotopech (Vanninen 1996, Bidochka et al. 2002).

Biopreparát Boverol obsahoval prášek s konidii entomopatogenní houby *B. bassiana*. Preparát byl původně určen proti mandelince bramborové, ale je účinný i proti dalším listožravým škůdcům (housenice pilatek, housenky obalečů, chrousti) a larvám v půdě (klikoroh, lalokonosci, ponravy) (Weiser 1966). Využívání biopreparátů na bázi *B. bassiana* proti *I. typographus* je rozšířeno v Německu, Švýcarsku a Rakousku. Na experimentální úrovni je tato houba zkoušena i v dalších zemích. Nejčastěji je *B. bassiana* aplikována formou vodních suspenzí spor na povrch napadených stromů nebo stromových lapáků.

U brouků získaných na Šumavě z feromonových lapačů je nejběžnější entomogenní houbou *Verticillium lecanii* (Zimm.) Viegas, zatímco u brouků na stromech (*P. abies*) je nejběžnější *B. bassiana* (Landa et al. 2001). Výsledky laboratorních studií dokazují, že v porovnání s většinou ostatních druhů entomopatogenních hub vykazuje *B. bassiana* po aplikaci na dospělé *I. typographus* nejvyšší virulenci (Wegensteiner 1996, Kreutz et al. 2004).

Příkladem praktického využívání tohoto jevu je i unikátní forma aplikace *B. bassiana*, při které je práškový koncentrát konidii patogena aplikován přímo do sběrné části feromonového lapače, který je upraven tak, aby byla zachována jeho atraktantní funkce, nicméně dospělci kůrovce nejsou natrvalo odchyceni sběrnou částí lapače. Cílem této aplikace bylo kontaminovat povrch těla dospělců vysokou dávkou spor a podpořit šíření nákazy v lokální populaci infikovaným jedincem před jeho uhynutím. I když byla prokázána účelovost této metody zejména v situacích, kdy aplikace je zaměřena na dlouhodobější potlačování populací škůdce (Landa et al. 2007), ani po pěti letech nebyla doložena praktická efektivita. Mezi další houbové entomopatogeny řadíme např. příležitostný patogen v hemolymfě a střevním epitelu kůrovců: kvasinka *Metschnikowia typographi* (Ascomycota: Metschnikowiaceae) (Weiser et al. 2003, Unal et al. 2009).

Mikrosporidie (Zygomycetes: Microsporidia)

Tato skupina striktně intracelulárních parazitů byla dříve řazena k prvokům, dnes se považují za primitivní houby (Corradi, Keeling 2009, Redhead et al. 2009). Mikrosporidie jsou nejčastěji se vyskytující patogeny lesních i zemědělských hmyzích škůdců, vyvíjejí se ve všech tkáních a vývojových stádiích hostitele. K infekci dochází nejčastěji pozřením nakažené potravy (Holuša, Weiser 2005). Mikrosporidie mají uniformní životní cyklus (Cali, Takvorian 1999). Zralá spóra klíčí a vstřikuje svůj obsah ve formě malé buňky do cytoplasmu hostitelské buňky. Pouze spora, která je výsledkem vnitřní diferenciací (Vávra, Larson 1999), se objevuje volně a umožňuje šíření patogenu.

U kůrovců je známo několik druhů mikrosporidií, které napadají epitel středního střeva, dostávají se do vaječníků a jsou předávány larvám (Weiser et al. 1998, Weiser 2002, Wegensteiner 2004). U larev se výskyt onemocnění a mortalita neprojevuje. Hodnoty infekční hladiny nad 30 % u viru a mikrosporidií považuje bez hlubšího studia Weiser (2002) za příznak nastupujícího zániku ohniska přemnožení brouků pomocí přirozené regulace populace.

*Unikaryon montanum* (Weiser, Wegensteiner, Žižka 1998) je nalézán v tukové tkáni, Malphigických trubicích a vaječnicích lýkožrouta smrkového (Wegensteiner, Weiser 2004). *Nosema typographi* (Weiser) je lokalizován v tukové tkáni, ováriích a Malphigických trubicích. Promoření v populacích *I. typographus* je běžně velmi nízké (2 % i méně) (Wegensteiner, Weiser 1996b, Händel et al. 2003).

Nejběžnější mikrosporidie *Chytridiopsis typographi* (původně *Haplosporidium typographi*) (Weiser) se vyznačuje tvorbou velmi odolných silnostěnných cyst s kulovitými sporami, které jsou infekční agens (Wegensteiner 2004, Takov et al. 2010, 2011, Tonka et al. 2010, Wegensteiner et al. 2010, Michalková et al. 2011). *Ch. typographi* vytváří vředovitá ohniska, kde dochází k porušení střeva. Vyznačuje se dvěma typy spor: tenkostěnnými – šířící infekci uvnitř hostitele a silnostěnnými, které jsou vylučovány s trusem a zůstávají infekční po dobu několika měsíců ve vnějším prostředí a slouží k infekci dalších jedinců. Kromě toho má *Ch. typographi* rané vývojové stádium s vícejadernými mateřskými buňkami (Tonka et al. 2010). Obecně je *Ch. typographi* nespecifický patogen napadající pouze epitel střeva řady zástupců podčeledi Scolytinae (Wegensteiner 2004). Infekční hladina tohoto patogenu je omezena v řádu desítek procent (Wegensteiner 2004, Wegensteiner, Weiser 2004, Holuša et al. 2009, Wegensteiner et al. 2010).

Mikrosporidie samotné vytvářejí chronická onemocnění, jejich namnožení je možné v laboratorních chovech, ale přípravek na bázi mikrosporidií proti kůrovcům není k dispozici jako insekticid (Wegensteiner 2004). Hlavním důvodem je obtížná masová kultivace s nutností namnožení v živých hostitelích, které je obtížně praktikovatelné vzhledem ke kryptickému způsobu života lýkožroutů rodu *Ips* a jejich izolovanému vývinu jednotlivých stadií v prostoru.

Hlístice (Nematoda)

Entomopatogenní hlístice (Nematoda) jsou letální endoparazité hmyzu (Gaugler, Kaya 1990; Gaugler 2002). Jsou běžně užívány v biologickém boji proti hmyzu žijícímu kryptickým způsobem života (Ramos-Rodríguez et al. 2006), nejběžněji ve vlhkém a v půdním prostředí (Kaya, Gaugler 1993). Jejich výhodou je nízká patogenita pro obratlovce (Kaya, Gaugler 1993; Bathon 1996).

Do tělní dutiny hostitelů se hlístice dostávají tělními otvory (stigmata, ústní otvor – rod *Heterorhabditis*). Po vniknutí do hostitele vypouštějí pomocí symbiotických bakterií rodů *Xenorhabdus* a *Photorhabdus* (Forst et al. 1997) endotoxiny, kterými svého hostitele zabíjí. Po usmrcení hostitele slouží jeho tělo dále spolu s bakteriemi jako živná půda pro vývoj hlístic.

Hlístice jsou testovány jako efektivní proti široké škále hmyzu v různých prostředích proti škůdcům, ale nepatří k běžným patogenům kůrovců, ikdyž je mohou úspěšně infikovat (Poinar, Deschamps 1981).

Hlístice využívají kůrovce k přesunu na nová stanoviště (forézie) nebo je potřebují k dokončení svého vývojového cyklu (parazitace). Mezi hlístice s vazbou ke kůrovcům řadíme především zástupce řádů Tylenchida a Rhabditida. Většina hlístic asociovaných s lýkožroutem smrkovým brouky negativně neovlivňuje, přesto existují i některé parazitické druhy (Rühm 1956). Ty jsou lokalizovány v těle brouků buď volně v hemolymfě: rody *Contortylenchus* a *Parasitylenchus*, nebo v Malphigických trubicích: rod *Cryptaphelenchus*, či ve střevě: rody *Aphelenchoides* a *Parasitorhabditis* (Rühm). Průměrná nákaza kůrovců střevními hlísticemi se pohybuje kolem 50 % (Wegensteiner, Weiser 1996b; Burjanadze, Goginashvili 2009; Kereselidze et al. 2010). Podle některých studií zabíjejí parazitické hlístice své hostitele ucpaním střeva a jeho perforací nebo redukcí jejich životnosti a plodnosti (Lieutier 1980; Kaya 1984), např. zmenšením oocytů napadených samic lýkožroutů (Thong, Webster 1975). Vliv přítomnosti běžných druhů endoparazitických hlístic *I. typographus* na letovou aktivitu nebyl prokázán (Forsse 1987).

Foretické druhy hlístic (např. rody *Diplogasteroides*, *Ditylenchus* a *Ektaphelenchus*) se nacházejí hlavně pod krovkami brouků, na křídlech či v prostorech mezi tělními články (Rühm 1956) a prozatím nebyl prokázán žádný vliv na brouky.

Jedním z hlavních faktorů ovlivňujících populace kůrovců je lesnický management. Při absenci lesnického managementu a náhodné distribuci stresovaných stromů dochází ke shromáždění brouků a ke vzniku ohnisek vysokých populačních hustot brouků a intenzivního předávání patogenů (Holuša et al. 2009). Při vysoké abundanci lýkožroutů nemají nedospělí brouci dostatek prostoru pro zralostní žír a pronikají do dalších požerků a larválních chodeb. To zvyšuje pravděpodobnost pozření patogenních spor, které byly uvolněny s trusem nakaženého jedince či jeho odumřením a rozkladem v místě požerku – infekční hladina patogenů se navyšuje (Wegensteiner, Weiser 1996a). Skupiny napadených stromů vytvářejí ohniska šíření lýkožroutů i jejich patogenů, jako je tomu např. na Šumavě či v Rakousku, kde se vyskytuje *ItEPV* a *Ch. typographi* ve velmi vysokých infekčních hladinách (Wegensteiner et al. 1996, Weiser et al. 2000, Holuša et al. 2007).

Naopak infikovaní lýkožrouti v dobře obhospodařovaných lesích jsou více rozptýleni, protože lesníci rychle odstraňují napadené stromy. Odstranění stromů silně napadených kůrovci brání jednotlivým druhům patogenů v namnožení a nahromadění, které se objevuje v lesních porostech bez managementu, a vede k výraznému snížení některých patogenů či dokonce k jejich zániku na některých lokalitách. To se týká především patogenů lokalizovaných v tukovém tělese (např. *N. typographi* a *M. chalcographi*) (Holuša et al. 2007, 2009).

S přihlédnutím k předběžným výsledkům celosvětových výzkumů je jasné, že patogeni nejsou schopni dostatečně a úspěšně regulovat populace lýkožroutů rodu *Ips*. Hlavní příčinou je komplikované aplikace v praxi (kultivace patogenů, kryptický způsob života kůrovců, v případě nízkých populačních hustot také téměř nulový přenos patogenů). Patogeny lýkožroutů rodu *Ips* nebudou v nejbližších letech použitelné jako jedno s obranných opatření proti těmto závažným škůdcům v lesních porostech.

## **4 PRÁVNÍ PŘEDPISY SOUVISEJÍCÍ S LÝKOŽROUTEM SMRKOVÝM**

### **4.1 Historický vývoj**

Lubojacký (2012) shrnul a komentoval vývoj legislativních předpisů a technických norem upravujících problematiku prevence, kontroly a obrany před lýkožroutem smrkovým na území ČR od prvních zmínek do současnosti.

Prvotní cílené snahy, aby v královských lesích Francké říše byli zaměstnáváni lesníci a lesní stráže a tím byl eliminován nepříznivý stav a vývoj lesa, jsou zakotveny v nařízeních Karla Velikého z let 742–814. Spotřeba dřeva pro rozvíjející odvětví hutě, sklářství, doly měla být limitována Zemským zákoníkem krále českého a císaře římského Karla IV. (1348), tzv. „*Maiestas Carolina*“, který představuje snahu o ochranu ohrožených lesů (KUPČÁK 2005). „Císařský královský patent lesů a dříví, ustanovení v království českém se týkající“ byl nařízením ukládajícím vyhotovení lesního řádu pro Čechy (1754), Slezsko (1756), Moravu a Uhry (1769) za vlády Marie Terezie. První zmínka o kůrovcích a lýkožroutu smrkovém (1784) pochází z křivoklátských lesů. Ještě v 60. letech 18. stol. nebyla vysvětlena příčina usychání stromu od vrcholu koruny (Nožička 1957). Když v období let 1782–1784 začaly usychat lesy na Křivoklátsku, bylo zjištěno, že příčinou je kůrovec (Svoboda 1943), ale v té době označován za „červa“ žijícího mezi kůrou a dřevem, též „létajícího červa“ a napadené dříví jako „červivé klády“ (Nechleba 1929, KUPČÁK 2005). Obrana byla soustředěna na včasné odstranění napadených stromů. Přemnožení lýkožrouta (1784) bylo podnětem pro řešení boje s tímto škůdcem a v r. 1794 bylo formulováno poučení o příčinách usychání lesů a o možnostech hubení hmyzích škůdců, které bylo přepracováno Dr. Třebickým (1797) v návod k hubení škůdců (1798). S rozšířením lýkožrouta smrkového do nových oblastí na

přelomu 18. a 19. stol. souvisí s vydáním předpisu pro hubení lesních škůdců (1808). Zcela konkrétním bylo nařízení (1835) k hubení kůrovce, podle kterého se napadené stromy kácí, odkorňují a kůra se pálí, dříví se přednostně vyváží z lesa (in Nožička 1957). Jedny z prvních souhrnných pojednání o kůrovci přinesly práce Šternberka (1830) a Wiehla (1846) (Nožička 1957).

Patent č. 250/1852 ř. z., jímž se vydával lesní zákon, tzv. „Rakouský lesní řád“, byl více jak století v platnosti do roku 1960 a nadčasová ustanovení o ochraně lesa proti hmyzím škůdcům obsahovaly §§ 50 a 51 (FLORA 2004).

Zákon č. 166/1960 Sb., o lesích a lesním hospodářství (lesní zákon) nahradil 1.1. 1961 Rakouský lesní řád a v § 44 bylo v rámci prevence nařízeno přednostní odstraňování polomů, vývratů, souší a stromů nemocných a poškozených a opatření uživatele lesa proti úspěšnému vývinu škůdců. V § 51 byly uvedeny povinnosti uživatele lesa při vzniku kalamity včetně kůrovcové. K tomuto zákonu se vázala „Vyhláška č. 17/1961 Sb., kterou se vydávají prováděcí předpisy k lesnímu zákonu, ve znění pozdějších předpisů“. V článku 9, který byl věnován odborné správě lesů (§ 19 zákona), byly uvedeny úkoly ke sledování stavu škůdců lesa, eliminaci jejich škodlivosti a šíření (Lubojacký 2012).

Zákon č. 166/1960 Sb. o lesích a lesním hospodářství byl nahrazen „Zákonem České národní rady č. 96/1977 Sb., o hospodaření v lesích a státní správě lesního hospodářství“. V rámci §§10, 20 a 21 zůstalo v platnosti nařízení o přednostním zpracování těžby nahodilé před úmyslnou, o kontrole a evidenci výskytu škodlivých činitelů a škod jimi způsobených a na provádění opatření k předcházení vývinu a rozšíření živočišných škůdců. Zákon č. 96/1977 Sb. byl prováděn „Vyhláškou Ministerstva lesního a vodního hospodářství ČSR č. 97/1977 Sb., o odborné správě lesů a o příspěvcích za ni“, kde v § 1 bylo uvedeno ustanovení k ochraně lesa (Lubojacký 2012).

Mimořádné sucho a teplo v Evropě na počátku 80. let minulého století přispělo ke kalamitnímu přemnožení kůrovců. Pro mimořádné ohrožení lesních porostů vydalo Ministerstvo lesního a vodního hospodářství „Instrukce ochrany lesa proti kůrovcům“ čj. 41 099/ORLH/299/OPV/83 ze dne 30. 11. 1983, s účinností od 1. 12. 1983. Vyžadován byl postup dle platné ON 48 2711. Současně s novelizovanou ON 48 2711 (1. 2. 1988) „Ochrana proti lýkožroutu smrkovému“ vznikla „Instrukce ochrany lesa proti kůrovcům“ čj.: 719/ORLH-P/88 ze dne 1. 2. 1988. Z novějšího období v reakci na extrémní klimatické poměry v roce 2003 je známo „Rozhodnutí Ministerstva zemědělství (úseku lesního hospodářství) ze dne 31. 10. 2003, kterým bylo nařízeno vlastníkům lesa podle § 32 odst. 2 lesního zákona, aby provedli opatření v ochraně lesa proti lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus* L.), lýkožroutu severskému (*Ips duplicatus* Sahl.), lýkožroutu lesklému (*Pityogenes chalcographus* L.) a lýkožroutu menšímu (*Ips amitinus* Eichh.) – dále jen kůrovci“, jehož platnost skončila 30. 6. 2005.

#### **4.2 Aktuální stav legislativy k lýkožroutu smrkovému**

V současné době je hlavním pramenem práva v lesích na území České republiky „Zákon č. 289/1995 Sb., o lesích a o změně a doplnění některých zákonů (lesní zákon)“. Zákon nabyl účinnosti dne 1. 1. 1996. Od té doby prošel řadou změn (238/1999 Sb., 67/2000 Sb., 132/2000 Sb., 76/2002 Sb., 320/2002 Sb., 149/2003 Sb., 149/2003 Sb. (část)), 1/2005 Sb., 444/2005 Sb., 222/2006 Sb., 186/2006 Sb.), které se však problematiky lýkožrouta smrkového přímo nedotýkají.

Ochrana lesa je věnován § 32, v němž je uvedeno, že vlastník lesa je povinen provádět taková opatření, aby se předcházelo a zabránilo působení škodlivých činitelů na les, zejména zjišťovat a evidovat výskyt a rozsah škodlivých činitelů a jimi působených poškození důležitých pro pozdější průkaznost provedených opatření, při zvýšeném výskytu neprodleně informovat místně příslušný orgán státní správy lesů (dále jen OSSL) a provést nezbytná

opatření a preventivně bránit vývoji, šíření a přemnožení škodlivých organismů. Při vzniku mimořádných okolností a nepředvídaných škod v lese (včetně přemnožení škůdců) je vlastník lesa povinen činit bezodkladná opatření k jejich odstranění a pro zmírnění jejich následků. OSSL může vlastníkovvi lesa nařídít zastavení jiných těžeb než těžeb nahodilých a zpracování těžeb nahodilých ve stanoveném rozsahu a termínu, provedení ochranného zásahu směřujícího k zastavení šíření nebo k hubení škodlivých organismů, průkazné označování a evidenci vytěženého dřeva nebo také omezení nakládání se dřevem. Neplatí přitom povinnost vlastníka lesa oznámit provádění nahodilé těžby, při níž vznikla souvislá holina o výměře větší než 0,2 ha, alespoň 14 dnů předem OSSL. Vlastník lesa je dále povinen hospodařit v lese tak, aby jeho činnostmi nebyly ohroženy lesy sousedních vlastníků. Vyskytne-li se v okolí lesů nebo na skladech dříví některý ze škodlivých organismů v nadměrném množství, může OSSL uložit opatření k vyhubení těchto škodlivých organismů, nebo proti jejich rozšíření i právníckým a fyzickým osobám, které skladují dříví nebo užívají pozemky v okolí lesů.

Také v § 33 upravujícím těžbu dříví je zdůrazněno, že vlastník lesa je povinen přednostně provádět těžbu nahodilou tak, aby nedocházelo k vývinu, šíření a přemnožení škodlivých organismů. V § 46 je pak uvedeno, že stát podporuje hospodaření v lesích poskytováním služeb nebo finančních příspěvků, mimo jiné, na ochranu lesa a opatření k zajištění proti lesním hmyzím škůdcům, na základě každoročně vydávaných závazných pravidel.

K provedení některých ustanovení zákona č. 289/1995 Sb., (lesního zákona) byla dne 28. března 1996 vydaná „Vyhláška č. 101/1996 Sb., kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážce“ a 18. července 2000 „Vyhláška č. 236/2000 Sb., kterou se mění vyhláška č. 101/1996 Sb.“ Úkoly ochrany lesa jsou shrnuty jako soubor opatření k vytvoření podmínek a předpokladů k omezení výskytu škodlivých činitelů, zmírnění následků jejich působení, ochraně a obraně proti nim. V rámci zabezpečení ochrany lesa je nutné sledovat zdravotní stav lesa, identifikovat škodlivé činitele a určovat konkrétní metody kontroly a ochrany lesa proti jednotlivým škodlivým činitelům. Podle populační hustoty škůdce je rozlišován základní, zvýšený a kalamitní stav. O výskytu škůdců, jejichž populační hustota při zvýšeném stavu hrozí vznikem kalamitního výskytu, je vlastník lesa povinen informovat OSSL. Evidenci kalamitních škůdců (lýkožrout smrkový, lýkožrout lesklý, bekyně mniška, klikoroh borový, obaleč modřínový a ploskohřbetky rodu *Cephalcia*), kteří dosáhli zvýšeného nebo kalamitního stavu, vede vlastník lesa podle porostů.

Vzniku zvýšeného stavu kůrovců podle § 4 je nutné předcházet zejména odstraňováním materiálu vhodného pro jejich rozmnožování a soustavným vyhledáváním a včasným zpracováváním všech napadených stromů, ošetřováním lesních porostů, zjišťováním výskytu a jejich hubením. Jestliže existuje nebezpečí vzniku kalamitního stavu, nebo tento stav již nastal, je vlastník lesa povinen provést bezodkladně taková opatření, která povedou k redukci škůdce pod kalamitní stav, k odstranění škod nebo k zamezení dalšího šíření škůdce. Veškeré polomy, vývraty a dříví atraktivní pro rozvoj kůrovců vzniklé do 31. března musí být zpracovány nebo asanovány nejpozději do 31. května a v lesních porostech, které alespoň částečně zasahují do polohy nad 600 m nadmořské výšky, do 30. června běžného roku. V ochraně lesa smějí být použity pouze schválené přípravky na ochranu rostlin podle „Seznamu schválených přípravků na ochranu rostlin“, které vydává každoročně Ministerstvo zemědělství prostřednictvím Státní rostlinolékařské správy.

Hlediska pro určování základního, zvýšeného nebo kalamitního výskytu lýkožrouta smrkového a lýkožrouta lesklého a základní způsoby zjišťování výskytu, kontroly a obrany proti nim vyplývají z přílohy č. 2 vyhlášky č. 101/1996 Sb., resp. vyhlášky č. 236/2000 Sb. Základní stav l. smrkového (l. lesklého) je takový početní stav lýkožroutů, kdy objem kůrovcového dříví z předchozího roku v průměru nedosáhl 1 m<sup>3</sup> na 5 ha smrkových porostů, a

nedošlo k vytvoření ohnisek výskytu lýkožrouta. O zvýšeném stavu hovoříme tehdy, když objem kůrovcového dříví z předchozího roku v průměru překročil 1 m<sup>3</sup> na 5 ha smrkových porostů, a došlo k vytvoření ohnisek výskytu lýkožrouta. Tento stav upozorňuje na možnost přemnožení lýkožrouta. Při kalamitním stavu jsou způsobována rozsáhlá poškození lesních porostů na stěnách, případně vznik rozsevů uvnitř lesních porostů.

Ve vyhlášce č. 236/2000 Sb. je nově zakotven také stručný popis způsobů zjišťování výskytu I. smrkového při různých populačních hustotách a výpočet množství odchyťových zařízení při zvýšeném a kalamitním stavu, který je však již řadu desetiletí prakticky neměnný a nereflkuje rozdíly v účinnosti feromonových návnad různých výrobců, konstrukční řešení lapačů, proměnlivost efektivity jednotlivých typu odchyťových zařízení (lapače, lapáky, otrávené lapáky atd.), nebere v úvahu alternativní způsoby boje se škůdcem apod. Vzhledem k rostoucímu významu I. severského by bylo vhodné přiřadit status kalamitního škůdce rovněž jemu.

V základním stavu je výskyt I. smrkového zjišťován prostřednictvím odchyťových zařízení (pokácených kontrolních smrkových kmenů, tzv. lapáků, nebo instalací tzv. feromonových lapačů), která jsou umísťována v jarním a letním období, a to minimálně 1 kus na každých 5 ha lesních porostů nad 60 let věku se zastoupením smrku nad 20 %. Současně je celoročně sledován výskyt tzv. kůrovcových stromů, tedy stromů napadených lýkožroutem, a zabezpečována jejich včasná asanace. Při zvýšeném a kalamitním stavu jsou pokládány další lapáky nebo jsou instalovány lapače, a to v poměru 1:8, tj. 1 lapák (lapač) na 8 včas zpracovaných lapáků, a v poměru 1 až 2:1 k počtu nezpracovaných lapáků nebo kůrovcových stromů opuštěných lýkožroutem v loňském roce. Lapáky jsou káceny v tzv. sériích, podle postupu jejich napadení; u lapačů jsou v závislosti na výši odchyťů lýkožroutů přidávány další lapače. Pro lýkožrouta lesklého platí stejné metody zjišťování a obrany jako pro I. smrkového s tím rozdílem, že pro lapáky jsou používány slabší stromy nebo vršky silnějších stromů, které tomuto druhu lépe vyhovují. Dále je nutné vyhledávání a včasná asanace jím napadeného dříví. Při asanaci je místo odkornování používáno pálení při dodržování příslušných předpisů o požární ochraně.

Nepřímo se problematiky I. smrkového dotýká také Zákon č. 17/1992 Sb., o životním prostředí, zákon č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny nebo zákon č. 326/2004 Sb., o rostlinolékařské péči.

### 4.3 Ochrana lesa před lýkožroutem smrkovým

Dle výše uvedených zákonných opatření a nařízení i dále uvedených norem je dostatečně propracován postup kontroly a boje s lýkožroutem smrkovým, přičemž podstatná část těchto aktivit vychází nejen z více jak dvoustetletých zkušeností praktických lesníků, ale rozhodujícím rozsazem jsou podpořeny vědeckým výzkumem nejen lýkožrouta smrkového, stanovištních podmínek a zákonitostí jeho gradologie, ale i všech uplatňovaných metod a postupů vedoucích k eliminaci škodlivého působení.

První československou státní normou určující způsob a termíny kontroly výskytu, způsoby obrany a preventivní opatření proti I. smrkovému byla „**ČSN 48 2711 Ochrana proti kůrovci lýkožroutu smrkovému. *Ips typographus* L.**“, která byla schválena v říjnu 1953 a platila od března 1954. Norma byla závazná pro hubení I. smrkového ve všech lesích i skupinách stromů na nelesních půdách, na pilách i dřevoskladech. Při hubení I. smrkového v době vývoje prvního pokolení bylo doporučováno již tehdy klást 2/3 lapáků do polostínu a 1/3 na slunce. Počet byl stanoven z kalamitního základu, čili z množství zpracovaného kůrovcového dříví v období od 1. 8. do 31. 3. tak, že na dva až pět včas zpracovaných kmenů byl položen jeden lapák a na jeden vylétnutý pozdě zpracovaný kmen byl položen jeden až dva lapáky. Pro sesterské rojení bylo doporučováno kácet do polostínu tři až čtyři týdny po počátku rojení v počtu 1/10 až 1/5 lapáků I. série. Méně než 1 závrt na 1 dm<sup>2</sup> kůry



signalizoval slabě (řídce) nalétnutý lapák nebo kůrovcový strom (základní stav), 1–2 závrtů střední nálet a 2 nebo více závrtů silný (hustý) nálet. Preventivní ochrana spočívala zejména ve zpracování kalamitního dříví do konce června, v odvozu smrkové kulatiny ze zimní těžby z lesa do konce března (v polohách nad 700 m n. m. do 15. dubna), v odvozu nebo spálení těžebního odpadu do 14 dnů od provedení těžby, ve výrobě odkorněného smrkového rovnaného dříví nebo jeho odvozu do konce března atd.

První oborovou normou, týkající se boje s l. smrkovým, se stala „**ON 48 2711 Ochrana proti kůrovci lýkožroutu smrkovému**“, která byla schválena 13. 2. 1968. Určovala opět způsoby a termíny kontroly výskytu l. smrkového, způsoby ochrany a preventivní opatření proti němu a způsoby hubení l. smrkového ve všech jehličnatých a smíšených lesích a osamocených skupinách s jehličnatými stromy na nelesních půdách, na pilách a skladech dříví. Ve srovnání s ČSN 48 2711 z roku 1953 zde byly definovány také výrazy jako např. kalamitní kůrovcová oblast nebo zvýšený stav kůrovce. Při vyhodnocování obsazení lapáků bylo za slabé považováno 101 až 250 závrtů na jednom lapáku, za střední 251 až 500 a za silné 501 a více závrtů. Způsoby ochrany byly již mnohem častěji opřeny o použití insekticidů.

„**ON 48 2711 Ochrana lesa proti kůrovci lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus* L.)**“, schválena 30. 5. 1973 (s účinností od 1. 4. 1974), nahradila ON 48 2711 ze dne 13. 2. 1968. Výraznější změnu představovalo např. určení stupně napadení lapáků podle počtu závrtů l. smrkového v nejhustěji napadené části kmene minimálně z 20 dm<sup>2</sup> povrchu kůry tak, že slabé napadení bylo při zjištění méně než 0,5 závrtu na jeden dm<sup>2</sup> kůry, střední při 0,5 až jednom závrtu a silné při více než jednom závrtu. Tato stupnice je používána do současné doby. Norma již neuváděla aplikaci jakýchkoliv práškových forem insekticidů, bylo upuštěno od ošetřování půdy pod lapáky při jejich asanaci a nebyly rovněž uváděny obranné technologické postupy a doporučení pro aplikaci insekticidů ve vztahu k jeho druhu a účinné látce. V normě uvedené zásady platily také pro kontrolu a boj s lýkožroutem menším. 15. 3. 1984 vešla v platnost změna této normy s rozšířeným názvem „**ON 48 2711 Ochrana lesa proti kůrovci lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus* L.) včetně zpracované změny b/ - 1/1984**“. Mezi odbornými výrazy byl poprvé definován např. feromonový lapač, feromonová návnada nebo otrávený lapák a uvedeny zásady pro jejich instalaci, používání a vyhodnocení účinnosti při využití ke kontrole i k přímé obraně.

ON 48 2711, s účinností od 1. 4. 1974, resp. její změna s účinností od 15. 3. 1984, byla nahrazena „**ON 48 2711 Ochrana lesa proti lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus* L.)**“, která byla schválena 30. 10. 1987, s účinností od 1. 2. 1988. Tato aktualizovaná norma určovala opět způsoby prevence, kontroly výskytu a obrany proti l. smrkovému a také proti l. menšímu. Počty odchyťových zařízení pro jarní rojení byly stanovovány obdobně jako v předchozích normách výpočtem z kalamitního základu s rozdělením dříví na zpracované včas a pozdě. Při stanovení počtu odchyťových zařízení pro zachycení letního rojení se vycházelo ze stupně odchyty, resp. stupně napadení při jarním rojení. Při slabém stupni (odchyt do 1 000 ks; do 0,5 závrtu na 1 dm<sup>2</sup> kůry) mohla být odchyťová zařízení přemístěna na vhodnější lokalitu. Při středním stupni (1 000 až 4 000 ks; 0,5 až 1 závrt) zůstal počet nezměněn. Při silném stupni (nad 4 000 ks; více než 1 závrt) bylo doporučeno jejich počet přiměřeně zvýšit. Zapomenuto nebylo ani na přerostající se brouky (sesterské rojení). Popsáno bylo i použití otrávených lapáků a stojících stromů s feromonovou návnadou. Asanace kůrovcového dříví a lapáků probíhala i nadále odkorněním (ručně nebo mechanicky) nebo ošetřením insekticidy.

Platnost oborových norem však byla následně ukončena ze zákona ke dni 31. 12. 1993 (včetně ON 48 2711, schválené 30. 10. 1987). Závaznost státních norem skončila o rok později, tedy 31. 12. 1994. Po nabytí účinnosti Zákona č. 142/1991 Sb., o československých technických normách, ve znění Zákona č. 632/1992 Sb., tj. od 15. 5. 1991, jsou české technické normy vydávány obecně jako dobrovolné (VANČUROVÁ et al. 1996).

Za účelem sjednocení požadavků a zásad prevence, kontroly výskytu a obrany proti kalamitním škůdcům byla 1. 3. 2005 vydána „**ČSN 48 1000 Ochrana lesa proti kůrovci na smrku**“ (obdobné normy byly v téže době vypracovány také pro bekyni mnišku, klikoroha borového a ploskohřbetky na smrku), jejíž platnost trvá do současnosti. V normě jsou opět nejprve definovány používané termíny, následuje část věnovaná l. smrkovému, která zahrnuje prevenci a kontrolu, obranu, odchyťová zařízení a asanaci kůrovcového dříví. V závěru jsou uvedeny navíc, ve srovnání s dřívějšími normami, hlavní zásady prevence, kontroly a obrany proti l. lesklému a l. severskému, včetně hodnot pro stanovení stupně odchyty do lapačů a napadení lapáků.

#### 4.4 Kontrola pochůzkou, vyhledávání kůrovce

Při základním stavu lýkožrouta smrkového, ale při vyšším zastoupení je základním cílem aktivní vyhledávání kůrovcových stromů v porostech smrku nad 60 let věku a při vyšším než 20% zastoupení této dřeviny v porostu.

Kůrovcovým dřívím se rozumí kůrovcové stromy (stromy, ve kterých se nachází vývojová, životaschopná stádia lýkožroutů, jednotlivě nebo společně), napadené lapáky, ležící napadené nezpracované dřevo nebo lýkožroutem napadené sortimenty (ČSN 48 1000 2005), nebo stromy, vyrobené dříví, odpad a zbytky dřeva, které jsou napadeny lýkožrouty a umožňují jim dokončit vývoj až do stádia brouka (Vyhláška č. 236/2000 Sb.).

Při vyhledávání kůrovcem napadených stromů pochůzkou na jaře a v létě se orientujeme podle zbarvení jehličí (šedne, opadává, rezaví), na konci vegetačního období a začátku zimy, nemusí být projevy odumírání jehličí zřetelné, zaznamenány jsou až koncem zimy.

Během rojení soustřeďujeme pozornost na místa s výskytem kůrovce v uplynulém roce, porostním exponovaným stěnám, vyhledávání stromů nalétnutých lýkožroutem ulehčuje opad drtinek, které zvláště v jarním rojení jsou nápadné, neboť dochází obsazení kmene v delším profilu. Drtinky jsou vyhazovány po dobu 14 dní, kdy se vytváří požerek, ale v důsledku postupného obsazování kmene se drtinky sypou o 1–2 týdny déle. Ulpívají za šupinami borky, na pavučinách, kořenových náběžích. Pozitivní stromy je nezbytné okamžitě vyznačit, aby v navazujícím období případné smytí trusinek deštěm neznesnadnilo jejich opětovné vyhledání. Napadené stromy neraší, byť mají ještě zelenou korunu. Lokality se zvýšeným výskytem lýkožrouta je třeba navštěvovat opakovaně v týdenním intervalu v průběhu jarního rojení. Navazující včasná asanace je nejefektivnější boj s lýkožroutem smrkovým.

V letním období, kdy je nálet roztroušený, vyhledávání kůrovcových stromů je podle drtinek obtížnější.



Obr. 16: Lapák

## 5 KONTROLNÍ A OBRANNÁ OPATŘENÍ

### 5.1 Lapáky a jejich modifikace

Nejznámější kontrolní metodou lýkožrouta smrkového jsou lapáky (Pfeil 1827), jejichž lákací schopnost a využití k agregaci kůrovců jsou známy od 30. let 19. století, kdy je do lesnické praxe v oblasti Harzu zavedl Heinrich Julius von Uslar v r. 1840. Za zdravý strom pak považujeme jedince, jehož fyziologický stav před vytěžením nebyl ovlivněn výraznou ztrátou asimilačního aparátu vyvolanou imisemi, listožravým hmyzem ani jinými stresory (houby, sucho, blesk). Strom poškozený abiotickými činiteli (vývrát, odlom) lze využít jako lapák, jestliže splnil výše uvedené podmínky.

Lapák (obr. 16) je evidovaný, skácený, zdravý,

úrovňový smrk nebo jeho část pro lýkožrouta atraktivní, zpravidla odvětvený, větvemi zakrytý, připravený pro kontrolu a hubení lýkožroutů; jako lapák je možné využít i vývrat nebo zlom uvedených parametrů (ČSN 48 1000, 2005). Výčetní tloušťka lapáku by neměla klesat pod 20 cm, optimální je 30–35 cm. Ke zvýšení náletového prostoru i do spodní části kmene se doporučuje jej umístit na podvalky, čímž se vyloučí kontakt se zemí. U kmenů ležících na zemi v kontaktním prostoru se zvyšuje atraktivita pro druhy sekundární (*Dryocoetes autographus*, *Hylastes cunicularius*, *Hylastes brunneus*, *Hylurgops palliatus*). Není vhodné na lapáky kácet pomalu rostoucí smrky horských poloh nebo z okrajů rašelinišť, naopak se doporučuje vybírat stromy s výrazným přírůstem, šupinatou borkou a krátkou, méně vyvinutou korunou. V Polsku se běžně pokácené lapáky neodvětvuji, u nichž větve v koruně omezují dolehnutí na zem a současně urychlují zavádání kmene, mohou se kácet později, kůrovci nalétají dříve na stromy s větvemi než kmeny odvětvené (Zumr 1995).

Lapáky se kácí v pahorkatinách a horách ve smrkových porostech nad 60 let, kde je rozloha nad 5 ha se zastoupením smrku nejméně 20% a v porostech, kde byly zpracovány kůrovcové stromy.

Evidence lapáků zahrnuje číslo lapáku, označení porostu, datum pokácení lapáku, data kontrol s výsledkem a datum asanace.

Počty lapáků jarní série jsou odvozené z kalamitního základu (kůrovcové dříví), kterým se rozumí odhadované množství prezimujících kůrovců, připravených k jarnímu rojení se vyjadřuje pomocí objemu veškerého kůrovcového dříví, zjištěného v období od 1.8. předchozího roku do počátku jarního rojení (31.3.). Do objemu kůrovcového dříví se zahrnuje nejen včas zpracovaná kůrovcová nahodilá těžba, ale i množství včas zpracovaných, plně obsazených lapáků, tento objem se navyšuje o množství pozdě zpracovaných lapáků a lýkožroutem opuštěných, vylétnutých stromů v uvedeném období a to v poměru 1:1 až 1:2. Počet lapáků se stanoví jako 1/8–1/10 kalamitního základu násobená průměrným objemem stromu v kontrolovaném porostu.

Lapáky se doporučuje kácet osm týdnů před rojením lýkožrouta smrkového tj. od února do března (pahorkatiny) a v dubnu (horské polohy). V polohách s dlouhotrvající vysokou pokrývkou sněhu se upustilo od možnosti kácet lapáky na podzim. Atraktivita lapáků zimních však může být ovlivněna, jestliže jsou pod sněhovou pokrývkou nad 20 cm. Výsledná účinnost závisí významně na počasí, populační hustotě lýkožrouta, poloze lapáku apod. Navíc je efektivita lapáku ovlivněna množstvím faktorů, které souvisejí i s jednotlivými stromy. Půlené lapáky jsou výrazně atraktivnější ve spodní části kmene, která potom ovlivňuje celkový výsledek, půlení ve většině případů nesnižují účinnost lapáků připravených od poloviny února, spíše je mohou zatraktivnit. Lapáky ze stromů napadených václavkou rychleji vysychají (Holuša et al. 2009).

Podle Jankovského (1994) nelze potvrdit přímou závislost nebo vztah mezi václavkou a kůrovci. Infekce václavkou se může projevit jako predispoziční faktor usnadňující nalétnutí kůrovcům, neboť vyhnílým kořenovým systémem vstupuje do stromu nedostatečné množství vody a dřevina zavádá. Porucha transportu vody je spojena s fyziologickým stresem, který se projevuje změnou kvality i kvantity kůry a lýka. Na změny v chemickém složení volatilních látek v lýku v souvislosti s nedostatkem vody upozornili Rudinski (1966), Renwick, Vité (1977), Huges (1973). Madziara-Borusiewicz, Strzelecka (1977) uvádí, že václavkou napadené smrky měly vysoký podíl limonenu,  $\beta$ -phellandrenu, camphenu a bornyl acetatu, ale snížené zastoupení  $\alpha$  a  $\beta$  pinenu, zatímco zdravý strom má vysoký obsah  $\alpha$  a  $\beta$  pinenu, nízký podíl limonenu a  $\beta$ -phellandrenu. Vyšší množství myrtenolu v terpenových olejích stromů oslabených houbovými patogeny může vysvětlit sníženou atraktivitu těchto stromů pro lýkožrouta smrkového, neboť myrtenol je znám jako hlavní složka atraktantů kůrovců a agregačního feromonu izolovaného ze zadních střev jiných kůrovců než *I. typographus* (Rudinski et al. 1974). Dvakrát vyšší obsah terpenových olejů v jehlicích ze stromů

napadených václavkou může indikovat zvýšenou biosyntézu terpenových složek v počátečním období náletu kůrovců (Madziara-Borusiewicz, Strzelecka 1977). K vlivu houbových patogenů na atraktivitu a faunu kambioxylofágů smrku se vyjádřili Kisielowski (1978), Christiansen, Huse (1980) a Křístek, Urban (1994). Kula, Ząbecki (1999a) uvádějí reakci některých druhů kambioxylofágů na přítomnost houbových patogenů. Zvýšené zastoupení ovlivněné výhradně sociálním postavením stromu a nepřítomností houbových patogenů vykazují *I. typographus*, *P. chalcographus*, *Pityophthorus pityographus* (Ratz.), *Hylurgops palliatus* (Gyll.), *Ips amitinus* (Eichh.), *Xyloterus lineatus* (Oliv.), *Isarthron fuscum* (Fabr.), *Xylechinus pilosus* (Ratz.). Pozitivně na přítomnost houbových patogenů stojících stromů reaguje *Polygraphus poligraphus* (L.), *Pityophthorus exsculptus* (Ratz.), *Cryphalus abietis* (Ratz.), *Molorchus minor* (L.), *Phthorophloeus spinulosus* Rey.

Lapáky jarní série jsou situovány do okraje porostů na osluněná místa (2/3 počtu lapáků) a do polostínu v porostu (1/3 počtu lapáků). Tyto zastíněné lapáky vysychají pomaleji a jejich atraktivita dosahuje odpovídající intenzity s odstupem tří týdnů od lapáků v okraji porostu, čímž slouží k zachycení sesterského pokolení (přerostujících se sameček). Lapáky letních sérií se připravují v nižších polohách na dno širších údolí, při úpatí svahů a do okraje porostů tak, aby nebyly vystaveny přímému oslunění, tedy do polostí. Horských polohách se však kladou na okraje porostů na slunná místa. Lapáky se nekladou, jestliže se v porostech nachází vývraty a dlouhé odlomy vytvořených působením abiotických činitelů (Zumr 1995). Kontrola lapáků je zahajována v nižších polohách v polovině dubna, ve vyšších polohách v polovině května. Uskutečňuje se v intervalu 7–10 dní až do asanace (odvezení) lapáku z porostu. Při kontrole se stanoví počet závrtových otvorů v kůře na ploše  $0,2 \times 1$  m a přepočte na  $\text{dm}^2$  a stav vývoje. Je-li na ploše  $1 \text{ dm}^2$  méně než 0,5 závrtu, jedná se o základní stav, při rozpětí 0,5–1 závrt jde o střední intenzitu náletu a silný nálet charakterizuje více než jeden závrt. Při přemnožení lýkožrouta smrkového přebírají lapáky funkci obranných prostředků.

Je-li v lapácích první série zjištěn slabý stupeň napadení kontrola se může ukončit, ale při středním napadení se počet kontrolních opatření zachová a při silném napadení se počet přiměřeně navyšuje.

Vyskytující se polomová hmota (vývraty, odlomy) může být využita na lapáky a není třeba jejich kácení. V imisních oblastech s omezeným podílem zdravých stromů, v lokalitách oslabených suchem, lze kácet na lapáky i stromy oslabené a poškozené. Sníženou atraktivitu je však v době rojení zvýraznit aplikovaným feromonovým odparníkem na každý takový lapák. Na výrobu lapáků není dovoleno použít souše, silně zasmolené stromy a stromy se zakvašeným lýkem (projev kyselého zápachu, ztráta mízy, barevná změna jehličí) například ze stojících podkorunových zlomů, bleskových stromů.

### 5.1.1 Otrávené lapáky

První pokusy s otrávenými lapáky byly prováděny již na přelomu čtyřicátých a padesátých let 20. století (Kučera 1951; Martínek 1952), podobně jako ověřování účinnosti insekticidů na l. smrkového (Novák 1955). Otrávené lapáky však ztratily schopnost iniciovat masivní nálet škůdce, neboť brouci uhynuli dříve, než byla započata produkce agregačních feromonů.



Obr. 17: Otrávený lapák

Skácený a odvětvený smrk nebo jeho část – optimální jsou čtyřmetrové výřezy s ohledem na účinnost feromonové návnady a sortimentaci, je celopovrchově ošetřen



v souladu se seznamem povolených přípravků insekticidy ze skupiny pyretroidů. Otrávené lapáky (obr. 17) se vyrábí zpravidla 14 dní před rojením lýkožrouta smrkového a jsou opatřeny feromonovou návnadou umístěnou ve středu sekce na zastíněné straně. Otrávená polena jsou aplikována i proti lýkožroutu lesklému (obr. 18).

Variantu představují otrávené trojnožky sestavené ze tří čerstvých polen 1–2 m dlouhých (s ohledem na následující zpracování dříví) a tloušťce alespoň 20 cm (min. 15 cm),



Obr. 18: Otrávené poleno a otrávená trojnožka



Obr. 19: Otrávená trojnožka (foto Lubojacký)

kteřé jsou v horní části pevně spojeny (železným trojzubcem, případně hřebíky, dráty, provazy apod.) do tvaru tzv. trojnožky (obr. 19). Mohou být tvořeny i výřezy menších dimenzí, avšak s rostoucími

rozměry stoupá i atraktivita a velikost odchyty. Povrch trojnožek je ošetřen insekticidním postřikem, který obsahuje výrobci doporučené množství (koncentraci) insekticidu, barviva a vody. Obnova postřiku by měla probíhat ve dvou až čtyřtýdenním intervalu (při dodržení výrobcem stanovené koncentrace), neboť bylo ověřeno, že odchyty na trojnožky ošetřované v dvoutýdenním intervalu jsou signifikantně vyšší, než při intervalu šesti týdnů. Ve vrcholové části je připevněna feromonová návnada v podobě feromonového odparníku (k dispozici jsou různá konstrukční řešení odparníků i zacílení na konkrétní druhy kůrovců). Odparník by měl být kryt před přímým slunečním svitem. Jejich výměny probíhají podle pokynů udávaných výrobcem.

Jejich účinnost je následně udržována po celou dobu letové aktivity škůdce opakovanými ošetřeními insekticidními postřiky a výměnami feromonových návnad. Je možné je instalovat i později kdykoliv během vegetační sezony. V zájmu omezení negativního působení trojnožek na zástupce rodu pestrokrovečník (*Thanasimus* sp.), kteří představují významné běžně se vyskytující predátory kůrovců (Bakke, Kvamme 1981), je vhodné posunout termín instalace o přibližně jeden až dva týdny od začátku letové aktivity l. smrkového, neboť v této době dochází k nejvyšším odchytům pestrokrovečníků.

Pro orientační vizuální kontrolu účinnosti trojnožek jsou v praxi podkládány voskovaným papírem (Zumr 1985), folií nebo textilií (Zahradník 2005; Zahradník, Knížek 2007), na které jsou trojnožky postaveny. Lesnický personál se tímto způsobem může snadno přesvědčit, že lapák kůrovce opravdu usmrcuje. Výhodou je jednoduchost přípravy, nevýhodou ztráta brouků působením větru, odplavením při dešti, predací ptáky, drobnými hlodavci a hmyzožravci.

Za účelem přesnějšího stanovení množství usmrcených jedinců l. smrkového nebo např. predátorů a parazitoidů z řad členovců nedoporučuje náročnější, ale přesnější systém zachycení brouků. Ve spodní části z vnější strany každého výřezu je potřeba částečně zatlouci 30 cm dlouhou železnou kulatinku, která bude vyčnívat z 2/3 délky. Tuto činnost lze usnadnit předvrtáním otvoru v místě, kam bude kulatinka zatlučena. Každý výřez trojnožky pak bude

podepřen přibližně 20 cm vysokým špalíkem, o který se bude opírat železnou kulatinkou. Špalík musí být bez kůry, z již sterilních souší nebo z jiné dřeviny, aby nebyl atraktivní pro I. smrkového. Tento způsob podložení umožní podsunutí tzv. záchytného rámu tak, aby byl pokryt celý svislý průmět trojnožky. Záchytný rám tvaru čtverce o straně 1 m je tvořen z dřevěných prken širokých 10 cm. Ze spodní strany je potřeba pevně přichytit pletivo s jemnými oky (1 mm), na kterém jsou zachytávány usmrcení jedinci. Z horní strany je snímatelně napnuto pletivo s průměrem ok do 16 mm, které zabrání přístupu ptáků a drobných hlodavců a hmyzožravců. Zachycení brouci tak nebudou odvíváni větrem, odplavováni při dešti nebo konzumováni vyššími obratlovci (Lubojacký, Holuša 2011, Holuša, Lubojacký in press).

Hlavní zásady umístění trojnožek jsou ve shodě s feromonovými lapači, tj. bezpečnostní vzdálenost feromonové návnady od nejbližšího žijícího smrku by měla být 10 až 25 m (Zahradník 2005), avšak někteří autoři uvádějí minimální vzdálenost jen 6 m (Jeniš and Vrba 2007).

Otrávené lapáky se nekontrolují, protože nevznikají závrtky, ale jejich účinnost lze ověřit podloženým rámem, kam uhynulá imaga kůrovců odpadávají. Jedná se o orientační zjištění.

Otrávené lapáky je vhodné umisťovat do lokalit nepřístupných, kde je ztížena pravidelná kontrola. Insekticidní postřik je třeba obnovit, stejně je nezbytné vyměňovat feromonový odparník v souladu s předpokládanou dobou účinnosti.

## 5.2 Výhody a nevýhody odchyťových (obránných) opatření

Podle ČSN 48 1000 jsou odchyťová zařízení (lapáky, lapače, otrávené lapáky a stojící lapáky) za dodržení daných postupů srovnatelně účinná a vzájemně nahraditelná. Hlavní nevýhodou feromonových lapačů je nutnost časově náročných pravidelných kontrol. Odchyt prostřednictvím klasických lapáků je považován za drahý a časově náročný (Bakke 1989), navíc lapáky nejsou vždy obsazeny, jsou schopny zachytit jen omezené množství jedinců a vyžadují pravidelné kontroly (Abgrall, Schvester 1987).

Výhody navnaděných otrávených lapáků spočívají ve srovnání s klasickými stromovými lapáky ve zvýšení atraktivity prostřednictvím feromonové návnady, v prakticky neomezené odchyťové kapacitě a v pomínutí nutnosti odkornit dříví nebo jej jinak asanovat. Ve srovnání s feromonovými lapači nejsou vyžadovány pravidelné kontroly, které i tak jsou snadné a rychlé, neboť jsou prováděny pouze vizuálně pohledem na podložku. Délka výřezů alespoň 2 m eliminuje snížení účinnosti v důsledku působení buřeně, kterou pak není nutné vyžínat nebo ošetřovat herbicidy.

Hlavní nevýhodu trojnožek představuje vyšší množství usmrcených necílových členovců, což je nepříznivé zejména ve skupině predátorů a parazitoidů lesních hmyzích škůdců (např. pestrokrovečníci rodu *Thanasimus*) s potravní vazbou na kůrovce. Při aplikaci insekticidního postřiku dochází k úletu kapének na půdu a okolní vegetaci mimo ošetřovanou plochu trojnožek. Pro zajištění celosezónní účinnosti je nezbytné opakovat insekticidní postřiky a vyměňovat feromonové návnady.

Lapače jsou o 30 % účinnější než trojnožky. V odchycích do lapačů převažují samice nad samci, u trojnožek je poměr pohlaví vyrovnaný. V lapačích i na trojnožkách je zachyceno přibližně stejné množství samců, zatímco samic je výrazně více v lapačích. U obou odchyťových zařízení je účinnost vyšší během jarního období (duben – červen) než v létě (červenec – září). Trojnožky bohužel zachytí přibližně sedmkrát více pestrokrovečníků rodu *Thanasimus* než lapače (až desetkrát více v přepočtu na množství odchycených jedinců I. smrkového) (Lubojacký, Holuša 2011).

Obdobně Vrba (2009) uvádí signifikantně vyšší odchycy do deskových lapačů než na trojnožky (trojnožky byly ošetřeny insekticidem Vaztak 10 SC, jako návnada byl použit u



obou typů obranných opatření odparník FeSex Typo). Také Koleva et al. (2012) zachytil v rámci odchyťů v letním období průkazně více jedinců do nárazových šterbinových lapačů typu Theysohn, avšak na jaře nebyly rozdíly v odchytech mezi lapači a otrávenými lapáky signifikantní (lapáky byly tvaru „čtyřnožky“, ošetřeny byly insekticidem Karate obsahujícím účinnou látku lambda-cyhalothrin a jako návnada byl v obou případech použit odparník Ipsowit). Nejednoznačných výsledků dosáhl také Tomiczek (2009), který v roce 2009 zaznamenal signifikantně vyšší odchyty do feromonových lapačů, avšak odchyty v roce 2008 průkazně rozdílné nebyly (lapáky byly opět ve tvaru „čtyřnožky“, ošetřeny insekticidem Karate a v obou případech byl jako návnada použit odparník Pheroprax). Rozdíly ve velikosti odchyťů na trojnožky a do lapačů neprokázali Jeniš, Vrba (2007). Naopak Hurling, Stetter (2012) tvrdí, že signifikantně vyšší odchyty poskytují navnaděné otrávené lapáky v podobě „čtyřnožek“ ve srovnání s nárazovými šterbinovými lapači typu Theysohn (insekticid Karate, odparník Pheroprax). Rozdíly v množstvích odchycených brouků v těchto a dalších studiích (Adlung et al. 1986; Abgrall 1987; Bombosch 1988; Drumont et al. 1992) a výsledných závěrech mohou být přičítány řadě faktorů (odchytky meziroční, specifika lokalit, fáze gradačního cyklu l. smrkového, vliv dalších druhů podkorního hmyzu, kvalita feromonových návnad a použitých insekticidů atd. (Lubojacký, Holuša 2011).

Bylo prokázáno, že lapáky jsou statisticky signifikantně účinnější pouze v průběhu jarního období a následně jsou vyrovnané. Výhodou lapáků je jejich atraktivita rovněž pro lýkožrouta menšího (*I. amitinus*), na kterého není komerční feromonový odparník. U obou odchyťových zařízení je signifikantně více jedinců zaznamenáno během jarního období (duben – červen) než v létě (červenec – září). Trojnožkami se opět zahubí větší množství pestrokrovecníků rodu *Thanasimus* a dalších necílových bezobratlých živočichů.

### 5.2.1 Asanace lapáků

Při pravidelné kontrole lapáků dochází současně ke stanovení stupně vývoje pozerku. Nejvhodnější způsob omezení nebezpečí výletu brouků z lapáku je jeho včasné odvezení z porostu, tj. v době, kdy larvové chodby nejbližší snubní komůrce přichází do třetího instaru. Jestliže není možný odvoz lze uskutečnit asanaci, jejíž cílem je zničení všech vývojových stádií na lapáku. Realizace formou mechanické nebo chemické asanace v porostě bude vždy spojena s vyššími náklady časovými i finančními než při odvozu ke zpracovateli.

Mechanická asanace lapáků nebo i vytěžených napadených stromů spočívá v odkornění kmene, sloupnutí kůry s lýkem. K loupání lze přistoupit, jestliže larvové chodby dosahují 10–20 mm. Pokud jsou přítomny pouze larvy postačí ponechání kůry lýkovou stranou na slunci a larvy hynou, v případě pozdní asanace a výskytu kukel nebo mladých brouků, muselo by odkornění být provedeno na podložené plachty a kůra pálena. Pokud by hrozilo nebezpečí požáru muselo by se uplatnit méně vhodné ošetření oloupané kůry insekticidy. Loupání lapáků první série v pahorkatinách se odehrává ve druhé polovině května a v červnu, v horských polohách v červenci. Ruční odkornění loupáky je možné nahradit mechanickými adaptéry na motorovou pilu.

Chemická asanace lapáků předpokládá uplatnění insekticidních přípravků s hloubkovým účinkem s krátkým reziduálním účinkem (pyretroidy). Insekticidy se aplikují na nalétnuté kmeny, kde dospělý vývoj do stádia kukel a brouků a není vhodné odkornění ani manipulace s kmeny. Broucí vylézající přes ošetřenou vrstvu hynou. Existuje i dílčí nebezpečí, že při silném narušení lýkové části při úživném žiru imag, může část brouků využít k opuštění otvory závrtové nebo jednotlivé výletové otvory.

Aplikace insekticidních přípravků se provádí zpravidla zádozími postřikovači za bezvětří a sucha, přičemž se ošetřovaný kmen lapáku musí otočit, aby byl ošetřen celý povrch. Do přípravků je přimíseno odpovídající barvivo, které umožňuje kontrolu ošetření. Při práci je třeba dodržovat pokyny výrobce a zásady bezpečnosti práce.

Velice výhodnou byla elektrodynamická aplikace insekticidů, která je založena na principu tříštění a rozptylu insekticidní jíchy při průchodu elektrickým polem o vysokém napětí na kapičky izodisperzního spektra o velikosti 20–100 mikronů. Nabité částice elektroaerosolu jsou aktivně přitahovány na ošetřovaný povrch. Vzhledem k dráze letu je ošetřována přilehlá i odvrácená strana kmene, úlet mimo kmen je minimalizován na 4–6 %. Vysoký elektrický náboj vylučuje překrývání kapiček, čímž je zajištěna rovnoměrná pokryvnost bez předávkování. Pokryvnost je 2,4krát vyšší proti běžným aplikátorům.



Obr. 20: Lapač „kybl“

Přenosný aplikátor Elektrodyn je ruční přístroj, kde pesticidní jácha ze zásobníku odkapává samospádem do elektrického pole, které vytváří zdroj tvořený čtyřmi monočládky o napětí 1,5 V, umožňující nasazení na 50 pracovních hodin. Zásobníkem s pesticidní jíchou 0,75 l lze ošetřit 50–80 m<sup>3</sup> kulatiny (Kula 1985).

### 5.3 Feromonové lapače

Metoda feromonových lapačů je založena na využití sekundárních atraktantů (populačně pohlavních látek) produkovaných lýkožroutem smrkovým. Vyrobením příslušné směsi těchto látek a jejich fixací do

různých medií, z nichž se pozvolna odpařují, vznikl feromonový odparník (návnada). Možnost cíleně lákat imaga kůrovce si vyžádala vytvoření odchytového zařízení (lapače), ze kterého bude dospělcům zabráněno unikát a bude možné provádět kontrolu počtu ulovených jedinců k odvození prognózy vývoje nebo využití jako obranného opatření.

#### 5.3.1 Historický vývoj a typy feromonových lapačů

Lapač je past sloužící k zachycení lýkožroutů, jejíž historický vývoj začíná u mokrých nárazových typů dvoustěnných, přechází k mokrým nárazovým lapačům čtyřstěnným, které byly vystřídané typem suchým nárazovým čtyřstěnným, dosedacím (trubicovým) a štěrbinovým. Princip lapače spočívá v tom, že v důsledku feromonu přilétají brouci, naráží na bariéru a padají do záchytného prostoru a nebo přistávají na povrchu lapače a prolézají aktivně připravenými „závrtovými“ otvory do vnitřního prostoru lapače a padají do záchytné nádoby.

#### 5.3.2 Lapače nárazové

Původní dizajn nárazových dvoustěnných lapačů „mokrých“ byl jednoduchý, tvořený rámem z úhlového železa, ve kterém bylo sklo nebo plexisklo (50×80 cm), tzv. okenní typ (Pavliček 1949, Zumr 1980). Pod sklem se nacházelo korýtko z pozinkovaného plechu naplněné z jedné třetiny vodou se smáčecím přípravkem (saponátem). Tento typ byl nahrazen terčovým (transparentním) lapačem s PE fólií v rámu (80×50 cm) (Novák 1980, Brutovský 1981), u něhož byla rovněž záchytná nádoba naplněna vodou. Křížové, čtyřstěnné lapače byly tvořené nejprve z plexi (skla) a později z neprůhledného materiálu (plech, plast) (Zumr 1979, 1980, 1983a). Zpočátku záchytná nádoba typu měličího kyblíku z plechu umístěná pod stěny lapače disponovala větším objemem vody (3–4 litry) (obr. 20), nevysychala tak rychle jako „korýtko“ pod transparentními lapači, odtokový otvor pod okrajem nádoby zabraňoval naplnění vodou za deště, obtížná byla manipulace při zjišťování počtu odlovených imag.

Další varianta mění dizajn vytvořením velkého trychtýře, do kterého jsou zasazeny dvě svíslé do kříže v kolmém uspořádání nárazové stěny o celkové ploše 50×40 cm. Trychtýř byl zakončen nádobkou z PVC o obsahu 250 ml naplněnou vodou z 1/3 a smáčedlem. Následná úprava spočívala ve zmenšení nárazových stěn (35×30 cm) se sběrnou nádobkou 500 ml s odtokovým otvorem (prům. 6 mm) chráněný silonovou sítí.



Obr. 21: Lapač Olešník

Za kuriozní lze označit feromonový lapač v podobě lepoové desky z pozinkovaného plechu (50×80 cm, nebo 50×50 cm, dvoustranný). Odparník byl umístěn ve středovém otvoru desky (5×5 cm). Oboustranný nátěr lepem užívaným na housenky (Zumr 1981).

Převod mokrých barierových lapačů na suché umožnila úprava odchytové nádoby, která byla opatřena víčkem s instalovaným sítkem propouštějícím vodu. Vznikl typ lapače pod označením Olešník (vyrobený z plechu) (obr. 21) a Chemika Bratislava neboli typ Zvolenský (vyroben z plastu). Princip obou lapačů byl identický, nevýhodou lapače Olešník byla nezbytná údržba nátěrem pro zachování hladkých stěn podkladového trychtýře a barierových stěn, u typu Chemika docházelo k častějšímu mechanickému poškození, neboť vytvrdnutím plastu na slunci byly součásti křehčí a snadno praskaly při manipulaci (instalace, skladování).



Obr.22: Lapač Theysohn

Lapače bariérové, šterbinové firmy Theyson se zařadily k suchým lapčům s dizajnem dvojstenného lapače (obr. 22).

Jedná se o černé plastové boxy o rozměru 50×60×10 cm, se šterbinami s vychýlenými výstupy. Uvnitř z horní strany

vložený feromonový odparník láká kůrovce, kteří po nárazu padají přes šterbiny na dno, které tvoří výsuvné šuplík s podélnou šterbinou. Šuplík je opatřen třemi sítky zakrytými odtokovými otvory (obr. 23).

Šterbinový lapač MULTIWIT BK se vyznačuje vanovitým a průhledným záchytným šuplíkem, který umožňuje přímo bez manipulace detekovat přítomnost brouků. Záchytný prostor je přizpůsoben k odlovu imág na sucho i do vodní substance, jejíž přítomnost snižuje počet kontrol nalitím soli Antismell bránící rozkladu zachycených imag. Je vhodný do míst,



Obr. 23: Odchyt imág l. smrkového do lapače v podmínkách gradace

kde se předpokládá vysoký odchyt, ale snížená dostupnost z hlediska pravidelné kontroly (obr. 24a, b, c). Rychlé usmrcení jedinců eliminuje případnou feromonovou komunikaci. Hnilobné procesy neutralizuje roztok soli. Dešťová voda je odváděna z lapače a nedostava se do záchytné vaničky.

Protizápachový stabilizátor Antismell je přírodní anorganická látka, která při mokřém odchytu lýkožroutů zabraňuje vysílání varovných signálních látek (tzv. antiferomónů) a vzniku páchnoucích rozkladných produktů. Při odchytu dokáže





Obr. 24: Lapač Theysohn (nový) lze sdružovat do hvězdice



25a



25b

Obr. 25: a) Lapač Ledečský (trubice); b) Lapač Slušovice

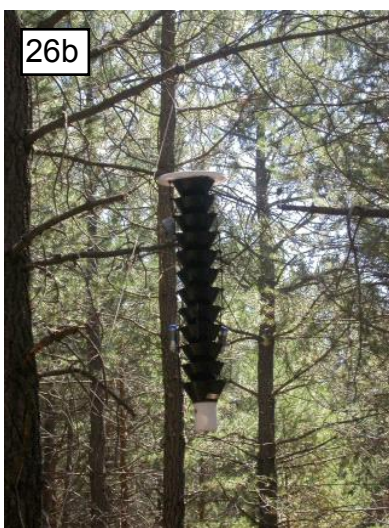
odchytu cca 15000–20000 imág, nebo při zřetelném rozkladném zápachu, zpravidla za 6 až 8 týdnů.

### 5.3.3 Dosedací lapače

Trubicové, dosedací lapače pocházejí z Norska, kde v r. 1979 začalo studium jejich účinnosti (Bakke et al. 1980), která byla srovnatelná s odchytovými lapači užitými v té době v ČR.



26a



26b

Obr. 26: a) Lapač Borregaard; b) Lapač „trychtýřovitý“

neutralizovat rozkladný pach 15000–20000 imág. Pravidelné kontroly odpadají, čímž se zvyšuje úspora času a nákladů. Počet kontrol se sníží podle intenzity a délky rojení na 2–5krát za sezónu. Přípravek se nasype na dno vaničky, zalije cca 750 ml vody a mírně promíchá. Po rozpustění soli se roztok zbarví světle modře a systém je připravený na odchyt. Výměna roztoku je nutná po

Trubicové lapače Borregaard 80 (obr. 26a) tvoří trubice, která je na vnější straně vlnovitě zprohýbaná, drsná a opatřená otvory. Na spodní straně trubice je perforovaná nádoba (košík) k zachycení imág bez vodního média, tedy se jedná o „suchý“ typ lapače. Později byl lapač inovován o záchytný límeč umístěný po obvodu tubusu ve spodní části





Obr. 27: a) Lapač Trinet; b) Lapač Woodnet

a bránil zapadnutí chybně dosednuvších brouků pod lapač. Z límce byly snadno dostupné nejnižepoložené vstupní otvory do lapače. V roce 1983 přispělo jejich masové nasazení zastavit kůrovcovou gradací (Novák, 1980). V podmínkách ČR byl vyroben na podobných principech lapač ledečský a lapač slušovický, které ale nenašly dlouhodobějšího uplatnění. V zahraničí existují lapače trubicové v systému „trychtýřů“ (obr. 26b).

TRINET (obr. 27a) představuje modifikaci trojnožky, kde dřevěné sekce nahrazuje hliníková konstrukce tří nastavitelných tyčí, na něž je rozprostřena insekticidem napuštěná síť po níž ve vrcholku je umístěn feromonový odparník lakající kůrovce. Kůrovci lezoucí po síti se tak dostávají do přímého kontaktu s insekticidem a hynou. Vzhledem ke konstrukčnímu materiálu je ohrožena zcizením.

WOODNET (obr. 27b) sítě jsou kontaminovány insekticidem a slouží k zakrytí celých skládek, případně vytvoření otráveného lapače. Atraktivní dřevo je tak ochráněno minimálně po dobu letové fáze lýkožrouta smrkového. Nevýhodou je, že nalétající užitečná složka při pohybu po síti hyne.

#### 5.4 Gradace lýkožrouta smrkového a jejich příčiny a význam

Negativní dopady větrných kalamit (obr. 28) a přemnožení lýkožrouta smrkového na smrkové lesy, lokální ekonomiku regionů i společnost jsou nepřehlédnutelné. Uvádějí se z téměř všech evropských zemí, kde se vyskytuje smrk ztepilý. Kalamity jsou časté ve Skandinávii (Vallinger, Petterson 1996, Vallinger, Fridman 1999), Anglii (Wright, Quine 1993), Francii (Hougardy, Grégoire 2001), Švýcarsku (Wohlgemuth et al. 1995, Wermelinger et al. 2002), Německu (Griesche 1995, Kentera, Funke 1995, König et al. 1995), České republice (Skuhřavý 2002, Vicena et al. 2004), v Nizozemsku (Luitjes 1976), České republice (Kořen 2005b, Zach et al. 2007).

Přírodní disturbance v evropských lesích v 19. a 20. století z hlediska původu, intenzity a celospolečenského významu analyzovali Schelhaas et al. (2003). Přemnožení (gradace) *Ips typographus* v Evropě podrobně zpracoval Skuhřavý (2002). V knižní monografii, mapující jeho kalamitní přemnožení od 19. po začátek 21. století, analyzoval, na základě bohaté odborné literatury, příčinné souvislosti vzniku gradací, průběh a rozsah gradací, jakož i ekologické a ekonomické dopady, včetně možností řešení nepříznivé situace, zejména v hospodářských lesích (obr. 29).



Obr. 28: Kalamitní situace jsou základem pro namnožení kůrovců

Fenomén odumírání lesa vlivem větrných kalamit a následných přemnožení podkorního hmyzu, zejména lýkožrouta smrkového, není nový ani v horských smrkových lesích Tater. Několik větrové kalamity v Tatrách dokumentuje z hlediska přemnožené lýkožrouta smrkového Pfeffer (1954). Kořen (2005b) uvádí z oblasti bohatý seznam větrných kalamit většího rozsahu za roky 1915–2004. Největší přírodní disturbance v Tatrách za posledních 100 let způsobil extrémně silný vítr 19. listopadu 2004, kdy zničil nebo mechanicky poškodil převážně smrkové lesy na ploše přibližně 12600 ha (cca 2

miliony m<sup>3</sup> kalamitního dřeva). Převážná část kalamitního dřeva byla zpracována a odstraněna, v některých přísně chráněných lokalitách ponechána "in situ".

Velké množství zlomů a vývraty ponecháno na přirozený rozpad v Národní přírodní rezervaci Tichá dolina (ústí doliny Kôprovica), což se projevilo gradačním efektem a napadením větrem nenarušených porostů a jejich následným rozpadem v důsledku lýkožrouta smrkového (obr. 30).

Negativní dopady větrovných kalamit a přemnožení lýkožrouta smrkového na smrkové lesy, lokální ekonomiku regionů i společnost sú neprehliadnuteľné. Uvádzajú sa z takmer všetkých európskych krajín, kde sa vyskytuje smrek obyčajný. Kalamity sú časté v Škandinávii (Vallinger & Petterson 1996, Vallinger & Fridman 1999), Anglicku (Wright & Quine 1993), Francúzsku (Hougardy & Grégoire 2001), Švajčiarsku (Wohlgemuth et al. 1995, Wermelinger et al. 2002, 2003; Duelli et al. 2002), Nemecku (Griesche 1995, Kenter & Funke 1995, König et al. 1995, Kenter et al. 1997), České republice (Skuhravý 2002, Vicena et al. 2004), v Holandsku (Luitjes 1976), Slovenskej republice (Koreň 2005b, Zach et



Obr. 29: Rozpad porostů vlivem přemnoženého lýkožrouta smrkového

al. 2007).



Obr. 30: a) Pohled do korun kůrovcového ohniska ve Vysokých Tatrách; b) Gradační území lýkožrouta smrkového v Tiché dolině (Vysoké Tatry)

al. 2007).

Přírodní disturbance v evropských lesích v 19. a 20. století z hlediska původu, intenzity a celospolečenského významu analyzovali Schelhaas et al. (2003). Přemnožení (gradácie) *Ips typographus* v Evropě podrobne spracoval Skuhravý (2002). V knižnej monografii, mapujúcej jeho kalamitné premoženia od 19. po začiatok 21. storočia,



analyzoval, na základe bohatej odbornej literatúry, príčinné súvislosti vzniku gradácií, priebeh a rozsah gradácií, ako i ekologické a ekonomické dopady, vrátane možností riešenia nepriaznivej situácie, najmä v hospodárskych lesoch.

Fenomén odumierania lesa vplyvom vetrových kalamít a následných premnožení podkôrneho hmyzu, najmä lykožrúta smrekového, nie je nový ani v horských smrekových lesoch Tatier. Viaceré vetrové kalamity v Tatrách dokumentuje z hľadiska premnožení lykožrúta smrekového Pfeffer (1954). Koreň (2005b) uvádza z oblasti bohatý zoznam vetrových kalamít väčšieho rozsahu za roky 1915–2004. Najväčšiu prírodnú disturbanciu v Tatrách za posledných 100 rokov spôsobil extrémne silný vietor 19. novembra 2004, keď zničil alebo mechanicky poškodil prevažne smrekové lesy na ploche približne 12600 ha (cca 2 milióny m<sup>3</sup> kalamitného dreva). Prevažná časť kalamitného dreva bola spracovaná a odstránená, v niektorých prísne chránených lokalitách ponechaná „in situ“.

Veľké množstvo zlomov a vývrátov ponechané na prirodzený rozpad v Národnej prírodnej rezervácii Tichá dolina (ústie doliny Kôprovica) umožnilo získať a spracovať materiál podkôrníkovitých zo smrekového lesa s rôznym stupňom ovplyvnenia vetrom po vyššie zmienenej víchrici v zmysle vyššie uvedených cieľov. Data umožňujú porovnanie početnosti podkôrníkovitých v biotopoch v čase a následne odhaliť, ktorý z nich im poskytuje optimálne podmienky na prežitie.

## 6 LITERATURA

- Abgrall J.-F. 1987: L'utilisation de la methode des arbres-pitges avec les pheromones de synthese dam la lutte contre le typographe. CEMAGREF-Inf. Tech., 67 (I): 1-4.
- Abgrall J.-F., Schvester D. 1987: Observations sur le piegeage de *Ips typographus* L. apres chablis. Revue Forestiere Francaise, 39 (4): 359-377.
- Adlung K. G., Schicke P. & O'svath J. 1986: Analyse einer Untersuchung zur Bekämpfung des Buchdruckers (*Ips typographus* L.) unter Einsatz von Pheromonen. Journal of Plant Diseases and Protection, 93 (5): 462-478, 93 (6): 574-584.
- Anderbrant O. 1990: Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. Ecological Entomology, 15: 1-8.
- Andersen, S.O. 2010: Insect cuticular sclerotization: a review. Insect Biochemistry and Molecular Biology 40, SI 166-178.
- Andrewatha H.G., Birch L.C. 1954: The distribution and abundance of animals. Chicago, Inninois, 258 pp.
- Annala E. 1969: Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Ann. Zool. Fenn. 6: 161-208.
- Bakke A. 1989: The recent *Ips typographus* outbreak in Norway - experiences from a control program. Holarctic Ecology, 134: 515-519.
- Bakke A., Froyen P., Skatebol L. 1977: Field response to a new pheromonal compound isolated from *Ips typographus*. *Naturwissenschaften*, 64: 98 pp.
- Bakke A., Kvamme T. 1981: Kairomone response in *Thanasimus* predators to pheromone components of *Ips typographus*. Journal of Chemical Ecology, 7 (2): 305-312.
- Balachowsky A., 1949: Les Scolytides, Faune de France. Paris. 320 pp.
- Balazy S., Michalski J. 1962: Die parasitische Hymenopteren der Borkenkäfer (Col., Scol.) in Polen. Práce komisji Nauk Rolnicznych i Lesnych. Poznań, 13: 71-141.
- Bathon H. 1996. Impact of entomopathogenic nematodes on non-target hosts. Biocontrol Science and Technology, 6: 421-434.
- Bender K. 1948: Studienüber die Massenvermehrung des grossen Fichtenborkenkäfers (*Ips typographus* L.) aus dem Raum Messkirch (Südbaden) während der Jahre 1946 und 1947. Dissertation Freiburg/Brsg., 77 pp.
- Berryman A. A. 1974: Dynamics of bark beetle populations: towards a general productivity model. Environmental Entomology, 4: 579-585.
- Bidochka M. J., Menzies F. V., Kamp A. M. 2002: Genetic groups of the insect-pathogenic fungus *Beauveria bassiana* are associated with habitat and thermal growth preferences. Archives of Microbiology, 178: 531-537.
- Biermann G. 1977: Zur Überwinterung des Buchdruckers, *Ips typographus* (L.), in der Bodenstreu (Col., Scolytidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 84: 59-74.
- Birgersson G., Schlyter F., Löfqvist J., Bergström G. 1984: Quantitative variation of pheromone components in the spruce bark beetle *Ips typographus* from different attack phases. *Journal of Chemical Ecology*, 10: 1029-1055.
- Bombosch S. 1954: Zur Epidemiologie des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). In: Wellenstein G. (ed.): Die Grosse Borkenkalamitat in Sudwestdeutschland 1944-1951. Ringingen, Forstschutzstelle Sudwest, 239-283.
- Bombosch S. 1988: Some considerations on the use of bark beetles pheromones. In: Payne T. L., Saarenmaa H. (eds.) Integrated Control of Scolytid Bark Beetles. UEFRO Working Party on Integrated Control of Bark Beetles, July 1988, Vancouver, BC Canada, Virginia Polytechnic Institute and State University Press, Blacksburg, VA, pp. 263-265.
- Borkenkäferherden. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 99: 510-542.
- Botterweg P.F. 1982: Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat kontent. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 94: 466-489.

- Bouček Z., Pulpán J., Šedivý J. 1953: Poznámky o blanokřídých cizopasnících kůrovce smrkového (*Ips typographus* L.) v ČSR. *Zool. ent. listy* II, (XVI): 145–158.
- Brutovský D. 1981: Výsledky overovania prípravku Pheroprax v boji proti lýkožrútu smrekovému. *Les*, 4: 166–170.
- Burjanadze M., Goginashvili N. 2009: Occurrence of pathogens and nematodes in the spruce bark beetles, *Ips typographus* (Col., Scolytidae) in Borjomi gorge. *Bulletin of the Georgian National Academy of Sciences*, 3: 145–149.
- Butovitsch V. 1938: Om granbarkborrens massförökning i södra Dalarna (Referat: Über die Messenvermehrung von *Ips typographus* in Süddalekarelien). *Norrlands skogsvarvardsförbunds Tidskr.*, 91–126.
- CABI/EPPO 1997. Quarantine Pests for Europe. In: Smith I. M. et al. (eds.). Wallingford, CAB International: 1425 s.
- Cali A., Takvorian P. 1999: Developmental morphology and life cycles of the microsporidia. In: Wittner M., Weiss L. (eds.): *The microsporidia and microsporidiosis*. Washington DC, *American Society of Microbiology*, 85–128.
- Capecki, Z. 1978: Untersuchungen über kambio- und xylophage Insekten in durch Wind und Wächte beschädigten Fichtenbeständen im Gebirge. In: *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa*. Warszawa, 536: 37–117.
- Ceryngier P., Hodek I. 1996. Enemies of Coccinellidae. In: Hodek I., Honěk A. (eds.): *Ecology of Coccinellidae*. Boston, Kluwer Academic Publishers: 319–350.
- Clopton R. E., Gold R. E. 1996: Host specificity of *Gregarina blattarum* von Siebold, 1839 (Apicomplexa: Eugregarinida) among five species of domiciliary cockroaches. *Journal of Invertebrate Pathology*, 67: 219–223.
- Corradi N., Keeling P. J. 2009: Microsporidia: a journey through radical taxonomical revisions. *Fungal Biology Reviews*, 23: 1–8.
- Čapek M. 1958: Revision der auropäischen Arten der Gattungen *Cosmophorum* Ratz. (Hym., Braconidae). *Acta ent. Mus. Nat. Pragae*, 32: 151–169.
- Doležal P. 2000: Diapauza u lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* (L.)). In: Podrázský V., Ryšánková H., Vacek S., Ulbrichová I. (eds.): *Sborník z celostátní konference „Monitoring, výzkum a management ekosystémů Národního parku Šumava“*, Kostelec nad Černými lesy, 27.–28. listopadu 2000. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 64–68.
- Doležal P. 2014: Diapauza u lýkožrouta smrkového – možná cesta ke zvýšení efektivity ochranných zásahů. *Závěrečná zpráva, Č. Budějovice*, 74 pp.
- Doležal P., Sehnal F. 2007: Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *J. Appl. Entomol.*, 131(3): 165–173.
- Drumont A., Gonzalez R., de Windt N., Grégoire J.-C., de Proft M., Seutin E. 1992: Semiochemicals and the integrated management of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in Belgium. *Journal of Applied Entomology*, 114: 333–337.
- 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.
- Eichhoff W. 1878: Ratio, descriptio, emendaci corum Tomicinorum. *Memoires de la Scovieté royale des science de Liege*, 8: 532 pp.
- Escherich K. 1923: *Die Forstinsekten Mitteleuropas*. Zweiter Band. Berlin: P. Parey, 664 pp.
- Fielding N., Evans B., Burgess R., Evans H. 1994: Protected Zone surveys in Great Britain for *Ips typographus*, *I. amitinus*, *I. duplicatus* and *Dendroctonus micans*. *Research Information Note - Forestry Authority Research Division Farnham, UK*, No. 253: 6 pp.
- Fleischer A. 1875: Lýkožrouti čili korovci (*Bostrychus typographus* L.) v Šumavě a jejich nepřátelé. *Vesmír*, 4: 97–99, 111–114, 128–129.

- Flora M. 2004. Zákon č. 250/1852 a lesní právo do roku 1960. In: Lesní právo – historie, současnost a budoucnost. Lesu zdar, 10 (2/3): 5–7. [online]. [cit. 5. 9. 2011]. Dostupné na: [http://www.lesy.cz/lesuzdar/download/2004/02-03\\_04.pdf](http://www.lesy.cz/lesuzdar/download/2004/02-03_04.pdf)
- Fora C.G.1, Lauer K.F., Banu C., Berar C. 2012: Parasitoids of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in the Natural Park Spuzeni. *J. of Horticulture, Forestry and Biotechnology*, 16(1): 174–176.
- Forse E., Solbreck CH. 1985: Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, Tininy and height of flight. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 100: 47–57.
- Forse E., Solbreck CH. 1989: Effect of wind and insects size on catches of flying beetles in a windows trap. 15 pp.
- Forsse E. 1987: Flight duration in *Ips typographus* L.: insensitivity to nematode infection. *Journal of Applied Entomology*, 104: 326–328.
- Forsse E. 1987: Flight duration in *Ips typographus* L.: Intensity to nematode infection. *Journal of Applied Entomology*, 104: 326–328.
- Forsse E. 1989: Migration in bark beetles with special reference to the spruce bark beetle *Ips typographus*. Dissertation, Sveriges Lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Forst S., Dowds B., Boemare N., Stackebrandt E. 1997: *Xenorhabdus* and *Photorhabdus* spp.: bugs that kill bugs. *Annual Review of Microbiology*, 51: 47–72.
- Franz J. 1948: Ökologische Beobachtungen am Buchdrucker (*Ips typographus* L.) Teil I. *Zoologische Jahrbucher*, 77: 426–442.
- Franz J. 1950: Zur Lebensweise des Buchdrucker, *Ips typographus* L. *Anzeiger Schädlingskunde*, 23: 51–53.
- Führer E., Hausmann B., Wiener L. 1991: Borkenkäferbefall (Col., Scolytidae) und Terpenmuster der Fichtenrinde (*Picea abies* Karst.) an Fangbaumen. *J. Appl. Ent.* 112: 113–123.
- Führer E., Hausmann B., Wiener L. 1993: Brutraumdifferenzierung zwischen *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae) an Fichtenstammern in ihrer Beziehung zu Monoterpenmustern. *Mitt. Dtsch. Gesell. Angew. Ent.*, 8: 491–496.
- Führer E., Chen Z.Y. 1979: Zum Einfluss von Photoperiode und Temperatur auf die Entwicklung des Kupferstechers *Pityogenes chalcographus* L. *Forstw. Cbl.* 98: 87–91.
- Führer E., Wiener L., Hausmann B., 1992: Dynamik von Terpen Mustern und Borkenkäferbefall an Fangbaum - Fichten unterschiedlichen Kronen - Zustandes (Coleoptera, Funke W., Petershagen M. 1991: Zur Orientierung und zur Flugaktivität von *Ips typographus* L. und *Trypodendron lineatum* Ol. (Scolytidae). In: Wulf A., Kehr R. (eds.): Borkenkäfer-Gefahren nach Sturmschäden. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem*, 267: 94–100.
- Furuta K., Iguchi K., Lawson S. 1996: Seasonal difference in the abundance of the spruce beetle (*Ips typographus japonicus* Nijima) (Col., Scolytidae) within and outside forest in a bivoltine area. *J. Appl. Ent.*, 120: 125–129.
- Gaugler R., Kaya H.K. 1990. Entomopathogenic nematodes in biological control. Boca Raton, CRC Press: 365 s.
- Giric A.A. 1975: Osnovy biologičeskoj borby s korojedom tipografom (*Ips typographus* L., Coleoptera, Ipsidae). Lvov, 151 pp.
- Giric A.A. 1975: Osnovy biologičeskoj borby s koroedom – tipografom (*Ips typographus* L., Coleoptera, Ipsidae). Lvov: Vysshaja škola, 153 pp. (in Russian)
- Gonzales R., Grégoire J.-C., Drumont A., De Windt N. 1996: A sampling technique to estimate within – tree populations of preemergent *Ips typographus* (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 120: 569–576.
- Grečkin V.P. 1949: Biologičeskij metod borby s bgoričnymi vrediteljami lesa. Rezultaty rabot VNIILCH za 1941–1945 gg., n. 27: 52–58.

- Gries G. 1985: Zur Frage der Dispersion des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 99: 12–22.
- Griesche, C. 1995: Die Probleme der Orkane von 1990 immer noch nicht ganz beseitigt. *Unser Wald (Germany)*, 47(1): 7–8.
- Grodzki W. 1997: Possibilities of the control of the double-spined bark beetle *Ips duplicatus* C. R. Sahlb in the Southern Poland. *Sylwan*, 11: 25–36.
- Grodzki W. 2003: Distribution range of the double spined bark beetle *Ips duplicatus* C. R. Sahlb (Col.: Scolytidae) in the mountain areas of southern Poland. *Sylwan*, 8: 29–36.
- Haack R.A. 2001: Intercepted Scolytidae (Coleoptera) at US ports of entry: 1985–2000. *Integrated Pest Management Reviews*, 6: 253–282.
- Hagedorn M. 1910: *Genera Insectorum-Coleoptera, Ipidae*. Wytsmann Verl. Brüssel, 178 pp.
- Hajek A.E., St. Leger R.J. 1994: Interactions between fungal pathogens and insect hosts. *Annual Review of Entomology*, 39: 293–322.
- Händel U., Kenis M., Wegensteiner R. 2001: Untersuchungen zum Vorkommen von Pathogenen und Parasiten in Populationen überwinternder Fichtenborkenkäfer (Col., Scolytidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 13: 423–428.
- Händel U., Wegensteiner R., Weiser J., Žižka Z. 2003: Occurrence of pathogens in associated living bark beetles (Col., Scolytidae) from different spruce stands in Austria. *Journal of Pest Science*, 76: 22–32.
- Hennings C. 1907: Experimentall-biologische Studien an Borkenkäfern, I.–II. *Naturwiss. Ztschr. Land.-u. Forstwiss.*, 5: 66–75., 97–125.
- Hennings C. 1908: Experimentall-biologische Studien an Borkenkäfern, III. *Naturwiss. Ztschr. Land-u. Forstwiss.*, 6: 209–229.
- Holuša J., Lubojacký J. 2013: Comparison of lure-baited insecticide-treated tripod trap logs and lure-baited traps for control of *Ips duplicatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Pest Science*, 86 (3): 483–489.
- Holuša J., Weiser J. 2005: Biologické postupy boje s lesními škůdci. *Zpravodaj ochrany lesa*, 11: 18–23.
- Holuša J., Weiser J., Drápela K. 2007: Pathogens of *Ips duplicatus* (Coleoptera, Scolytidae) in three areas in Central Europe. *Acta Protozoologica*, 46: 157–167.
- Holuša J., Weiser J., Žižka Z. 2009: Pathogens of the spruce bark beetles *Ips typographus* and *Ips duplicatus*. *Central European Journal of Biology*, 4: 567–573.
- Holuša, J., Kula, E., Knížek, M., Kozák, D., Ząbecki, W. 2009: *Atraktivita lapáků*. GS LČR, 03: 43 pp.
- Hougardy, E., Grégoire, J.C. 2001: Bark-Beetle Parasitoids Population Surveys Following Storm Damage in Spruce Stands in the Vosges Region (France). *Integrated pest management reviews*, 6: (3–4), 163–168.
- Hurling R., Stetter J. 2012: Untersuchungen zur Fangleistung von Schlitzfallen und Fangholzhaufen bei der lokalen Dichteabsenkung von Buchdrucker (*Ips typographus*)-Populationen. *Gesunde Pflanzen*, 64: 89–99.
- Chararas C. 1962: *Étude biologique des scolytides des coniferes*. Paris: Le Chevalier, 556 pp.
- Christiansen E. 1985: Ips/Ceratocystis – infection of Norway spruce. What is drasly dosage? *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 99: 6–11.
- Christiansen E., Huse K.J. 1980: Infestation ability of *Ips typographus* in Norway spruce in relation to butt rot, tree vitality and increment. *Norsk Skogforskning*, 35 (8): 473–482.
- Christiansen E., Waring R.H., Berryman A.A. 1987: Resistance of Conifers to Bark Beetle Attack: Searching for General Relationships. *Forest Ecology Management*, 22: 89–106.

- Ihssen G. 1950: Über Bodenstreuuntersuchungen im Rahmen der Bekämpfungsmassnahmen gegen den Fichtenborkenkäfer (*Ips typographus* L.). *Forstwirtschaft – Holzwirtschaft*, 4: 339–341.
- Jakuš, R. 1995: Bark beetle (*Col. Scolytidae*) communities and host and site factors on tree level in Norway spruce primeval natural forest. *J. Appl. Ent.*, 119 (10): 643–651.
- Jakuš, R. 1998b: Patch level variation on bark beetle attack (*Col., Scolytidae*) on snapped and uprooted trees in Norway spruce primeval natural forest in endemic conditions: effects of host and insolation. *J. Appl. Ent.*, 122: 409–421.
- Jamnický J. 1953: Prirodzení nepriatel'ia korovca *Ips typographus* L. ich význam a možnosť ich využitia v boji proti korovcom. *Polana* 6: 128–130, 7: 166–170.
- Jankovský L. 1994: Kořenové hniloby jako predispoziční faktor kůrovcové kalamity. Důsledek či příčina? Sb. ref. „Kůrovcová kalamita: příčiny, rozsah, ochrana.“ MZLU v Brně, 54–59.
- Jelínek, J. 1993: Check-list of Czechoslovak insects IV (Coleoptera). *Folia Heyrovskyana*, Supl. 1, Praha, 172.
- Jeniš J. & Vrba M. 2007: Srovnání účinnosti lapáků, otrávených trojnožek a lapačů. *Lesnická práce*, 86 (9): 586/26.
- Kaczmarek, S., Michalski, J., 1994: Roztocze (Acari, Mesostigmata) w zerowiskach kornika drukarza (*Ips typographus* L.) w Polsce. *Poznan. Tow. Przyj. Nauk Roln. i Lesn. Pr. Kom. Nauk Roln. Kom. Nauk. Lesn.*, 78: 75–82.
- Kalandra A. 1960: Příspěvek ke gradologii kůrovce *Ips typographus* L. *Sborník Československé akademie zemědělských věd, Lesnictví*, 33: 345–364.
- Karpiński J.J. 1935: Przyczyny ograniczające rozmnożenie się korników drukarzy (*Ips typographus* L. i *Ips duplicatus* Sahib.) w lesie pierwotnym. *Rozprawy i Sprawozdania, Serja A*, 15: 1–86.
- Kaya H. K. 1984: Nematode parasites of bark beetles. In: Nickle W. R. (eds.): *Plant and insect nematodes*. New York, Marcel Dekker, Inc.: 727–754.
- Kereselidze M., Wegensteiner R., Goginashvili N., Tvaradze M., Pilarska D. 2010: Further studies on the occurrence of natural enemies of *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Georgia. *Acta Zoologica Bulgarica*, 62: 131–139.
- Kielczewski, B., Moser, J.C., Wiśniewski, J., 1983: Surveying the acarofauna associated with Polish Scolytidae. *Bull. De la Soc. Des amis des Sc. Et des Letteres de Poznań, Ser. D, Sc. Biol.*, 22: 151–159.
- Kirchhoff J.-F., Führer E. 1990: Experimentelle Analyse der Infektion und des Entwicklungszyklus von *Malamoeba scolyti* in *Dryocoetes autographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Entomophaga*, 35: 537–544.
- Kisielowski, S. 1978: The four-eyed spruce bark beetle (*Polygraphus poligraphus* L.) in montane forest stands attacked by the honey-fungus. *Sylwan*, 7: 25–29.
- Klimetzek D., Vité J.P. 1989: 1.3. Tierische Schädlinge. In: Schmidt-Vogt H. (ed.): *Die Fichte. Band II/2. Krankheiten Schäden Fichtensterben*. Hamburg und Berlin, Verlag Paul Parey, 608 pp.
- Knížek M., Doležal P. 2011: Způsob života lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (Linnaeus, 1758), (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) v Česku. *Lesník 21. století, etologie lýkožrouta smrkového, Kašperské hory*, II: 15–17.
- Koleva P., Kolev N., Schopf A., Wegensteiner R. 2012: Untersuchungen zur Effizienz von insektizidbehandelten Fanghölzern gegen den Buchdrucker *Ips typographus* (Coleoptera, Curculionidae). *Forstschutz Aktuell*, 54: 16–21.
- Komárek J. 1925: Studie o kůrovci smrkovém (*Ips typographus* L.). *Lesnická práce*, 4: 101–108.

- Komárek J. 1931: *Mnišková kalamita v letech 1917–1927*. Praha, Ministerstvo zemědělství, 256 pp.
- König, A., Mößmer, R., Bäuml, A. 1995: Silvicultural documentation of the planar storm damages in winter 1990 in Bavaria and the meteorological conditions at the time of damage. LWF. Berichte aus der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, 2: 352 pp.
- Koreň, M. 2005: Vetrová kalamita 19. novembra 2004 – nové pohľady a konsekvencie. Tatry, 7–29.
- Kratochvíl J., Bartoš E. 1954: Soustava a jména živočichů. Nakl. ČSAV, Praha, 544 pp.
- Kreutz J., Vaupel O., Zimmermann G. 2004: Efficacy of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. against the spruce bark beetle, *Ips typographus* L., in the laboratory under various conditions. Journal of Applied Entomology, 128: 384–389.
- Kršiak B. 2009: Podkôrníkovité (Coleoptera: Scolytidae) a foretické uropodné roztoče (Acarina, Mesostigmata: Uropodina) v horskom smrekovom lese. Dizertačná práca, SAV Zvolen, 89 pp.
- Křístek J., Urban J. 1994: Vztah kůrovců ke stromům postiženým hnilobami. Sb. ref. „Kůrovcová kalamita: příčiny, rozsah, ochrana.“ MZLU v Brně, 60–69.
- Kučera V. 1951: Insekticidy v boji proti kůrovcům. Československý les, 31: 75–77.
- Kuhn W. 1949: Das Massenaufreten des achtzähligen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. nach Untersuchungen in schweizerischen Waldungen 1946–1949. Mittheilungen der Schweizerischen Zentralanstalt für des Forstliche Versuchswesen, 26: 245–330.
- Kula E. 1986: Synusie of spruce bark beetle parasites at forest district Chuchelná. Acta univ. agric., Brno, C, 55 (1–4): 103–143.
- Kula E., Ząbecki W. 2004: Kambioxylofágní fauna stojících smrkových zlomů v porostech povodí nádrže Šance (Beskydy). Beskydy, 17: 149–154.
- Kula E., Ząbecki J. 2002: Struktura kambioxylofágní fauny smrku rezervace Kněhyně a hospodářských smrkových porostů v Beskydech. Čas. Slez. Muz. Opava (A), 51 (2): 155–164.
- Kula E., Ząbecki W. 1996: Synuzie kambioxylofágů na smrcích podúrovně. Zpravodaj Beskydy, 8: 213–220
- Kula E., Ząbecki W. 1997a: Vliv sociálního postavení stromu na faunu kambioxylofágů smrku. Lesnictví-Forestry, 43 (6): 269–278.
- Kula E., Ząbecki W. 1997b: Lightning-stroken areas as the centres of bark-beetle-infested patches within spruce stands. Sylwan, CXLI (8): 89–97.
- Kula E., Ząbecki W. 1998a: Synuzie kambioxylofágů podúrovňových smrků stresovaných houbovými patogeny. Zpravodaj Beskydy, 11: 155–160
- Kula E., Ząbecki W. 1998b: Struktura kambioxylofágní fauny kmene a větví smrků oslabených houbovými patogeny. Zprávy lesnického výzkumu, 43 (1): 17–27
- Kula E., Ząbecki W. 1999a: Kambioxylofágní fauna smrků stresovaných václavkou a kořenovníkem vrstevnatým. J. FOR. SCI., 45 (10): 457–466
- Kula E., Ząbecki W. 1999b: Nika kambioxylofágů na smrcích stresovaných kořenovými houbovými patogeny. J. FOR. SCI., 45 (8): 348–357
- Kula E., Ząbecki W. 2000a: Štíhlostní koeficient a kambioxylofágní fauna smrku, Zpravodaj Beskydy, 13: 171–176.
- Kula E., Ząbecki W. 2000b: Struktura kambioxylofágní fauny smrku při různé výčetní tloušťce. Lesn. Čas. - Forestry Journal, 46 (3): 257–272
- Kula E., Ząbecki W. 2001: Attractiveness of spruce for cambioxylophages as related to stand age. J. For. Sci., 47 (2): 88–96.
- Kula E., Ząbecki W. 2005: Kambioxylofágní fauna smrkových odlomů v území se základním stavem lýkožrouta smrkového. Beskydy, 18: 145–150.



- Kula E., Ząbecki W. 2006: Jarní aspekt v osídlení kmene smrkových vývratů kambiofágy. *Beskydy*, 19: 177–184.
- Kula E., Ząbecki W. 2007: Synuzie kambioxylofágů zimních vývratů v prvním roce po polomu. *Beskydy*, 20: 199–210.
- Kula E., Ząbecki W., 1999c: The effect of altitude on occurrence of cambioxylophages of spruce. *The Beskids Bulletin*, 12: 139–144.
- Kupčák V. 2005: Ochrana lesa a lesní zákon. In: Lenocho J. (ed.): Ekonomické aspekty ochrany lesa. Sborník ze semináře, Ovčárna-Jeseníky, 5.5.–6.5. 2005. MZLU v Brně: 45–52.
- Landa Z., Horňák P., Osborne L. S., Nováková A., Bursová E. 2001: Entomogenous fungi associated with spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae) in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 6: 259–272.
- Landa Z., Křenová Z., Vojtěch O. 2007: Využití houby *Beauveria bassiana* v ochraně proti lýkožroutu smrkovému. *Lesnická práce*, 86: 646–647.
- Lekander B. 1968: Scandinavian bark beetle larva. Descriptions and Classification. *Indy. Skogszoologi*, Stockholm, 4: 186 pp.
- Lekander B., Bejer-Petersen B., Kangas E., Bakke A. 1977: The distribution of bark beetles in the Nordic countries. *Acta Entomologica Fennica*, 32: 1–37.
- Lieutier F. 1980: Le parasitisme d'*Ips sexdentatus* (Boern) (Coleoptera: Scolytidae) par les nématodes du genre *Parasitaphelenchus* Fuchs. Relations avec le parasitisme par *Contortylenchus diplogaster* (v. Lins.). *Revue Nématology*, 3: 271–281.
- Lindelöw A., Weslien J. 1986: Sex-specific emergence of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytidae) and flight behavior in response to pheromone source following hibernation. *The Canadian Entomologist*, 118: 59–67.
- Lipa J.J. 1967: Studies on gregarines (Gregarinomorpha) of arthropods in Poland. *Acta Protozoologica*, 5: 97–179.
- Lobinger G. 1996: Variations in sex ratio during an outbreak of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Southern Bavaria. *Anz. School. Kde, Pfl. – Umweltschutz*, 69: 51–53.
- Lubojacký J. 2012: Vývoj legislativy související s ochranou lesů před lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus* L.) v českých zemích do současné podoby. *ZLV*, 57 (2): 189–193. **89**
- Lubojacký J., Holuša J. 2011: Comparison of spruce bark beetle (*Ips typographus*) catches between treated trap logs and pheromone traps. *Šumarski list*, CXXXV (5–6): 233–242.
- Lukášová K., Holuša J. 2012: Patogeny lýkožroutů rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): review. *Zprávy lesnického výzkumu*, 57 (3): 203–240.
- Madziara-Borusiewicz, K., Strzelecka, H. 1977: Conditions of spruce (*Picea excelsa* Lk.) infestation by the engraver beetle (*Ips typographus* L.) in mountains of Poland. I. Chemical composition of volatile oils from healthy trees and those infested with the honey fungus (*Armillaria mellea* [Vahl] Quél.). *Z. ang. Ent.*, 83: 409–415.
- Mart C. M., De Jong M. C. M., Grijpma P. 1986: Competition between larvae of *Ips typographus*. *Ent. Exp. Appl.* 41: 121–133.
- Martínek V. 1952: Pokusy s bojem proti kůrovci (*Ips typographus* L.) poprašováním lapáků insekticidy. *Lesnická práce*, 31(1): 17–26.
- Martínek V. 1956a: Příspěvek k osvětlení problému sesterského pokolení u kůrovce *Ips typographus* L. *Sborník Československé Akademie Zemědělských Věd, Lesnictví*, 29: 615–644.
- Martínek V. 1956b: Číselné vyjádření hustoty náletu kůrovce *Ips typographus* L. na kmenech při přemnožení. *Sborník Československé Akademie Zemědělských Věd, Lesnictví*, 29: 411–426.
- Martínek V. 1957: K otázce zakládání tzv. sesterského pokolení u kůrovce *Ips typographus* L. v horské a chlumní oblasti. *Sborník Československé Akademie Zemědělských Věd, Lesnictví*, 30: 687–722.

- Martinek V. 1961: Problém natality a gradace kůrovce *Ips typographus* L. ve střední Evropě. *Rozpravy Československé Akademie Věd, Řada MPV*, 71 (3): 1–78.
- Martinek, V. (1956): Příspěvek k osvětlení problému sesterského pokolení u kůrovce *Ips typographus* L. Sborník Československé akademie zemědělských věd - Lesnictví, 26 (9), 615 – 643.
- Martinek, V. (1957): K otázce zakládání tzv. sesterského pokolení u kůrovce *Ips typographus* L. v horské a chlumní oblasti. Sborník československé akademie zemědělských věd – Lesnictví 3 (10): 687 – 722.
- Martinek, V. (1961): Problém natality a gradace kůrovce *Ips typographus* L. ve střední Evropě – Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, Ročník 71/1961. Řada MPV. Sešit 3.
- Matoušek P., Modlinger R., Holuša J., Turčáni M. 2012: Počet vajíček kladených lýkožroutem smrkovým *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) na stromových lapacích: vliv vybraných faktorů. *Zprávy lesnického výzkumu*, 57 (2): 126–132.
- Mazur A., Łabędzki A., Raj A. 2006: Observations of phenology and frequencing of the spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) and its accompanying species in the uppermost subalpine spruce forest zone environment in the Karkonoski National Park. In: Kolk A. (ed.): *Insect outbreaks in managed and unmanaged forests*. Warszawa, Instytut Badawczy Leśnictwa: 29–48.
- McNee, W.R., Wood, D.L., Storer, A.J. 2000: Pre-emergence feeding in bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*, 29, 495–501.
- Merker L. 1957: Die ökologischen Ursachen der Massenvermehrung des grossen Fichtenborkenkäfers in Südwestdeutschland während der Jahre 1941 bis 1951. Freiburg, 140 pp.
- Merker L., Wild M. 1954: Das Reifen der Geschlechtsdrüsen beim grossen Fichtenborkenkäfer und sein Einfluss auf das Verhalten der Tiers. *Beitr. Entomol.*, 4: 451–468.
- Micháľková V., Krascenitsová E., Kozánek M. 2011: On the pathogens of the spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytinae) in the Western Carpathians. *Biologia*, 67: 217–221.
- Mills N. J. 1986. A preliminary analysis of the dynamics of within tree population of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 102: 402–416.
- Moser, J.C., Bogenschütz, H., 1984: A key to the mites associated with flying *Ips typographus* in South Germany. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 121: 437–450.
- Moser, J.C., Eidmann, H.H., Regnander, J.R., 1989a: The mites associated with *Ips typographus* in Sweden. *Annales Entomologici Fennici*, 55: 23–27.
- Moser, J.C., Perry, T.J., Solheim, H., 1989b: Ascospores hyperphoretic on mites associated with *Ips typographus*. *Mycol. Res.*, 93: 513–517.
- Mulock P., Christiansen E. 1986: The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. *Forest Ecol. Mgmt.*, 14: 125–132.
- Naturwaldern in den Westkarpaten. *Schweiz. Ztschr. Forstwiss.*, 11: 610–627.
- Nechleba A. 1929: Natürlicher Schulz von Scolitiden-Bruten gegen Raubinsekten. *Anzeiger für Schädlingskunde*, 5: 24–26.
- 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). *J. Appl. Ent.* 116: 358–363.
- Nielsen A.C. 1978: Development of bark fauna in plantations of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in North Norway. *Astarte*, 11: 151–169.

- Nielsen A.C. 1984: Long – range seriál dispersal of bark beetles and bark weevils Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in Northern Finland. *Annales Entomologici Fenici*, 50: 37–42.
- Niemeyer H. 1987: Erfahrungen mit der Bekämpfung rindenbrütender Borkenkäfer. *Österreichische Forstzeitung*, 98 (3): 29–31.
- Niemeyer, H., Ackermann, J., Watzek, G., 1995a: Eine ungestörte Massenvermehrung des Buchdruckers (*Ips typographus*) im Hochharz. *Forst Holz* 50, 239–243.
- Nihoul P., Nef L., Waterkeyn L., 1989: Variabilite inter et intra - individuelle de quelques caracteriques anatomiques de l'epicea cornmun [*Picea abies* (L.) Karsten] en Ardenne belge. *Ann. Sci. For.*, 46: 85–95.
- Novák V. 1955: Příspěvek k poznání účinnosti HCH na lýkožrouta smrkového. Sborník Československé akademie zemědělských věd (Lesnictví) 1955, 28(3): 355–74.
- Novák V. 1980: Praktické využití kůrovcových feromonů. *Lesnická práce* 59: 202–206.
- Novák V., Zahradník P. 1986: Některé poznatky o účinnosti inovovaných kůrovcových lapačů, 36–42. In: Zborník referátov z konferencie „Uplatňovanie výsledkov výskumu v ochrane lesov“, 11.–12. júna 1986 vo Zvolene. Zvolen: Výskumný ústav lesného hospodárstva, 206 pp.
- Novák V., Martinek V. 1953: Zimování kůrovce. *Lesnická práce* 32: 28–33.
- Nožička J. 1957: Přehled vývoje našich lesů. Praha: SZN, 463 pp.
- Nuorteva M.K. 1955: Kirjanpainaja (*Ips typographus* L.) kuusirajan pohjoispuolelta. *Ann. Ent. Fenn.*, 21: 195–196.
- Nüsslin O. 1911: Über ein neues System der heimischen Borkenkäfer auf phyllogenetischen Basis. *Natur. Versammlung Karlsruhe*, 425–436.
- OEPP/EPPO 2005. *Ips cembrae* and *Ips subelongatus*. Bulletin OEPP/EPPO, 35: 445–449.
- Omoto C.K., Toso M., Tang K., Sibley L.D. 2004: Expressed sequence tag (EST) analysis of gregarine gametocyst development. *International Journal for Parasitology*, 34: 1265–1271.
- Pavliček K. 1949: Ipsolapka, přístroj na lapání kůrovce a jiných brouků. *Les. práce*, 28: 39–42.
- Pfeffer A. 1952: Kůrovec lýkožrout smrkový a boj proti němu. *Lesnická knihovna* 12. Praha: Brázda, 45 pp.
- Pfeffer A. 1954: *Lesnická zoologie II*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 622 pp.
- Pfeffer A. 1959: Zur Dynamik der an Fichten vorkommenden Borkenldfifer Mitteleuropas. *Schweitz. Ztschr. Forstwiss.*, 8: 555–561.
- Pfeffer A., Knížek M. 1995: Expanze lýkožrouta *Ips duplicatus* (Sahlb.) ze severské tajgy. *Zpravodaj ochrany lesa*, 2: 8–11.
- Pfeffer, A. 1932: Les bostryches dans les forest de la Haute Tatra. *Les. práce*, 11: 246–268.
- Pfeffer, A. 1955: Fauna ČSR. Kůrovci - Scolytoidea. Praha, ČSAV, 324.
- Pfeffer, A. 1995: Zentral- und westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). *Pro Entomologia*, c/o Naturhistorisches Museum, Basel, 310 pp.
- Pfeil W. 1827: Über Insektenschaden in den Wäldern, die Mittel ihm vorzubeugen und seine Nachteile zu vermindern. Verlag Boicke, Berlin, 72 s.
- Platonoff S. 1940: Beobachtungen über windgetriebene Insekten im Petsamfjord an der finnischen Eismeerküste. *Notulae Entomologicae*, 20: 10–13.
- Plíva K., Průša F. 1969: Typologické podklady pěstování lesů. SZN. Praha. 404 s.
- Poinar G.O., Deschamps N. 1981: Susceptibility of *Scolytus multistriatus* to neoplectanid and heterorhabditid nematodes. *Environmental Entomology*, 10: 85–87.
- Postner M. 1974: *Ips cembrae*. In: Schwenke W. (ed.): Die Forstschädlinge Europas. II. Band. Käfer. Hamburg, Paul Parey: 458–459.
- Quaschik E. 1953: Der Fichtenborkenkäfer. *Akadem Verlagsges. Geest.*, Portik K.-G., Leipzig, 35 pp.

- Ratzeburg J.T.CH. 1839: Die Forst-insekten oder Abbildung und Beschreibung, der in den Waldern Preussens und der Nachbarstaaten als schädlich oder nützlich bekannt gewordenen insecten. Ester Theil. Die Kafer. Edition 2. Berlin: Nicolaische Buchhandlung, 247 pp.
- Reckman G. 1950: Kampf dem Borkenkäfer (*Ips typographus* L.) bei Massenvermehrung. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 225 pp.
- Redhead S.A., Kirk P.M., Keeling P.J., Weiss L.M. 2009: Proposals to exclude the phylum Microsporidia from the Code. *Mycotaxon*, 108: 505–507.
- Reitter E. 1894: Bestimmungstabelle der Borkenkäfer (Scolytidae) aus Europa und den angrenzenden Ländern. Brün, 97 pp.
- Reitter E. 1913: Bestimmungstabelle der Borkenkäfer (Scolytidae) aus Europa und den angrenzenden Ländern. Paskau, 116 pp.
- Renwick J.A.A., Vité J.P. 1972: Pheromones and host volatiles that govern aggregation of the spined engraver beetle *Ips calligraphus*. *J. Insect Physiol.*, 17: 1699–1704.
- Renwick, J.A., Vité, J. P. 1972: Pheromones and host odors governing the aggregating of the six-spined engraver beetle *Ips calligraphus*. *J. Insect Physiol.*, 18: 1215–1219.
- Roberts D.W., Hajek A.E. 1992: Entomopathogenic fungi as bioinsecticides. In: Leatham G. F. (ed.): *Frontiers of industrial mycology*. New York, Chapman and Hall: 144–159.
- Rudinski J.A. 1979: Chemoacoustically induced behaviour of *Ips typographus* (Col., Scolytidae). *Z. Angew. Ent.* 88: 537–541.
- Rudinski, J. A. 1966: Host selection and invasion by the Douglas fir beetle *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins in coastal Douglas fir forests. *Can. Ent.*, 98: 98–111.
- Rudinski, J.A., Morgan, M.E., Libbey, L.M., Putnam, T.B. 1974: Antiaggregativerivalry pheromone of the mountain pine beetle and a new arrestant of the southern pine beetle. *Environm. Ent.*, 3: 90–98.
- Rudinsky J.A. 1962: Ecology of Scolytidae. *Annual Review of Entomology*, 7: 327–348.
- Rühm W. 1956: Die Nematoden der Ipiden. Mit 10 Tabellen im Text. Jena, Fischer: 437 s.
- Sanders W. 1987: Untersuchungen über die Aktivitätsdichte des Buchdruckers *Ips typographus* in Laubwäldern und in offener Landschaft. *Journal of Applied Entomology*, 130: 240–249.
- Seitner M. 1924: Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähliger Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. in Oberösterreich und Steiermark in den Jahren 1921 bis einschliesslich 1923. 5. Parasiten und Rauber. *Zentralblatt f. Ges Forstw.*, 50: 2–23.
- Shisov K. 1928: Opređenje optimalnoy dliny otrubkov ucheta při sploshnom analýze porozhennogo koroedami dereva. *Zashchita Rasteniy*, 5: 675–677.
- Schelhaas, M.J., Nabuurs, G., J., Schuck, A. 2003: Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9 (11): 1620–1633.
- Schimitschek E. (1931): Forstentomologische Untersuchungen aus dem Gebiete von Lunz I. Standortsklima und Kleinklima in ihren Beziehungen zum Entwicklungsablauf und zur Mortalität von Insekten. *Zeitschr. Angew. Entomol.* 18: 460 – 491.
- Schlyter E. 1985: Aggregation pheromone system in the spruce bark beetle *Ips typographus*. Dissertation. Lund, 157 pp.
- Schlyter F., Cederholm I. 1981: Separation of the sexe sof Libiny sprčce bark Beatles, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Z. angew. Ent.*, 92: 42–47.
- Schneider-Orelli O. 1947: Untersuchungen über Auftreten und Überwinterung des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus*. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 98: 89–111.
- Schneider-Orelli, O., Kun W. 1948: Weitere Untersuchungen in schweizerischen
- Schopf A. 1985: Zum Einfluss der Photoperiode auf die Entwicklung und Kältresistenz des Buchdruckers, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). *Anz. Schädlingsskde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 58: 73–75.

- Schopf A. 1989: Die Wirkung der Photoperiode auf die Induktion der Imaginaldiapause von *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). *J. Appl. Ent.* 107: 275–288.
- Schwerdtfeger F. 1948: Die Ursachen von Borkenkäfer-Epidemien in Fichtenwäldern. *Zeitschrift für Weltforstwirtschaft* 12: 57–61.
- Sitowski L. 1930: Observations on the parasite of scolytids. *Pol. Pismo Ent.*, 9: 1–13.
- Skuhrový V. 2002: Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* (L.)) a jeho kalamity. Agrospoj, Praha, 196 pp.
- smrečín. In: Narodne parky, bohatstvo civilizacie, Tatranská Lomnica: 529–547.
- Stark V.N. 1952: *Fauna SSSR. Zhestkokrylye. Koroedy*. Moskva, Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR, 462 pp.
- Stolina M. 1969b: Vplyv Ipidofauny na vývoj štruktúry prírodných horských lesov v západných Karpatoch. *Sbornik SAV, Les. čas.*, 15: 45–63.
- Stolina M. 1969a: Der Einfluss der Ipidenfauna auf die Entwicklung der Struktur von Scolytidae). *Ent. Gener.*, 17: 207–218.
- Stolina, M. 1970b: Problém indiferencie lýkožrouta smrekového *Ips typographus* L. *Zborník vedeckých prác LF VŠLD, Zvolen*, 12: 61–76.
- Stolina, M. 1970a: O účinkov korovcov podčeledi *Ipinae* na tvorbu štruktúry tatranských smrečín. In: *Národné parky, bohatstvo civilizacie, Tatranská Lomnica*, 529–547.
- Strawinski K. 1948: Korniki ziem Polski. *Ann. Univ. Lublin*, 239 s.
- Svoboda P. 1943: Křivoklátské lesy, dějiny jejich dřevin a porostů. Praha, 228 pp.
- Švihra P. 1970: K předpovědi začiatku rojenia lykožrúta smrekového (*Ips typographus* L.). *Lesnictví*, 16: 921–930.
- Švihra P. 1973. K populačnej dynamike lýkožrúta smrekového *Ips typographus*L. v oblasti Horehronia. *Vedecké práce VÚLH vo Zvolene*: 229–258.
- Takov D., Doychev D., Linde A., Draganova S., Pilarska D. 2011: Pathogens of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae) in Bulgarian forests. *Phytoparasitica*, 39: 343–352.
- Takov D., Doychev D., Wegensteiner R., Pilarska D. 2007: Study on the pathogens of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) from different coniferous stands in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 59: 87–96.
- Takov D., Pilarska D., Wegensteiner R. 2010: List of protozoan and microsporidian pathogens of economically important bark beetle species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Europe. *Acta Zoologica Bulgarica*, 62: 201–209.
- Thalenhorst W. 1949: Ueber die Bedeutung dreier Chalcidierarten (Ham.) als Borkenkäferparasiten. *Entomon*, 1: 194–198.
- Thalenhorst W. 1958: Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Frankfurt, Sauerländer: 126 pp.
- Thalenhorst W. 1958: Grundzüge der Populationsdynamik des grossen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. *Schriftenreihe der Forstlichen Fakultä der Universität Göttingen*, 21: 1–126.
- Théodoridés J. 1984: The phylogeny of the Gregarina (Sporozoa). *Origins of Life and Evolution of Biospheres*, 13: 339–342.
- Thong C.H.S., Webster J.M. 1975: Effects of bark beetle nematode, *Contortylenchus reversus*, on gallery construction, fecundity, and egg viability of douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera-Scolytidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 26: 235–238.
- Tomitzek C. 2009: Fangtipi und Pheromonfalle: erste Ergebnisse einer Vergleichsuntersuchung zu Fangleistung und Naturschutzaspekten. *Forstschutz Aktuell*, 48: 6–7.

- Tonka T., Weiser J. Jr., Weiser J. 2010: Budding: A new stage in the development of *Chytridiopsis typographi* (Zygomycetes: Microsporidia). *Journal of Invertebrate Pathology*, 104: 17–22.
- Toso M., Omoto C.K. 2007: Ultrastructure of *Gregarina niphandrodes* nucleus through stages from unassociated trophozoites to gamonts in syzygy and the syzygy junction. *Journal of Parasitology*, 93: 479–484.
- Träghardh I., Butovitsch V. Von 1935: Redogörelse för barkborrekampanjen ester stormhärjningarna 1931–1932. *Meddelanden fran Statens Skogs-forskningsinstitut*, 28: 1–268.
- Tronchin G., Schrevel J. 1977: Chronologie des modifications ultrastructurales au cours de la croissance de *Gregarina blaberae*. *Journal of Protozoology*, 24: 67–82.
- Unal S., Yaman M., Tosun O., Aydin C. 2009: Occurrence of *Gregarina typographi* (Apicomplexa, Gregarinidae) and *Metschnikowia typographi* (Ascomycota, Metschnikowiaceae) in *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) populations in Kastamonu (Turkey). *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 8: 2687–2691.
- Valinger E., Fridman J. 1999: Models to Assess the Risk of Snow and Wind Damage in Pine, Spruce, and Birch Forests in Sweden. *Environ. Manag.*, 24(2): 209–217.
- Valinger, E., Petterson, N. 1996: Wind and snow damage in a thinning and fertilization experiment in *Picea abies* in southern Sweden. *Forestry*, 69(1): 25–33.
- Vančurová V., Neterda K., Syrovátka K. 1996: Harmonizace technických předpisů ČR a EU v oblasti měření surového dříví z pohledu technických norem. *Lesnická práce*, 75: 42–43.
- Vanninen I. 1996: Distribution and occurrence of four entomopathogenic fungi in Finland: effect of geographical location, habitat types and soil type. *Mycological Research*, 100: 93–101.
- Vávra J., Larsson J.I.R. 1999: Structure of the microsporidia. In: Whittner M., Weiss L.M. (eds.): *The microsporidia and microsporidiosis*. Washington, D.C., ASM Press: 7–84.
- vedeckých prac LF VŠLD, Zvolen, 12: 61–76.
- Vicena, I., Juha, M., Nožička, S. 2004: Causes and subsequences of windthrow disaster on the territory of the Šumava NP and PLA during year 2002. *Aktuality šumavského výzkumu II*: 290–296.
- Vité J.P. 1952: Temperaturversuche an *Ips typographus* L. *Zoologische Anzeiger* 149: 195–206.
- Vité J.P., Bakke A., Renwick J.A.A. 1972: Pheromones in *Ips*: occurrence and production. *The Canadian Entomologist*, 104: 1967–1975.
- Vrba M. 2009: Ohrožení smrkových porostů kambiofágy u VLS Lipník nad Bečvou a ekonomické aspekty užití lapáků v ochraně lesa. Diplomová práce, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Brno, Česká republika.
- Wegensteiner R. 1994: *Chytridiopsis typographi* (Protozoa, Microsporidia) and other pathogens in *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). *IOBC/WPRS Bulletin*, 17: 39–42.
- Wegensteiner R. 1996: Laboratory evaluation of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. against *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae). *IOBC/WPRS Bulletin*, 19: 186–189.
- Wegensteiner R. 2004: Pathogens in bark beetles. In: Lieutier F. et al. (eds.): *Bark and wood boring insects in living trees in Europe: a synthesis*. Dordrecht, Kluwer: 291–313.
- Wegensteiner R., Weiser J. 1995: A new *Entomopoxvirus* in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 65: 203–205.
- Wegensteiner R., Weiser J. 1996a: Occurrence of *Chytridiopsis typographi* (Microspora, Chytridiopsida) in *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) field population and in a laboratory stock. *Journal of Applied Entomology*, 120: 595–602.
- Wegensteiner R., Weiser J. 1996b: Untersuchungen zum Auftreten von Pathogenen by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) aus einem Naturschutzgebiet in Schwarzwald (Baden-Württemberg). *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, 69, 162–167.

- Wegensteiner R., Weiser J. 2004: Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in *Ips typographus* L. (Col, Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. *Journal of Pest Science*, 77: 221–228.
- Wegensteiner R., Weiser J., Führer E. 1996: Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 120: 199–204.
- Weiser J. 1966: *Nemoci hmyzu*. Praha, Academia: 556 s.
- Weiser J. 2002: Patogenní organismy. In: Skuhřavý V. (ed.): *Lýkožrout smrkový (Ips typographus L.) a jeho kalamity*. Praha, Agrospoj: 97–100.
- Weiser J., Pultar O., Žižka Z. 2000: Biological protection of forest against bark beetle outbreaks with poxvirus and other pathogens. *IUAPPA, Section B*, 12: 168–172.
- Weiser J., Wegensteiner R. 1994: A new *Entomopoxvirus* in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Czechoslovakia. *Zeitschrift für angewandte Zoologie*, 80: 425–434.
- Weiser J., Wegensteiner R., Händel U., Žižka Z. 2003: Infections with the Ascomycete *Metschnikowia typographi* n. sp. in the bark beetle *Ips typographus* and *Ips amitinus* (Col., Scolytidae.). *Folia Microbiologica*, 48: 611–618.
- Weiser J., Wegensteiner R., Žižka Z. 1998: *Unikaryon montanum* sp.n., (Protista, Microspora), a new pathogen of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Folia Parasitologica*, 45: 191–195.
- Wellenstein G. 1954: Die Niederkampfung der Borkenkäfer in Württemberg - Hohenzollern, 107–164. In: Wellenstein G. (ed.): *Die grosse Borkenkäferkalamität in Südwürttemberg 1944–1951*. Ringingen: Forstschutzstelle Sudwest, 496 pp.
- Wermelinger B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - a review of recent research. *Forest Ecology Management*, 202: 67–82.
- Wermelinger B., Rigling A., Schneider M.D., Dobbertin M. 2008: Assessing the role of bark- and wood-boring insects in the decline of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the Swiss Rhone valley. *Ecological Entomology*, 33: 239–249.
- Wermelinger B., Seifert M. 1999: Temperature – dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecol. Ent.* 24: 103 – 110
- Wermelinger, B., Duelli, P., Obrist, M.K. 2002: Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forests. *For. Snow Landsc. Res.* 77,1/2: 133–148.
- Weslien J., Lindelöw A. 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., Regnader, J. 1990: Colonization densities and offspring production in the bark beetle *Ips typographus* (L.) in standing spruce trees. *J. Appl. Ent.*, 109: 358–366.
- Willman H. 1951: Studien über die durch den grossen Fichtenborkenkäfer (*Ips typographus* L.) im Forstamt Oderhaus/Harz von 1943 bis 1949 her vorgerufenen Kalamität. Freiburg: Selbstverlag.
- Wohlgemuth, T., Kuhn, N., Lüscher, P., Kull, P., Wüthrich, H., 1995: Vegetation and soil dynamics on recent windthrow areas in the Northern Alps of Switzerland. *Schweizerische Zeitschrift fuer Forstwesen*, 146(11): 873–891.
- Wood S.L. 1978: A reclassification of the subfamilies and tribes of Scolytidae (Coleoptera). *Ann. Soc. Ent.*, 14: 95–122.
- Wood S.L. 1978: A reclassification of the subfamilies and tribes of Scolytidae (Coleoptera). *Ann. Soc. Ent.*, 14: 95–122.
- Wright, J.A., Quine, C.P., 1993 : The use of a geographical information system to investigate storm damage to trees at Wykeham Forest, North Yorkshire. *Scottish Forestry*, 47 : 166–174.



- Yaman M. 2007: *Gregarina typographi* Fuchs, a gregarine pathogen of the six-toothed pine bark beetle, *Ips sexdentatus* (Boerner) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in Turkey. Turkish Journal of Zoology, 31: 359–363.
- Yaman M., Baki H. 2011: First record of *Entomopoxvirus* of *Ips typographus* (Linnaeus) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) for Turkey. Acta Zoologica Bulgarica, 63: 199–202.
- Zahradník P. 1994a: Obranná opatření proti lýkožroutu smrkovému v současných podmínkách. Pp. 154–161. In: Sborník referátů z celostátní konference „*Kůrovcová kalamita: příčiny, rozsah, ochrana*“, Brno 17. února 1994. Brno: Vysoká škola zemědělská, 188 pp.
- Zahradník P. 1996: Zimování lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) v hrabance. Zpravodaj ochrany lesa, 3: 9–11.
- Zahradník P. 2005: Základy ochrany lesa v praxi. VÚLHM, Jíloviště-Strnady, 128 s.
- Zahradník P., Knížek M. 2007a: Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.). Druhé, doplněné vydání. Lesnická práce (příloha) 86 (4): i–viii.
- Zahradník P., Knížek M., Kapitola P. 1993: Zpětné odchvy značených lýkožroutů smrkových (*Ips typographus* L.) do feromonových lapačů v podmínkách smrkového a dubového porostu. Zprávy lesnického výzkumu, 38 (3): 28–34.
- Zach, P., Kršiak, B., Kulfan, J., Vargová, K., 2007: Observations on beetles (Coleoptera) and moth larvae (Lepidoptera) after excessive windthrow disturbance in the Tatra Mountains, 56. In: Lingua E., Marzano, R. (eds.) Natural Hazards and Natural Disturbances in Mountain Forests: Challenges and Opportunities for Silviculture, Int. Conference IUFRO, September 18–21, 2007, Trento, Italy, 90 pp.
- Zitterer P.M. 2002. Antagonists of *Ips acuminatus* (Gyllenhal) with special consideration of pathogens. Diploma thesis. Wien, Universität für Bodenkultur: 56 s.
- Zlatník A. 1959: Prehľad stanovištných pomerov lesov Slovenska. Nakl. Príroda, Bratislava. 260 s.
- Zumr V. 1984: Prostorové rozmístění kůrovců (*Coleoptera, Scolytidae*) na smrku ztepilém (*Picea excelsa* L.) a jejich indifferencie podle lesních vegetačních stupňů. Angl Lesnictví, 30 (6): 509–522.
- Zumr V. 1979: Ispolzovanije specialnykh lovušek i feromonov v celjach opredelenija plotnosti populacii korojeda typografa (*Ips typographus* L.). Referát IV. Symposium „*Chemorepcija nasekomych*“, Vilnius: 1–6.
- Zumr V. 1980: Prostorové rozmístění v rozsahu kmene, rojení a letová aktivita hlavních druhů kůrovců na smrku ztepilém (*Picea excelsa* L.). Praha: Disertační práce, 148 pp.
- Zumr V. 1981: Bezlapáková metoda ochrany proti kůrovcům. Lesnická práce, xxx: 414–
- Zumr V. 1982a: Podklady pro prognózu rojení hlavních druhů kůrovců (*Coleoptera, Scolytidae*) na smrku ztepilém (*Picea excelsa* L.). Sborník Československé Akademie Zemědělských Věd, Lesnictví, 28: 941–960.
- Zumr V. 1982a: Zum Geschlechtsverhältnis von *Ips typographus* (L.) (*Coleoptera, Scolytidae*) in Pheromonfallen. Anzeiger der Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz, 55: 68–71.
- Zumr V. 1982b: Hibernation of spruce bark beetle, *Ips typographus* (*Coleoptera, Scolytidae*) in soil liter in natural and cultivated *Picea* stands. Acta Entomologica Bohemoslovaca, 79: 161–166.
- Zumr V. 1982c: Flight activity of the spruce bark beetle, *Ips typographus*, to pheromone traps (*Coleoptera, Scolytidae*). Acta entomologica Bohemoslovaca 79: 422–428.
- Zumr V. 1983a: Lapačí metody na kůrovce (*Coleoptera, Scolytidae*) a ostatní arboricolní brouky žijící na smrku ztepilém (*Picea excelsa* L.). Lesnictví 29: 441–450.
- Zumr V. 1983b: Effect of synthetic pheromones Pheroprax on the coleopterous predators of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. Zeitschrift für angewandte Entomologie 95: 47–50.

- Zumr V. 1983c: Agregáční feromony lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) jako součást integrované ochrany lesa. *Lesnický časopis*, 29: 477–493.
- Zumr V. 1985: Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) a ochrana proti němu – Academia, Praha, 124 s.
- Zumr V. 1985a: Ekologické poznatky o lýkožroutu smrkovém *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) a jejich využití v boji proti němu. Pp. 39–52. In: Sborník přednášek celostátní konference „*Perspektivy ochrany lesa*“, Prachatice 4. a 5. září 1985, Neratovice: Propagační oddělení koncernového podniku Spolana Neratovice, 208 pp.
- Zumr V. 1985b: Letová aktivita a rozptyl lýkožrouta smrkového *Ips typographus* ve smrkových porostech. In: Sborník konference „*Biologický a biotechnický boj se škůdci lesa*“, Tábor 10.–12.9.1985, České Budějovice: Dům techniky ČSVTS, 126–131.
- Zumr V. 1990a: Letová aktivita lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) v otevřené krajině. *Lesnictví*, 36: 221–228.
- Zumr V. 1990b: Migrace lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) ve smrkových porostech. *Lesnictví* 36: 449–455.
- Zumr V. 1991: Chování lýkožrouta smrkového, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae), během letové fáze ve smíšených porostech. *Lesnictví*, 37: 669–675.
- Zumr V. 1995: Lýkožrout smrkový – biologie, prevence a metody boje. Matice lesnická, 132 pp.
- Zumr V., Němec V., Starý P. 1985: Seasonal changes in the nutrient contents in the bodies of *Ips typographus* L. (Col. Scolytidae). *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 100: 464–468.
- Zumr V., Soldán T. 1981: Reproductive cycles of *Ips typographus*, *I. amitinus* and *Pityogenes chalcographus* (Coleoptera, Scolytidae). *Acta entomologica Bohemoslovaca*, 78: 280–289.

## 7 PRÁVNÍ A TECHNICKÉ NORMY

- ČSN 48 1000 Ochrana lesa proti kůrovci na smrku. Praha: Český normalizační institut, 2005. 8 s.
- ČSN 48 2711 Ochrana proti kůrovci lýkožroutu smrkovému. *Ips typographus* L. Praha: Vydavatelství úřadu pro normalisaci, 1954. 7 s.
- Instrukce ochrany lesa proti kůrovci. Čj. 41 099/ORLH/299/OPV/83 ze dne 30. listopadu 1983. In: Ochrana lesa proti kůrovci – nejdůležitější předpisy. Praha: Ministerstvo lesního a vodního hospodářství ČSR, 1983: 2–6.
- Instrukce ochrany lesa proti kůrovci. Čj. 719/ORLH–P/88 ze dne 1. 2. 1988. In: Ochrana lesa proti kůrovci a klikorohu borovému. Nové předpisy. Praha: Ministerstvo lesního a vodního hospodářství ČSR, 1988: 8–11.
- ON 48 2711 Ochrana proti kůrovci lýkožroutu smrkovému. Praha: Vydavatelství Úřadu pro normalizaci a měření, 1968. 9 s.
- ON 48 2711 Ochrana lesa proti kůrovci lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus* L.). Praha: Vydavatelství Úřadu pro normalizaci a měření, 1974. 7 s.
- ON 48 2711 Ochrana lesa proti kůrovci lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus* L.) včetně zpracované změny b/ - 1/1984. Praha: Vydavatelství Úřadu pro normalizaci a měření, 1984. 8 s.
- ON 48 2711 Ochrana lesa proti lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus* L.). Praha: Vydavatelství Úřadu pro normalizaci a měření, 1988. 12 s.
- Rozhodnutí Ministerstva zemědělství (úsek lesního hospodářství) ze dne 31. října 2003, kterým nařizuje vlastníkům lesa podle § 32 odst. 2 lesního zákona, aby provedli opatření v ochraně lesa proti lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus* L.), lýkožroutu severskému (*Ips duplicatus*), lýkožroutu lesklému (*Pityogenes chalcographus*) a lýkožroutu menšímu (*Ips amitinus* Eichh.) – dále jen „kůrovci“. [online]. [cit. 9. 10. 2011]. Dostupné na:

<http://www.praha7.cz/uredni-deska/rozhodnuti-ministerstva-zemedelstvi-usek-lesniho-hospodarstvi.html>

Vyhláška č. 17 ze dne 9. února 1961, kterou se vydávají prováděcí předpisy k lesnímu zákonu. In: Sbírka zákonů Československé socialistické republiky [online]. 1961, částka 7, s. 37–47. [cit. 9. 10. 2011] Dostupná na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/1961/sb07-61.pdf>

Vyhláška č. 101 ze dne 28. března 1996, kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážce. In: Sbírka zákonů České republiky [online]. 1996, částka 33, s. 1124–1127. [cit. 9. 10. 2011] Dostupná na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/1996/sb33-96.pdf>

Vyhláška č. 236 ze dne 18. července 2000, kterou se mění vyhláška Ministerstva zemědělství č. 101/1996 Sb., kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážce. In: Sbírka zákonů České republiky [online]. 2000, částka 72, s. 3424–3430. [cit. 9. 10. 2011] Dostupná na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/2000/sb072-00.pdf>

Zákon České národní rady č. 96 ze dne 20. prosince 1977, o hospodaření v lesích a státní správě lesního hospodářství. In: Sbírka zákonů Československé socialistické republiky [online]. 1977, částka 29, s. 553–563. [cit. 9. 10. 2011] Dostupný na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/1977/sb29-77.pdf>

Zákon č. 17 ze dne 5. prosince 1991, o životním prostředí. In: Sbírka zákonů České a Slovenské federativní republiky [online]. 1992, částka 4, s. 81–89. [cit. 9. 10. 2011] Dostupný na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/1992/sb004-92.pdf>

Zákon č. 114 ze dne 19. února 1992, o ochraně přírody a krajiny. In: Sbírka zákonů České a Slovenské federativní republiky [online]. 1992, částka 28, s. 666–692. [cit. 9. 10. 2011] Dostupný na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/1992/sb028-92.pdf>

Zákon č. 142 ze dne 19. března 1991, o československých technických normách. In: Sbírka zákonů České a Slovenské federativní republiky [online]. 1991, částka 28, s. 610–612. [cit. 9. 10. 2011] Dostupný na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/1991/sb028-91.pdf>

Zákon č. 166 ze dne 17. listopadu 1960, o lesích a lesním hospodářství (lesní zákon). In: Sbírka zákonů Československé socialistické republiky [online]. 1960, částka 72, s. 585–592. [cit. 9. 10. 2011] Dostupný na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/1960/sb72-60.pdf>

Zákon č. 289 ze dne 3. listopadu 1995, o lesích a o změně a doplnění některých zákonů (lesní zákon). In: Sbírka zákonů České republiky [online]. 1995, částka 76, s. 3946–3967. [cit. 9. 10. 2011] Dostupný na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/1995/sb76-95.pdf>

Zákon č. 326 ze dne 29. dubna 2004, o rostlinolékařské péči a o změně některých souvisejících zákonů. In: Sbírka zákonů České republiky [online]. 2004, částka 106, s. 6618–6664. [cit. 9. 10. 2011] Dostupný na: <http://aplikace.mvcr.cz/archiv2008/sbirka/2004/sb106-04.pdf>