

**Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Ondřej Šimera**

**Prostorové korelace v populační dynamice lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*):  
Příklad užití Mantelova testu**

**Spatial correlations in population dynamics of spruce bark beetle (*Ips typographus*):  
Example of Mantel test usage**

Bakalářská práce

Vedoucí práce:

Prof. RNDr. Pavel Kindlmann, DrSc.

České Budějovice, 2017

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Českých Budějovicích \_\_\_/\_\_\_/\_\_\_\_\_

Podpis: \_\_\_\_\_

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval prof. RNDr. Pavlu Kindlmannovi, DrSc. za jeho přátelský a vlídný přístup a cenné rady a připomínky, které mi pomohly při psaní této bakalářské práce. Rád bych také poděkoval Bc. Romanovi Kokošovi za pomoc s vytvořením souřadnic center a map.

## **Abstrakt**

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) je nejběžnějším a nejhojnějším druhem brouka z čeledi Scolytidae v evropských lesích a zároveň nejzásadnějším biotickým faktorem způsobujícím disturbance, čímž zcela zásadně ovlivňuje lesní ekosystémy. V poslední době je tak předmětem velkých diskuzí, jaký management zvolit pro získání optimální rovnováhy mezi ekonomickými, turistickými a přirozenými hodnotami lesa. Mnoho studií ukazuje pozitivní vliv kůrovcových kalamit na přirozenou obnovu lesa a biodiverzitu. Je těžké stanovit, zda jsou tyto gradace pravidelné či nikoli, protože existuje velké množství faktorů, které je mohou vyvolat. Avšak právě pomocí těchto faktorů můžeme predikovat šance vzniku náhlých populačních explozí. Jedním z těchto způsobů je monitorování přilehlých míst s výskytem kůrovce, protože populační dynamika sousedících oblastí vykazuje určitou míru synchronizovanosti. Za tímto účelem lze provést vícero matematických modelů, například Mantelův test, který stanovuje míru korelace mezi dvěma maticemi.

## **Klíčová slova:**

Lýkožrout smrkový, *Ips typographus*, populační dynamika, prostorové korelace, Mantelův test

**Abstract**

Spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) is the most common and abundant beetle from the Scolytidae family in European forests. It is the most important biotic factor causing disturbances and affecting forest ecosystems. Thus, it recently became a subject of discussions, how to manage the forests properly in order to find an adequate equilibrium among economical, turistic and natural values of the forest. Many studies have shown a positive effect of bark beetle outbreaks on biodiversity and natural forest regeneration. It is hard to tell if these outbreaks are regular or not because there are many factors which can elicit them. However, just these factors can help us predict the probability of unforeseen population outbreak. One of these methods can be monitoring of surrounding areas because these areas tend to be synchronised. For this purpose, multiple mathematical models can be performed, such as the Mantel test, which determines the correlation between two matrices.

**Keywords:**

Spruce bark beetle, *Ips typographus*, population dynamics, spatial correlations, Mantel test

## Obsah

1 Úvod .....	1
2 Ekologie druhu .....	2
2.1 Vajíčko .....	2
2.2 Larva.....	2
2.3 Kukla.....	2
2.4 Dospělec.....	2
3 Populační dynamika lýkožrouta smrkového .....	4
3.1 Napadení stromu lýkožroutem .....	4
3.2 Faktory ovlivňující populační dynamiku .....	6
3.2.1 Teplota, klima, fotoperioda.....	6
3.2.2 Druhovú skladbu a kvalita porostu .....	6
3.2.3 Větrné disturbance .....	8
3.2.4 Predátoři, parazité, parazitoidi .....	8
3.2.5 Symbiotické vztahy s jinými organismy .....	10
4 Management užívaný v boji proti kůrovci .....	11
4.1 Těžba stromů napadených lýkožroutem.....	11
4.2 Fermonové lapáky .....	11
4.3 Lapákové kmeny .....	11
4.4 Mechanická a chemická asanace.....	12
4.5 Pasivní management.....	12
5 Lýkožrout a prostor.....	14
5.1 Letová aktivita.....	14
5.2 Prostorové korelace .....	14
6 Prostorové korelace jakožto modelový příklad užití Mantelova testu .....	16
6.1 Studovaná oblast, data .....	16
6.2 Analýza dat.....	16
6.3 Mantelův test .....	17
6.4 Výsledky .....	18
7 Závěr.....	20
Literatura.....	21
Přílohy.....	25

## 1 Úvod

Přestože je lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) studován již po mnoho desítek let, je tento druh stále aktuálním tématem. Mnohé mechanismy související s tímto malým broukem jsou dodnes nedostatečně prozkoumány – např. komunikace skrze feromony či symbiotické vztahy s ostatními organismy, zejména pak s houbami. V České republice má výzkum lýkožrouta dlouhou tradici, díky které máme mimo jiné vcelku přesné záznamy o průběhu kůrovcových kalamit v historii. Ačkoli je díky svému negativnímu vlivu, vzhledem k lesnickému využití lesa, vnímán tento brouk negativně, a to i veřejností, hraje tento druh zásadní roli v lesním ekosystému, jelikož jde o přírodní mechanismus obnovy lesa. Tyto dvě role se pak výrazně střetávají v chráněných oblastech a jsou zdrojem intenzivních rozprav o adekvátním managementu tamních lesů.

Lýkožrout je vzhledem ke svému rozšíření a hojnosti zároveň vhodným modelovým organismem pro různé modely populační dynamiky a závislosti. Je typickým představitelem rostlinného škůdce a jeho populační dynamika vykazuje charakteristické vlastnosti pro tyto druhy.

Tato práce si klade za cíl popsat ekologii a populační dynamiku lýkožrouta smrkového a provést literární rešerši prací, které se zabíraly časově prostorovými souvislostmi mezi jeho populacemi a faktory, které populační dynamiku ovlivňují. V poslední kapitole pak popisuje Mantelův test – jednu z demekologických metod popisující závislost mezi dvěma maticemi – na příkladu rozšíření a hojnosti tohoto druhu v okresech České republiky.

## 2 Ekologie druhu

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je broukem z čeledi kůrovcovitých (Scolytidae). Lidově je nazýván „kůrovec“. V palearktické zoogeografické oblasti je nejzávažnějším biotickým faktorem narušujícím lesní porosty (Kindlmann *et al.* 2012). Napadá zejména smrk ztepilý (*Picea abies*), který je jeho hlavním hostitelem, ale je schopný úspěšně napadat i jiné dřeviny. Z těch nejběžněji se vyskytujících jsou to například modřín opadavý (*Larix decidua*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*) či borovice kleč (*Pinus mugo*) – viz kurovcoveinfo.cz. Jakožto holometabolní hmyz prochází několika vývojovými stádii – vajíčko, larva a kukla (Skuhravý 2002).

### 2.1 Vajíčko

Nejkratším vývojovým stádiem v životě kůrovce je vajíčko. V tomto stádiu kůrovec nikdy nepřezimovává, jelikož by vajíčka nebyla schopna nízké teploty přežít. Jedna samička je schopna jich za svůj život vyprodukovat 20–100 přičemž při jednom kladení jich může naklást až 80 (Wermelinger 2004). Vajíčka jsou kladena po stranách matečné chodby, kterou samička za tímto účelem vyžere (Zumr 1995).

### 2.2 Larva

Po 6–18 dnech se z vajíčka líhnou apodní hemicephalní larvy bílého zbarvení, které se prokousávají lýkem v kolmém směru na matečnou chodbu. Během svého vývoje, který trvá 6–50 dní, postupně zvětšují svou velikost a postupně prochází třemi svleky. Články larev jsou pokryty jemnými brvami, které však nejsou rozeznatelné pouhým okem. Většina tělní dutiny larvy je vyplněna zažívacím ústrojím (Zumr 1995; Skuhravý 2002).

### 2.3 Kukla

Po dokončení svého vývoje se larva zakuklí. Kukla dosahuje velikosti mezi 5–6 mm a jsou na ní již patrné základy některých orgánů – nohou, křídel, části krovek a hlavy (Zumr 1995).

### 2.4 Dospělec

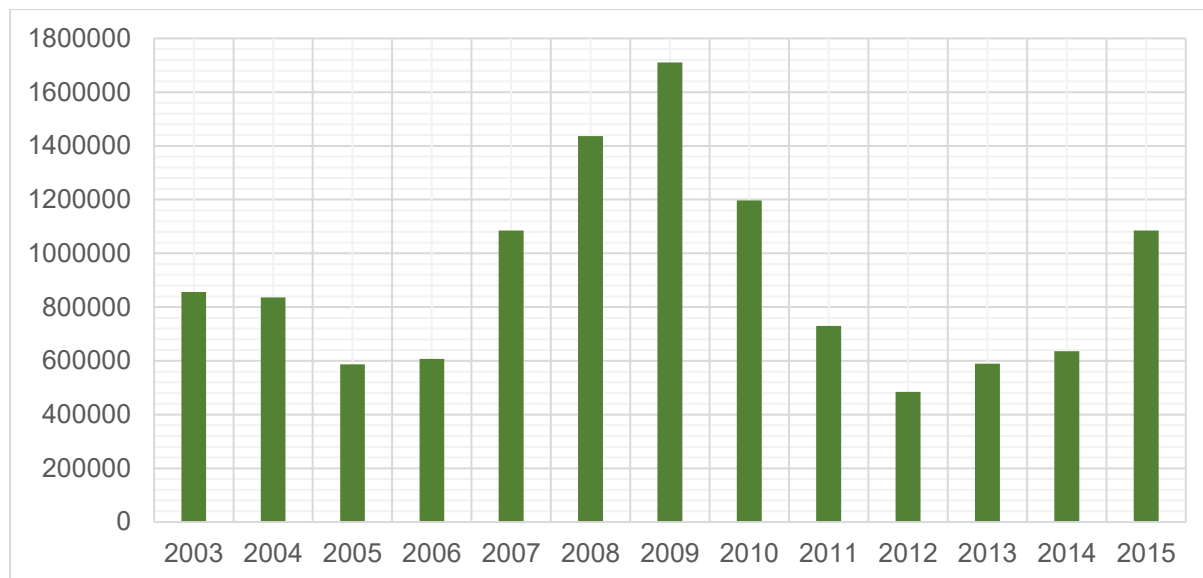
Dospělý jedinec je veliký okolo 5 mm, čímž se řadí mezi naše největší kůrovce (Skuhravý 2002). Juvenilní jedinci jsou zbarveni světle a společně s pohlavním dozráváním se jejich barva mění ve žlutou až hnědou (obr 1.). Doba pohlavního dospívání se pohybuje mezi 2 a 3 týdny. Během této doby se brouci živí takzvaným úživným žírem (též nazýván jako zralostní). Po dokončení pohlavního vývoje vylétávají a rojí se, přičemž hledají optimální stanoviště pro nalákání samic a rozmnožení se (Zumr 1995). O mechanismu vyhledávání vhodného stromu, počtu pokolení a šíření v prostoru budou pojednávat následující kapitoly.



**Obr 1.)** Dospělý jedinec lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.). (Zdroj: vlastní foto)

### 3 Populační dynamika lýkožrouta smrkového

Pro populační dynamiku lýkožrouta je, stejně jako pro jiné lesní škůdce, typické střídání cyklů (obr. 2). Fáze, kdy je populace relativně málo početná střídají ty, ve kterých populace rázem narůstá a působí hospodářské škody (Kindlmann *et al.* 2012).



**Obr. 2)** Množství kůrovcového dřeva [m<sup>3</sup>] na území České republiky za roky 2003 – 2015. Pozorovatelný je cyklický trend. Nárůst po roce 2007 souvisí s orkánem Kyrill. (Podle dat VÚLHM)

#### 3.1 Napadení stromu lýkožroutem

Za normálních okolností napadá lýkožrout stromy oslabené a funguje tak jako přirozený činitel obnovy lesa (Schroeder, Lindelöw 2002; Bäessler 2012). Tyto stromy rozezná podle specifických chemických látek, které strom vypouští do okolí. Jde o látky indikující rozklad, které fungují jako atraktanty. V největší míře jsou to monoterpeny, přičemž nejznámější je úloha alfa-pinenu, který strom produkuje ve stejné míře ve formě dvou izomerů: (-)- $\alpha$ -pinenu a (+)- $\alpha$ -pinenu. Forma (-) je pak účinkem metabolismu brouka přeměněna na (+)-*cis*-verbenol a forma (+) na (+)-*trans*-verbenol. Na zvýšenou koncentraci *cis* formy pak reagují samičky, pro které tato látka slouží jako agregační feromon. Tento proces je však dále vyvážen pokračující oxidací forem *cis* a *trans* na ketony, které fungují jako anti-agregační látky. Je-li tedy jejich koncentrace v okolí stromu příliš vysoká, ostatní nalétávající brouci poznají, že na stromu se vyživuje velké množství jiných jedinců a pokračují v letu na jiný, méně obsazený strom (Phillips, Croteau 1999). Poté, co sameček vyhledá optimální strom, provrtá tunel až k cévním svazkům floému a vyžere snubní komůrku, do které následně vábí samičky a páří se s nimi. Ty pak směrem z komůrky vyvrtávají matečné chodbičky, po jejichž stranách kladou vajíčka. (obr. 3) Vylíhlé larvy se pak prozírají kůrou kolmo na matečnou chodbu. Jeden sameček lýkožrouta smrkového se nejčastěji spáří s jednou až třemi samičkami a vznikají tak jedno až tříramenné požerky v kůře stromu (Raffa *et al.* 2005).

V některých případech samička přeruší kladení vajíček a přesune se do jiné části stromu či na strom jiný a po regeneračním žíru pokračuje bez další kopulace v kladení vajíček. Tento jev se nazývá sesterské rojení (vznikající generaci pak nazýváme sesterské pokolení) a provádí ho asi 10 % samic, přičemž je schopno ho založit až 90 % všech samic (Zahradník, Knížek 2007).

Zdravý strom je schopný se náletu brouků bránit vylitím smůly a zalepením brouka v hloubené chodbičce. Tento mechanismus se však stává neúčinným, je-li nápor brouků příliš vysoký, jak se tomu stává v případě kůrovcových kalamit (Gitau *et al.* 2012). Jaký je počet jedinců, potřebný pro překonání této obrané bariéry, však nelze přesně říci, jelikož různí autoři udávají rozdílná čísla. Lieutier (2004) udává počet 300-850 jedinců, Mullcok a Christiansen (1987) naproti tomu uvádějí 150-200 jedinců.



**Obr. 3** Chodbičky kůrovce v kůře smrku (*Picea abies*). (Zdroj: vlastní foto)

### 3.2 Faktory ovlivňující populační dynamiku

Faktorů, jež ovlivňují životní a populační cyklus lýkožrouta smrkového, je mnoho, a tak nelze jednoznačně stanovit, který je tím nejdůležitějším. Mj. jelikož jednotlivé faktory mohou hrát jinou roli v průběhu vývoje. Následující podkapitoly shrnují hlavní proměnné. Jejich pořadí je náhodné a neklade si za cíl porovnávat jejich význam.

#### 3.2.1 Teplota, klima, fotoperioda

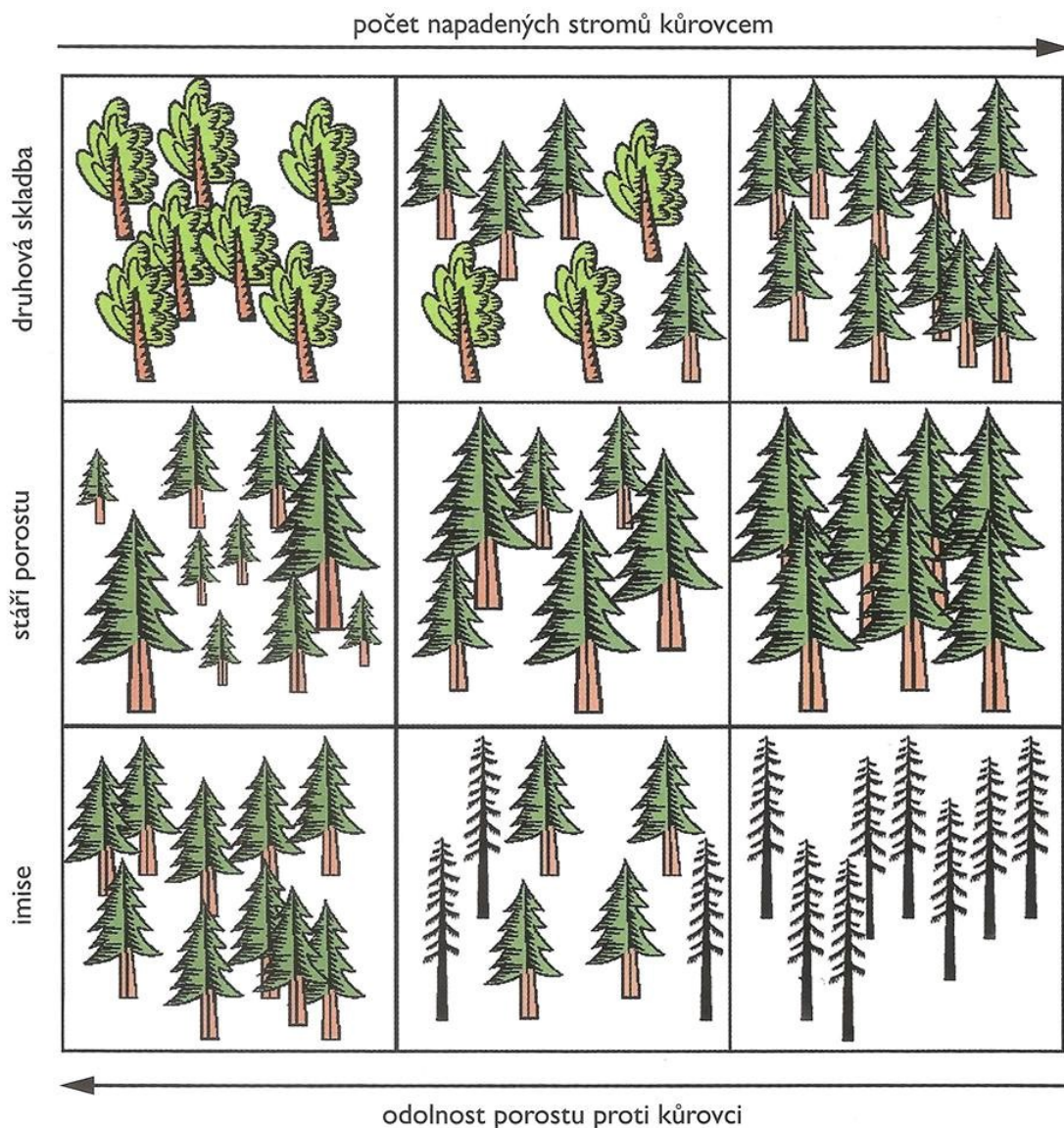
Velice důležitými faktory, majícími zásadní vliv na vývoj kůrovce, je místní klima a průměrná roční teplota. Jakožto ektotermní organismus je kůrovec závislý na okolní teplotě, která ovlivňuje jeho aktivitu (Forrest 2016). V našich zeměpisných podmínkách je kůrovec schopen během jednoho roku vyprodukovat dvě nové generace. V případě velmi příznivého klimatu, v podobě teplé zimy, a dlouho trvajících teplých dnů v období léta až podzimu, může kůrovec stihnout vyprodukovat i tři nová pokolení. Pro srovnání: v severských zemích jako je Norsko a Švédsko, kde je kůrovec rovněž předmětem důkladného studia, vzniká během sezony pouze jedna nová generace (Jönsson *et al.* 2007). Jak uvedeno výše, kůrovec přečkává zimu pouze v některých stádiích. Jen malá část brouků přečkává ve stádiu kukly nebo larvy. Většinou přezimují dospělci, kteří zimu přečkávají buď v hrabance nebo kmenech stromů (Skuhřavý 2002). Na indukci diapauzy pak má vliv nejen teplota, ale i fotoperioda. To experimentálně ověřili Doležal a Sehnal (2007), kteří testovali vliv fotoperiody v kombinaci s teplotou. Jejich výsledky ukázaly, že na indukci diapauzy mají vliv oba faktory, zatímco délka vývoje závisí na teplotě. Zároveň je však nutno dodat, že pro lýkožrouta není důležitá teplota vzduchu v okolí, nýbrž teplota v kmeni. Ta může být právě vlivem osvětlení kmene vyšší než teplota okolního prostředí.

V souvislosti s tím pak byl v poslední době zkoumán vliv změny klimatu na populační dynamiku a rozšíření lesních škůdců. Výsledky víceméně potvrzují předpoklad, že velikost areálu, ve kterém byl kůrovec doteď schopný vyprodukovat dvě generace za rok se bude dále posouvat směrem na sever a lýkožrout tak bude na lesní ekosystém působit v mnohem větší míře, než je tomu doposud (Jönsson 2007). Obdobné výsledky byly zaznamenány i u příbuzných druhů v USA (Bentz *et al.* 2010).

#### 3.2.2 Druhovú skladba a kvalita porostu

Jak vyplývá z podkapitoly o mechanismu napadení stromu lýkožroutem, primárními vhodnými hostitelskými stromy jsou pro kůrovce ty, které jsou oslabené nebo staré (Zumr 1995; Skuhřavý 2002; Wermelinger 2004; Kindlmann *et al.* 2012). Smrky staré 60 – 100 let poskytují kůrovci nejlepší podmínky, protože jejich borka je dostatečně tenká pro zavrtání se a zároveň lýko adekvátně tlusté pro vývoj nových pokolení (Zumr 1995). Největší pravděpodobnost napadení mají smrkové monokultury, ve kterých se vlivem klimatu a stejného stáří vyskytují jedinci fyziologicky téměř totožní. Čím více je porost věkově rozrůzněnější, stejně tak jako druhově, tím menší dopad bude probíhající

kůrovcová kalamita mít, pakliže v takovém porostu vůbec započne. Zdravotní stav porostu může ovlivňovat i množství srážek. Stromy s nedostatečnou závlahou jsou více vystaveny stresu a jsou tak oslabeny při napadení kůrovcem (Jurc *et al.* 2006; Kindlmann *et al.* 2012). V neposlední řadě silně ovlivňuje zdraví smrků i půdní složení. Podle Hrušky a Ciencialy (2002) trpí téměř všechna pohoří České republiky odumíráním smrkových porostů v důsledku acidifikace. Ta vede ke změnám pH půdy, které v konečném důsledku významně ochudí půdu o biogenní prvky jako například Ca a Mg, a zároveň zvýšení koncentrace prvků škodlivých. Příkladem takto zničeného lesa vlivem acidifikace jsou Krušné hory, kde z tohoto důvodu došlo v 90. letech k velmi výraznému narušení tamních lesních ekosystémů a jejich obnova tak trvá dodnes. Jelikož jsou tyto lesy mladé – jsou velmi odolné vůči lýkožroutu a jeho abundance je tam velice nízká (data VÚLHM).



**Obr. 4)** Vliv vybraných faktorů na náchylnost lesa vůči napadení kůrovcem. (Převzato z Kindlmann *et al.* 2012)

### 3.2.3 Větrné disturbance

Větrné disturbance a sněhová námraza jsou nejvýznamnějšími abiotickými faktory způsobujícími rozsáhlé disturbance lesních ekosystémů ve střední Evropě (Kolejka *et al.* 2010). Poškození větrem mělo za následek poškození 1,75 miliardy m<sup>3</sup> dřeva v období druhé poloviny 20. století, přičemž se předpokládá, že vlivem změny klimatu bude větrných disturbancí přibývat a množství m<sup>3</sup> poškozeného dřeva v následujících letech tak bude nepoměrně větší (Schelhaas *et al.* 2003). Následkem těchto disturbancí je velké množství oslabených, zlámaných a vyvrácených stromů, které představují ideální útočiště pro kůrovce. Často tedy tyto disturbance následuje populační exploze lýkožrouta a následné poškození zdravých stromů (Schroeder, Lindelöw 2002) – viz kapitola o napadání stromů výše. Skuhravý (2002) uvádí, že maximum stromů, napadnutých kůrovcem, bez rizika napadení okolních zdravých stromů, je 10. Ostatní autoři stanovují tento počet pro severoevropské podmínky, a tudíž jsou nepřesná vzhledem k univoltinímu cyklu tamních populací. K napadání zdravých stromů dochází vlivem silné vnitrodruhové kompetice a vysoké abundance lýkožrouta. Mezi populační dynamikou lýkožrouta a větrnými disturbancemi tak existuje zpožděná závislost, kdy ke kalamitám dochází po cca 1 roce až 3 letech (Modlinger, Novotný 2015a).

Dobrym příkladem je orkán Kyrill, který se přehnal střední Evropou v lednu roku 2007. Jen na území Národního parku Šumava bylo množství poškozeného dřeva odhadnuto na 853 tisíc m<sup>3</sup>. (Vojtěch 2013) I přes odtěžování dřeva se však nepodařilo zabránit kůrovcové kalamitě, která dosáhla vrcholu v roce 2009 (podle dat VÚLHM) a potvrzuje tak závěry Modlingera a Novotného (2015a).

### 3.2.4 Predátoři, parazité, parazitoidi

Jakožto poměrně hojný druh našich lesů, má kůrovec přirozeně mnoho nepřátel, kteří značně ovlivňují jeho mortalitu a tím populační dynamiku. Z obratlovců ovlivňují dynamiku zejména ptáci, kteří buď chytají letově aktivní jedince během rojení (Otvos, Stark 1985) anebo ptáci, kteří se žíví podkorním hmyzem. Z těch jmenujme hlavně čeled' srostloprstých (Coraciiformes). Celkově však vliv těchto predátorů není v porovnání s ostatními silný, a to z několika důvodů. Kvůli zcela rozdílnému životnímu cyklu, a s tím související generační době, neexistuje žádná korelační závislost mezi populacemi kůrovce a ptáků. Místa výskytu kůrovce zároveň nemusí poskytovat dostatek stanovišť vhodných k hnízdění. Rovněž tyto ptáci nejsou potravními specialisty, a tak nejsou potravně limitováni v případě nízké abundance lýkožrouta (Fayt *et al.* 2005).

Oproti ptačím predátorům mají zcela výraznější vliv ti z řad hmyzu. Nejzásadnějším predátorem z řad brouků je bezpochyby pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius* L.; Cleridae), který klade vajíčka do chodbiček kůrovců. Vylíhlé larvy pak konzumují larvy kůrovce (obr. 4). Ovšem i dospělí brouci se žíví larvami a dospělci kůrovce. Heidger (1994, podle Wermelinger 2004) uvádí, že jedna larva pestrokrovečníka během svého vývoje sežere asi 50 larev kůrovce a dospělec pak dalších zhruba 100 jedinců (dospělých brouků či larev) lýkožrouta.

Z řádu Diptera jsou nejběžnějšími predátory kůrovce zástupci čeledi Dolichopodidae, přičemž největší zastoupení mají příslušníci rodu *Medetera* (Wermelinger 2002). Od predátorů z řad brouků se tito liší tím, že konzumují zejména vývojová stádia lýkožrouta oproti dospělým jedincům (Wegensteiner *et al.* 2015). Druhou významnou čeledí dipterního hmyzu jsou zástupci Lonchaeidae. Ti mohou zabít i více jedinců, než sami pozřou (Wermelinger *et al.* 2012).

Parazitoidy kůrovce jsou téměř výhradně Hymenoptera (Wegensteiner *et al.* 2015), přičemž nejrozšířenější a nejhojnější je čeleď Pteromalidae (Weslien, Schroeder 1999). Většina parazitoidů kůrovců je ektoparazitická. Samičky svým kladélkem pronikají skrze kůru a kladou vajíčka vedle vývojových stádií kůrovce. Je pro ně tedy důležité, aby byla kůra stromu dostatečně tenká a umožnila tak její penetraci. Jen některé druhy vstupují do komůrek skrze otvor vyvrtaný samičkou lýkožrouta případně skrze díry vyklované ptáky (Wegensteiner *et al.* 2015). Kromě čeledi Pteromalidae jmenujme z těch hojně zastoupených ještě Braconidae a Eurytomidae (Wermelinger 2002).

Zajímavostí je, že zatímco parazitoidní Hymenoptera napadají lýkožrouta v horní části stromu, dipterní predátoři jsou situováni spíše ve spodních částech kmene. Zároveň se mění podíl predátorů a parazitoidů na mortalitě. Zatímco v prvním roce populační exploze lýkožrouta jsou výraznějšími regulátory populace predátoři, v roce druhém parazitoidi (Wermelinger 2002).

Obdobnou situaci můžeme pozorovat i u patogenů. Pro lýkožrouta smrkového je popsáno více než 20 druhů patogenů. Většina těchto patogenů však byla studována faunisticky – taxonomicky, a tak nejsou příliš známé jejich vlivy na svého hostitele (Holuša, Lukášová 2012). V době latentního stavu populace lýkožrouta je vliv patogenů na mortalitu malý, jelikož se jedinci mezi sebou potkávají jen zřídka a přenos patogenů je tak značně limitován. Avšak v době hojnosti – tj. kalamity, je již abundance kůrovce dostatečná a šíření patogenu je tak podstatně snazší (Wegensteiner, Weiser 1996).

Zde vypsání predátoři, parazitoidé atd. samozřejmě nejsou jedinými, kteří ovlivňují populace kůrovce. Avšak jsou těmi nejhojnějšími a popis jejich důsledků a mechanismů postačuje pro nastínění této problematiky při udržení stručnosti této podkapitoly.



**Obr. 5)** Larva pestrokrovečníka mravenčího (*Thanasimus formicarius*), pro kterou je typické její růžové zbarvení. Larva prolézá matečnými chodbičkami a živí se vajíčky kůrovce. (Zdroj: vlastní foto)

### 3.2.5 Symbiotické vztahy s jinými organismy

Brouci čeledi Scolytidae vytváří symbiotické spojení s celou řadou organismů – zejména pak s houbami. Pro tyto účely mají na svém těle specializované útvary nazývané mycangia, které slouží k transportu hub na těle přenašeče – lýkožrouta (Paine *et al.* 1997). Podle Klepzig a Sixe (2004) jsou mycangia „invaginací integumentu lemované žlázami či sekrečními buňkami, která je specializována pro získání a transport houby.“ Toto spojení přináší kůrovci několik výhod. Například některé kvasinky přenášené lýkožroutem transformují *cis*- a *trans*-verbenol na verbenon, který funguje jako anti-agregační feromon. To dává jednak informaci přilétávajícím broukům, že strom je již obsazen a je lepší poohlédnout se jinde a omezuje tak vzájemnou kompetici na jednom stromu (Leufvén *et al.* 1984). V jiném případě asociovaná houba roste v lýku napadeného stromu. Sice tím lýkožrouta částečně připravuje o jeho potravní zdroj, ovšem zároveň vypouští do okolí své toxiny, které strom nadále oslabují a znemožňují mu tvorbu smůly, která je jeho jediným obranným mechanismem vůči napadení broukem (Klepzig, Hoffstetter 2011, podle Hoffstetter *et al.* 2015).

Bakteriální symbionti pomáhají kůrovcům překonávat obranné mechanismy stromu a zároveň v jejich organismu mohou plnit funkci rozkladu celulózy (Hoffstetter *et al.* 2015). Celkově se s kůrovci (Scolytidae) pojí mnoho mutualistických organismů. Ne všichni jsou s kůrovcem v symbiotickém (oboustranně prospěšném) vztahu – například někteří roztoči využívají kůrovcové chodbičky jako vlastní habitat. Z ostatních zástupců biologické říše jsou v těsných vztazích s lýkožroutem ještě kvasinky, viry, nematoda či prvoci (Popa *et al.* 2012).

## 4 Management užívaný v boji proti kůrovci

Vlastníci lesa mají dle zákona č.289/1995 Sb. - *Zákon o lesích a o změně některých zákonů (lesní zákon)* povinnost řešit kůrovcové gradace. V hospodářských lesích se užívá postupů uvedených v podkapitolách 4.1–4.4. Rozdílná situace ovšem panuje v přístupu k chráněným územím, kde je tendence zachovat přírodu ve své ryzí podobě, proto se v těchto oblastech často uchyluje k takzvanému pasivnímu managementu – viz podkapitola 4.5.

### 4.1 Těžba stromů napadených lýkožroutem

Těžba kůrovcem napadených stromů je nejzákladnějším opatřením proti další disperzi brouka. Při těžbě je nutné postupovat maximálně citlivě, protože představuje vysoká rizika. Při neopatrném zacházení s kmeny hrozí poškození kůry, ze které vypadnou brouci, jež napadli strom a mohou se dále šířit do okolí. Dalším rizikem je fakt, že prosvětlování lesa, vznikající těžbou, zvyšuje osvětlenost a tím i teplotu konkrétního místa, a to se tak stává dále atraktivním pro nové nálety (Rouault *et al.* 2006). Se zvyšujícím se objemem těžby zároveň postupně klesá její efektivita, tudíž by tento typ managementu měl být vždy pečlivě zvážen (Kindlmann *et al.* 2012).

### 4.2 Feromonové lapáky

Klasickým způsobem, se kterým se setkáme i při procházce v lese, jsou feromonové lapáky. Ty jsou spíše preventivním opatřením. Jejich princip je založený na agregačních feromonech lýkožrouta. Brouci, vábení tímto feromonem, nalétávají do lapače, odkud jsou později vybírání. Existuje mnoho druhů těchto lapačů. V našich lesích se nejčastěji setkáme s lapači křížovými nebo šterbinovými (Kindlmann *et al.* 2012). Podle množství odchycených jedinců během rojení se stanovuje abundance a riziko. Při množství do 2 000 jedinců je výskyt slabý, 2 000 – 4 000 jedinců indikuje střední výskyt a 4 000 a více jedinců pak výskyt vysoký s maximálním rizikem kalamitního stavu (Zumr 1995). Modlinger *et al.* (2015b) pak posouvá spodní hranici ze 2 000 na 1 000 jedinců. Nevýhodou feromonových lapačů je jejich relativně nízká účinnost a riziko vábení brouků k náletu na doposud neobsazené stanoviště a tato metoda by se tak neměla užívat v nadměrné míře (Kindlmann *et al.* 2012).

### 4.3 Lapákové kmeny

K nalákání a odchytu rojících se brouků, hledajících vhodného hostitele, se často užívá připravených stromových lapáků. Jedná se o odvětvené položené kmeny, které bývají často zakryty větvemi, aby nedocházelo k jejich příliš rychlému vysychání (Skuhrový 2002). Tyto lapáky se kácejí s dostatečným předstihem před rojením, nejčastěji s dvouměsíčním – pro jarní rojení tedy v březnu. Právě podle rojení, pro která jsou určeny, rozlišujeme lapáky do dvou sérií. První slouží pro odchyt jarního rojení, druhá pro letní (Modlinger *et al.* 2015b). Lapáková metoda se často kombinuje s feromonovými lapači pro dosažení lepší efektivity. Ta je u této metody potlačena zejména v dobách kalamit, kdy brouci napadají i stromy zdravé (Kindlmann *et al.* 2012).

#### **4.4 Mechanická a chemická asanace**

Asanace kůrovcového dříví má za účel zabránění výletu nové generace. Provádí se odvozem napadeného dřeva z lesního porostu a odkorněním s následným chemickým postřikem.

Mechanickou asanací rozumíme odkornění napadených stromů nebo lapáků pomocí strojů, případně ručně, s oloupáním celé plochy kůry, včetně lýka (Zumr 1995). Pokud nejsou jedinci ještě zakuklení, stačí kmen obrátit poškozenými částmi vzhůru a klimatické a jiné vlivy jedince zahubí. V opačném případě je nutné strom spálit případně chemicky ošetřit (Modlinger *et al.* 2015b).

Při chemické asanaci se využívá insekticidů s hloubkovým účinkem a krátkodobým dozníváním. Insekticidy mohou být použity po ukončení náletu, případně jako preventivní prostředek (Zumr 1995). Přípravky k postřiku musejí být schválené Ministerstvem zemědělství ČR a jsou uvedeny v Seznamu registrovaných přípravků na ochranu lesa. Jejich seznam například v Zahradník, Zahradníková (2015).

#### **4.5 Pasivní management**

Pasivní management je uplatňován v rámci národních parků (NP), v takzvaných bezzásahových územích. Ta jsou předmětem častých diskuzí, nejen z turistických a estetických důvodů. Základním důvodem pro pasivní management je přesvědčení, že příroda v NP by měla být zachována ve své nejryzejší a nejpřirozenější podobě, bez zásahů lidské činnosti. Porovnání pasivního a aktivního managementu ukazuje následující tabulka 1, která, není-li indexem uvedeno jinak, vychází z Kindlmann *et al.* (2012).

	<b>Aktivní management</b>	<b>Pasivní management</b>
<b>Lesní ekosystém</b>	Stromy káceny – využíváno výše popsaných metod, odvoz dřeva pryč z lesa – ztráta rozkladného materiálu	Bez zásahu
<b>Biodiverzita</b>	Ovlivnění biodiverzity <sup>1</sup>	Kromě mechorostů je zaznamenán spíše pozitivní vliv na biodiverzitu různých skupin organismů <sup>1,2,3,4</sup>
<b>Sukcese</b>	Větší náchylnost k náletovým a invazivním druhům, potřeba dalšího monitoringu a managementu <sup>3</sup>	Přirozená, samovolná
<b>Ohrožené druhy</b>	Mohou být zasaženy ztrátou stanovišť	Vyskytuje se více chráněných a ohrožených druhů oproti místům s aktivním managementem <sup>1</sup>
<b>Teplota a vlhkost</b>	Narušení teplotního a vlhkostního poměru, ten je navíc nestálý <sup>3</sup>	Podmínky nezměněny tak drasticky a skokově
<b>Půda</b>	Povrch lesa narušen, urychlení erozních procesů	Bez narušení
<b>Vegetace</b>	Mění se složení vegetace, nově rostoucí vegetace navíc ohrožena okusem zvěře	Mění se podíl zastoupení druhů, ne však jejich diverzita, spadané kmeny mohou vytvářet mikrostanoviště a bránit zvěři v okusu
<b>Náhled na lýkožrouta</b>	Lýkožrout škůdcem snižujícím výnos	Lýkožrout součástí přirozené dynamiky lesního ekosystému a nástrojem obnovy lesa
<b>Ekonomická stránka</b>	Ekonomicky vysoce náročný, odvoz je ekologicky zatěžující, část zdrojů může být navrácena zpeněžením dřeva	Ekonomická náročnost minimální – nulová, možnost škod v přilehlých hospodářských lesích
<b>Okolní prostor</b>	Opatření pro sousedící oblasti nejsou přímo nutná	Potřeba aktivního managementu

**Tab. 1.)** Srovnání pasivního a aktivního managementu.

<sup>1</sup> Müller *et al.* (2016); <sup>2</sup> Háněl (2004); <sup>3</sup> Jonášová, Prach (2008); <sup>4</sup> Müller *et al.* (2010)

## 5 Lýkožrout a prostor

### 5.1 Letová aktivita

Kůrovec se do nových oblastí rozšiřuje za pomoci aktivního letu, pro který však potřebuje vhodné podmínky. Ty jsou limitovány teplotou, srážkami a silou větru. Směr ve většině případů určuje také směr disperze brouka, jelikož aktivním letem je schopen překonat rychlost větru nepřesahující  $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Franklin *et al.* 2000). Při rychlosti větru vyšší než  $2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  je pak šíření kůrovce zcela pasivní a může překonávat i delší vzdálenosti. Aktivním letem je kůrovec schopen překonat i vzdálenosti v rádech kilometrů, avšak zpravidla těchto vzdáleností nedosahuje (Zumr 1995). Kautz *et al.* (2011) uvádí, že naprostá většina migrujících brouků založí nové ohnisko do vzdálenosti 200 m od místa vzletu. Letová hladina, ve které se migrující brouci pohybují, je dle Duelli *et al.* (1997) nejčastěji do výšky 5 metrů nad zemí, přičemž jen 5 % brouků se pohybuje ve výšce vyšší než 10 m. Skuhřavý (2002) naproti tomu uvádí, že přibližně 10 % létajících jedinců létá ve výšce 20 – 30 metrů – nad korunami stromů. Tato neshoda údajů celkem věrně demonstruje rozdílnost tvrzení jednotlivých autorů v různých studiích, věnujících se tomuto tématu. Modlinger *et al.* (2015b) vidí příčinu těchto rozdílností v reakci na agregační feromony, kdy vysoko umístěné lapáky mohou brouky nalákat do vyšších letových hladin. Největší masa brouků provádí přelet v poledních hodinách, kdy je teplota ovzduší nejvyšší. Dolní limitní teplota pro let je  $14^\circ\text{C}$ . Let také zastavuje déšť (Zumr 1995). Přelety kůrovce na nová stanoviště jsou zapříčiněny vzrůstající vnitrodruhovou kompeticí o potravní zdroje (Wermelinger 2004).

### 5.2 Prostorové korelace

V souvislosti s ověřením výše uvedených zákonitostí, proběhlo v posledních několika letech nemálo studií, zabývajících se korelačními vztahy mezi různými územími postiženými kůrovcovou kalamitou. Tato podkapitola si klade za cíl porovnat jejich výsledky a metodiku. Kapitola 6 pak představuje další možnost stanovení míry korelace v časově prostorovém měřítku. Prezentovaný Mantelův test je meta analýzou dat VÚLHM a ČÚZK. Jeho cílem je ukázat, zda se dá předpokládat mezi okresy sobě blíže položenými vyšší míra korelace než mezi okresy od sebe vzájemně vzdálenějšími.

Jakuš *et al.* (2003) ve své práci volí kombinaci terestrického šetření společně s digitální analýzou poškození lesa kůrovcem za účelem porovnání populační dynamiky na polské a slovenské straně Tatranského NP. Zatímco na polské straně byly lesy ponechávány samovolnému vývoji ve smyslu pasivního managementu, na straně slovenské docházelo k aktivní asanaci kůrovcem napadeného dříví. Výsledek studie ukazuje, že ačkoli bylo celkové množství napadeného dřeva v době vrcholu kalamity na slovenské straně nižší, nebyl tento rozdíl oproti místům s pasivním managementem výrazný. Změna ovšem nastala v rychlosti návratu do latentní fáze. Po skončení gradačního maxima se na polské straně vrátil kůrovec do stavu blízcího se  $0 \text{ m}^3\cdot\text{ha}^{-1}$  výrazně rychleji. Stejně závěry pak byly prezentovány Grodzkim (2006).

Kärvemo *et al.* (2016) studoval 130 000 ha lesa pomocí leteckého snímkování. Následně nafocenou krajinu rozdělil do pixelů, kdy jeden pixel odpovídal jednomu hektaru. Cílem bylo porovnat vliv konektivity pixelů na průběhu kůrovcové gradace. Výsledky této studie ukázaly, že konektivita jednotlivých stanovišť nehraje takovou roli, jako kvalita habitatu v kolonizovaných místech. Vzniká tak pozitivní korelační závislost mezi množstvím napadnutelných stromů a mírou kolonizace broukem.

Podobný výzkum prováděl Peltonen *et al.* (2002), který se snažil stanovit míru prostorové synchronizace populačních cyklů u různých druhů rostlinných škůdců. Výsledky ukazují, že zatímco u lepidopterních druhů lze sledovat pozitivní korelační závislost i na dlouhé vzdálenosti (500-700 km), u zástupce kůrovcovitých (v této studii byl zkoumán druh *Dendroctonus ponderosae*, který je nejhojnějším druhem kůrovce v nearktické zoogeografické oblasti) je vyšší míra korelace mezi populacemi blízkými (<100 km). Míra korelačního koeficientu dosahovala hodnoty 0,37. Výsledky této studie byly dále podpořeny Øklandem *et al.* (2005), který mezi sebou porovnával jednotlivé druhy kůrovcovitých a lepidopterních lesních škůdců. Pro druh *Dendroctonus ponderosae* dostal stejné hodnoty korelačního koeficientu, avšak pro druh *Ips typographus* byla míra korelace mnohem vyšší. Oblasti vzdálené do 100 km měly pearsonův korelační koeficient  $r = 0,76$ . Oba autoři pak dávají tyto korelace do souvislosti zejména se dvěma faktory. V místech sobě bližších jsou shodnější klimatické podmínky ovlivňující vývoj brouka. Oproti lepidopterním škůdcům je větší synchroničnost bližších oblastí způsobena menším doletem migrujících jedinců.

Vysokou míru korelace dostal ve své práci i Marini *et al.* (2013), který stanovoval míru korelace mezi čtyřmi severskými regiony. Vzájemné korelace těchto míst dosahovaly hodnot korelačního indexu mezi 0,6 a 0,8. Autoři však tuto korelaci připisují vlivům silných větrů, které ve sledovaných letech poničily velké části lesů ve studovaných regionech. Vliv ostatních faktorů, které byly rovněž testovány (srážky, predátoři), nevykazoval takovou korelaci jako vliv větrných disturbancí.

Rozdílnost vlivu faktorů v jednotlivých studiích tak dává za pravdu poznatkům prezentovaným v kapitole 3.

## 6 Prostorové korelace jakožto modelový příklad užití Mantelova testu

Za účelem potvrzení vztahu mezi vzdáleností a vzájemnou synchronizací populačního cyklu byl proveden Mantelův test, který má odhalit korelační závislost. Hypotéza, kterou má tento test odhalit předpokládá menší míru korelace v okresech od sebe vzdálenějších oproti místům sousedícím či navzájem blíže položeným. Jedná se tak o negativní korelační závislost mezi vzdáleností a mírou synchronizace populačních cyklů – opačně interpretovanou jako míru pozitivní korelační závislosti mezi dvěma populacemi.

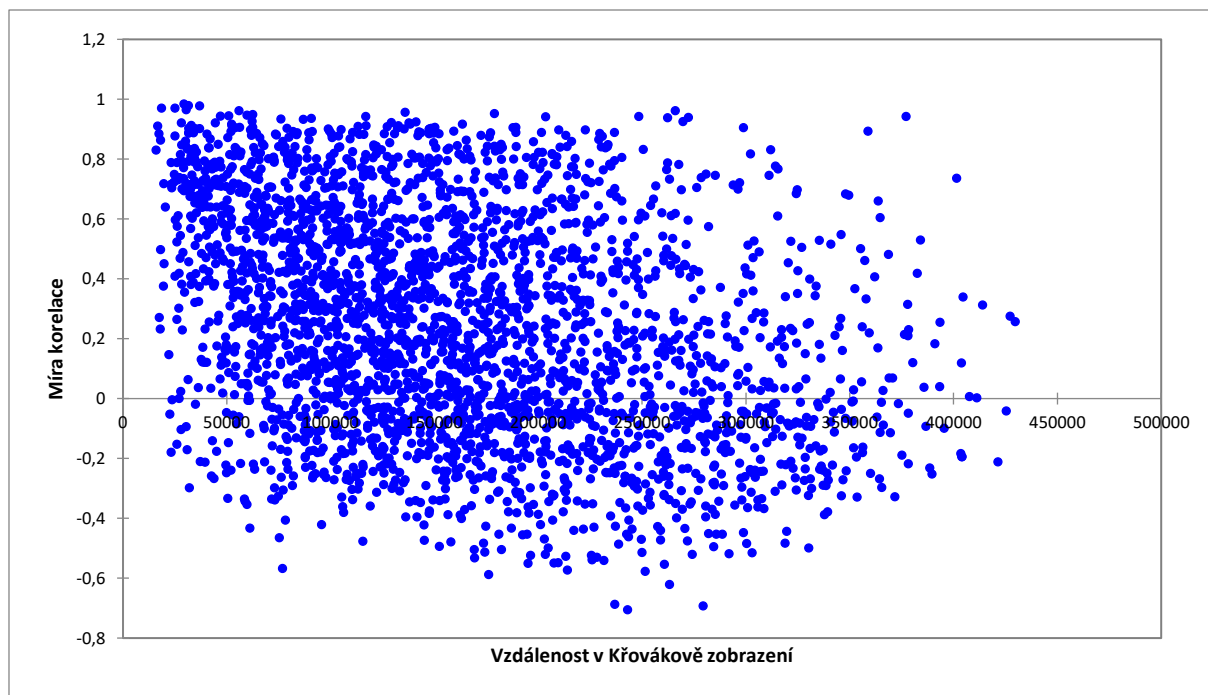
### 6.1 Studovaná oblast, data

Pro stanovení míry korelace mezi vzdáleností a abundancí lýkožrouta smrkového byla vybrána oblast celé České republiky. Ta je rozdělena do 76 okresů, přičemž největší okres, Klatovy, má rozlohu 1 946 km<sup>2</sup> a nejmenší, Brno-město, 230 km<sup>2</sup>. Průměrná velikost jednoho okresu činí 1 031 km<sup>2</sup>. Z výpočtu bylo vyloučeno hlavní město Praha.

Data, ze kterých tento výpočet vychází, jsou převzata od Ústavu pro lesní hospodářství a myslivost (VÚLHM), která pravidelně vychází v suplementech Zpravodaje ochrany lesa, který vychází každoročně z pověření Ministerstva životního prostředí. Tato výtisky jsou volně dostupné online na webových stránkách ústavu. V těchto výročních zprávách jsou uvedena množství kůrovcového dříví v jednotlivých okresech za uplynulý rok. Pro získání relevantního měřítka postižení kůrovcem, byla tato množství v m<sup>3</sup> vztažena k jednomu hektaru plochy lesa. Tím jsme získali objektivní měřítko. Velikost lesních porostů byla získána z Ročenky půdního fondu, kterou každoročně vydává ČÚZK a je taktéž volně dostupná z internetových stránek instituce. Sledovaný časový úsek byl z let 2003 až 2016.

### 6.2 Analýza dat

Pro analýzu dat bylo užito doplnku aplikace Microsoft Office EXCEL, XLSTAT. Tato aplikace obsahuje řadu statistických funkcí. Za použití dostupných dat byla nejprve vytvořena tabulka s hodnotami m<sup>3</sup> dřeva na jeden hektar plochy pro jednotlivé okresy. Mezi těmito okresy pak byla stanovena míra korelace pro období let 2003 – 2016. Výsledná korelační matice byla dále užita pro Mantelův test, pro který byla dále potřeba vzdálenostní matice. Té bylo dosaženo pomocí programu ArcGIS, ze kterého byly získány souřadnice center okresů a pomocí Pythagorovy věty dopočítány vzdálenosti těchto center mezi sebou. Souřadnice těchto center udává ArcGIS v Křovákově souřadnicovém systému a dosahují tak řádově vysokých čísel.



**Obr. 6)** Rozložení dat před Mantelovým testem. Jeden bod udává vzdálenost v Křovákově zobrazení a míru korelace mezi dvěma okresy. Již zde je patrné, že okresy, které k sobě mají blízko, vykazují vyšší míru korelace než ty od sebe vzdálené. (Podle dat VÚLHM)

### 6.3 Mantelův test

Mantelův test je metoda užívaná pro stanovení korelační závislosti mezi dvěma maticemi, pojmenovaná po Nathanu Mantelovi. V tomto testu je potřeba nejprve sestavit vzdálenostní matici společně s maticí druhou, kterou budeme porovnávat. V našem případě je to korelační matice udávající korelaci  $\text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$  mezi jednotlivými okresy. Následně test počítá korelaci mezi dvěma maticemi a pomocí náhodného testu nebo testu parametrické aproximace stanovuje, zda jsou hodnoty závislé, či náhodné. Předpokladem testu je nezávislost mezi maticemi X a Y. To znamená, že matice Y nesmí být odvozena z matice X. Předpokladem nulové hypotézy Mantelova testu je, že hodnoty v matici Y lineárně nekorelují s hodnotami z matice X. Oproti tomu hypotéza alternativní předpokládá opak, tj. matice Y lineárně koreluje s maticí X. Základní statistikou testu je statistika  $Z_m$ , která je sumou všech objektů v obou asociačních maticích, vyjma diagonálních prvků. Získáme ji tedy výpočtem:

$$z_m = \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n x_{ij} y_{ij}$$

Druhou možností je standardizace všech hodnot každé asociační matice. Suma všech prvků je pak v matici dělena polovinou počtu vzdáleností v matici minus jedna, čili:

$$\{[n(n-1)/2] - 1\}$$

Tato statistika, značená  $r_m$ , pak nabývá hodnot od -1 do 1 a chová se podobně jako korelační koeficient.

Lze ji tedy vyjádřit vztahem:

$$r_m = \frac{1}{d-1} \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n \left( \frac{x_{ij} - \bar{x}}{s_x} \right) \left( \frac{y_{ij} - \bar{y}}{s_y} \right)$$

Hodnota  $d$  představuje počet hodnot nad hlavní diagonálou matice a je vypočtena dle vztahu pro počet prvků v matici (viz druhá rovnice).

Třetí možností výpočtu je transformace prvků asociační matice na pořadí před výpočtem statistiky  $r_m$ . Jedná se o přístup, který je ekvivalentní výpočtu Spearmanova korelačního koeficientu mezi maticemi  $X$  a  $Y$ .

Statistika, vypočtená jedním ze tří popsanych způsobů, je následně testována permutačním testem. Celý postup Mantelova testu lze popsat třemi kroky:

1. Výpočet hodnot  $z_m$  nebo  $r_m$
2. Náhodné přehození řádků v maticích
3. Opětovný výpočet hodnot  $\tilde{z}_m$  resp.  $\tilde{r}_m$  na permutovaných maticích

Opakováním kroků 2 a 3 dostaneme tzv.  $r$  iteraci. Jejím výsledkem je výpočet  $p$ -hodnoty. Tu získáme ze vztahu  $k/r$ , kde  $k$  je počtem iterací, v nichž bylo  $\tilde{z}_m \geq z_m$ , resp.  $\tilde{r}_m \geq r_m$ . Pakliže je výsledná hodnota nižší než 0.05, pak lze prohlásit, že objekty matice  $Y$  významně lineárně korelují s objekty z matice  $X$ .

Permutační test vede ke stejné pravděpodobnosti statistik  $z_m$  a  $r_m$ , jelikož výsledek těchto hodnot, ať již permutovaných či ne, je ovlivněn stejnou lineární transformací nebo sérií podobností nebo nepodobností. Tato vlastnost je pro Mantelův test nejdůležitější (matematickabiologie.cz).

## 6.4 Výsledky

Výsledek Mantelova testu potvrdil stanovenou hypotézu. Mezi abundancí lýkožrouta smrkového a vzdáleností byla nalezena negativní korelační závislost. Součástí testu byl permutační test s počtem  $n=10\,000$  permutací a hladinou významnosti  $\alpha = 0,048$ . Výsledná hodnota  $p < 0,0001$  určuje možnost chyby při zamítnutí nulové hypotézy na méně než 0,01 %.

H0: Matice nejsou v korelační závislosti, korelační závislost je je náhodná.

H1: Matice jsou v korelační závislosti.

Pearsonův korelační index  $r(AB) = -0,343$ .

Výsledky potvrzují stanovenou hypotézu s vysokou mírou spolehlivosti, která je dále podpořena faktem, že sledované období let 2003–2016 bylo dostatečně dlouhé, aby ve všech sledovaných okresech s dostatečnou abundancí kůrovce (v ohniscích) došlo ke kompletnímu populačnímu cyklu – latentní fázi, populační explozi, kalamitnímu stavu a návratu zpět do latentní fáze. Byla tak poskytnuta možnost korelace okresů v těchto fázích populačního cyklu.

Největší slabinou tohoto testu jsou však vstupní data. Ta byla získána pouze na základě Zpravodajů o ochraně lesa od VÚLHM, bez možnosti jejich sekundárního ověření ze zdroje jiného. Co se týče údajů o rozloze lesů v okresech, je jim přikládána mnohem větší přesnost, jelikož vycházejí z katastrálního rejstříku. Data byla dále rozčleněna dle okresů, toto členění umožnilo porovnat území o přibližně stejných velikostech, avšak hranice samozřejmě nepředstavují pro kůrovce bariéru a jeho výskyt tak může být v přeshraniční oblasti. Vzhledem k velkému počtu okresů však není přikládána tomuto faktu přílišná váha.

Pro podpoření tohoto výsledku, bylo by vhodné provést ještě další měření vycházející z jiných dat. Tato měření by však byla velice náročná časově, finančně, personálně atd., čímž zůstane tento výsledek téměř určitě osamocen. Vhodné by bylo jeho doplnění po dalších letech a sledování průběhu vývoje korelačního koeficientu.

## 7 Závěr

Populační dynamika lýkožrouta smrkového je ovlivňována celou řadou faktorů. Stanovení toho nejzásadnějšího není možné, jelikož se jejich důležitost mění jak se stanovištěm, na kterém se brouk vyskytuje, tak fází populačního cyklu, kterým jedinec prochází. Z toho vyplývají i rozdílná tvrzení autorů studií, kteří nacházejí mezi jednotlivými faktory a populační dynamikou kůrovce korelační závislosti, avšak důležitost jednotlivých faktorů se v závěrech těchto prací liší.

Hledání optimálního managementu v boji proti kůrovci a jeho kalamitám by mělo být přizpůsobeno lokálním podmínkám a možnostem. Každá metoda boje proti kůrovci skýtá svá pozitiva stejně tak jako negativa a je tak vhodné jednotlivé metody vzájemně kombinovat. Pro chráněná území se nabízí jako nejlepší volba pasivní management, protože uchovává přírodu v její ryzí podobě a zároveň je ekonomicky nenáročný.

Při aktivním šíření (letu) se kůrovec šíří nejčastěji do nejbližšího okolí, přičemž je váben látkami, které se uvolňují do okolí z oslabených a rozkládajících se stromů. Takový hostitelský strom je pro lýkožrouta ideálním útočištěm, jelikož jeho obrana je značně oslabená.

Vývoj kůrovcové gradace můžeme predikovat pomocí sledování populační dynamiky v přilehlých oblastech, jelikož kůrovec často zakládá ohniska nových gradací v nejbližším okolí od ohniska, ze kterého imigroval na nové stanoviště. Výpočty prováděné autory různých prací za tímto účelem potvrzují pozitivní korelační závislost populací vzájemně blízkých, a to s vysokým korelačním koeficientem.

Tuto skutečnost jsme ověřili v kapitole 6. Mantelovým testem jsme zjistili negativní korelační závislost mezi vzdáleností a mírou korelace populací lýkožrouta. Při výpočtu jsme vycházeli z dat VÚLHM a ČÚZK. Tento výpočet je ojedinělý, protože zahrnuje celé území České republiky. Zároveň také demonstroval Mantelův test jako jednu z matematických metod populační dynamiky a její praktické využití či jako doplnění jiných metod, užívaných k vypočítání korelačního indexu.

## Literatura

- Bässler, C *et al.* (2012) Diversity of wood decaying fungi under different disturbance regimes – a case study from spruce mountain forests. *Biodiversity Conservation* 21:33-49
- Bentz, B *et al.* (2010) Climate change and bark beetles of the western United States and Canada: Direct and indirect effects. *BioScience* 60:602-613
- Doležal, P, Sehnal, F (2007) Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology* 131:165-173
- Duelli, P, Zahradník, P, Knížek, M, Kalinová, B (1997) Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and efficiency of pheromone traps. *Journal of Applied Entomology* 121:297-303
- Fayt, P, Machmer, MM, Steeger, C (2005) Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – a literature review. *Forest Ecology and Management* 206:1-14
- Forrest, JRK (2016) Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science* 17:49-54
- Franklin, AJ, Debruyne, C, Grégoire, JC (2000) Recapture of *Ips typographus* L. (Col. Scolytidae) with attractants of low release rates: localized dispersion and environmental influences. *Agricultural and Forest Entomology* 2:259-270
- Grodzki, W, Jakuš, R, Lajzová, E, Sitková, Z, Maczka, T, Škvarenina, J (2006) Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. In Poland and Slovakia. *Annals of Forest Science* 63:55-61
- Guitau, CW, Bashford R, Carnegie, AJ, Gurr, GM (2013) A review of semiochemicals associated with bark beetle (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) pests of coniferous trees: A focus on beetle interactions with other pests and their associates. *Forest Ecology and Management* 297:1-14
- Háněl, L (2004) Response of soil nematodes inhabiting spruce forests in the Šumava Mountains to disturbance by bark beetles and clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 202:209-225
- Heidger, CM (1994) Die Ökologie und Bionomie der Borckenkäfer-Antagonisten *Thanasimus formicarius* L. (Cleridae) und *Scoloposcelis pulchella* Zett. (Anthocoridae): Daten zur Beurteilung ihrer prädatorischen Kapazität und der Effekte beim Fang mit Pheromonfallen. Dissertation Fachbereich Biologie. Philipps-Universität, Marbur. Cf: Wermelinger, B (2004) Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*-a review of recent research. *Forest Ecology and Management* 202:67
- Holuša, J, Lukášová, K (2012) Patogeny lýkožroutů rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): review. *Zprávy lesnického výzkumu* 57:230-240
- Hruška J, Cienčila E (2002) Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd – limitující faktor současného lesnictví. MŽP
- Jakuš, R, Grodzki, W, Ježík, M, Jáchym, M (2003) Definition of spatial patterns of bark beetle *Ips typographus* (L.) outbreak spreading in Tatra Mountains (Central Europe), using GIS. Ecology, survey and management of forest insects. *In press*

- Jonášová, M, Prach, K (2008) The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation* 141:1525-1535
- Jönsson, AM, Harding, S, Barring, L, Ravn, HP (2007) Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden. *Agricultural and Forest Meteorology* 146:70-81
- Jurc, M *et al.* (2006) Spruce bark beetles (*Ips typographus*, *Pityogenes chalcographus*, Col.: *Scolytidae*) in the Dinaric mountain forest of Slovenia: Monitoring and modeling. *Ecological Modeling* 194:219-226
- Kärvemo, S, Johansson, V, Schroeder, M, Ranius, T (2016) Local colonisation-extinction of a tree-killing bark beetle during a large-scale outbreak. *Ecosphere* 7:1-14
- Kautz, M, Dworschak, K, Gruppe, A, Schopf, R (2011) Quantifying spatio-temporal dispersion of bark beetle dispersion in epidemic and non-epidemic conditions. *Forest Ecology and Management* 262:598-608
- Kindlmann, P, Matějka, K, Doležal, P (2012) *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody*. Karolinum, Praha
- Klepzig, KD, Six, DL (2004) Bark Beetle-Fungal symbiosis: Context dependency in complex associations. *Symbiosis* 37:189-205
- Klepzig, KD, Hoffstetter, RW (2011) From attack to emergence: interactions between southern pine beetle, mites, microbes and trees. Southern Research Station General Technical Report SRS-140. Cf: Hoffstetter, RW *et al.* (2015) Symbiotic Associations of Bark Beetles. In: Vega, FE, Hoffstetter RW, (2015) *Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species*. Elsevier, US
- Kolejka, J, Klimánek, M, Mikita, T, Svoboda, J (2010) Polomy na Šumavě způsobené orkáнем Kyrill a spoluúčast reliéfu na poškození lesa. *Geomorphologia Slovaca et Bohemica* 10:16-28
- Leufvén, A, Bergström, G, Falsen, E (1984) Interconversion of verbenols and verbenone by identified yeasts isolated from the spruce bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 10:1349-1361
- Lieutieur, F *et al.* (2004) *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht-Boston-Londýn
- Lýkožrout smrkový. Kůrovcové info [online]. VÚLHM, 2017 [cit. 2017-07-07]. Dostupné z: [www.kurovcoveinfo.cz/skudci/lykozrout-smrkovy](http://www.kurovcoveinfo.cz/skudci/lykozrout-smrkovy)
- Mantelův test. Matematická biologie [online]. Institut biostatistiky a analýz Masarykovy univerzity [cit. 2017-05-08]. Dostupné z: <http://portal.matematickabiologie.cz/index.php?pg=analyza-a-hodnoceni-biologickych-dat--vicerozmerne-metody-pro-analyzu-dat--asociacni-matice--manteluv-test>
- Modlinger, R, Novotný, P (2015a) Quantification of time delay between damages caused by windstorms and by *Ips typographus*. *Forestry Journal* 61:221-231
- Modlinger, R, Liška, J, Knížek, M, Adam, D, Janík, D, Hort, L (2015b) Ochrana lesa před lýkožroutem smrkovým v ochranném pásmu lesních rezervací ponechaných samovolnému vývoji. VÚLHM, Strnady

- Müller, J, Thorn, S, Seibold, S, Gossner, MM (2016) Protecting the forests while allowing removal of damaged trees may imperil saproxylic insect biodiversity in the Hyrcanian beech forests of Iran. *Conservation Letters* 9:106-113
- Müller, J, Reed, FN, Bussler, H, Brandl, H (2010) Learning from a „benign neglect strategy“ in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biological Conservation* 143:2559-2569
- Mulock, P, Christiansen, E (1986) The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. *Forest Ecology Management* 14:125-132
- Økland, B *et al.* (2005) Are bark beetle outbreaks less synchronous than forest Lepidoptera outbreaks? *Oecologia* 146:365-372
- Otvos, IS, Stark, RW (1985) Arthropod food of some forest-inhabiting birds. *Canadian Entomologist* 117:971-990
- Paine, TD, Raffa, KF, Harrington, TC (1997) Interactions among Scolytid bark beetles, their associated Fungi, and live host conifers. *Annual Reviews Entomology* 42:179-206
- Peltonen, M, Liebhold, AM, Bjornstad, ON, Williams, D (2002) Spatial synchrony in forest insect outbreaks: Roles of regional stochasticity and dispersal. *Ecology* 83:3120-3129
- Phillips, MA, Croteau, RB (1999) Resin-based defenses in conifers. *Trends in Plant science* 4:184-190
- Popa, V, Déziel, E, Lavallée, R, Bauce, E, Guertin, C (2012) The complex symbiotic relationships of bark beetles with microorganisms: a potential practical approach for biological control. *Pest Management Science* 68:963-975
- Raffa, KF *et al.* (2005) Interactions among conifer terpenoids and bark beetles across multiple levels of scale: An attempt to understand links between population patterns and physiological processes. In: John, TR, *Recent Advances in Phytochemistry*. Elsevier, Kalifornie
- Rouault, G, Candau, JN, Lieutieur, F, Nageleisen, LM, Martin, JC, Warzee, N (2006) Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science* 63:613-624
- Schelhaas, MJ, Nabuurs, GJ, Schuck, A (2003) Natural disturbances in the European forests in the 19<sup>th</sup> and 20<sup>th</sup> centuries. *Global Change Biology* 9:1620-1633
- Schroeder, LM, Lindelöw, Å (2002) Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology* 4:47-56
- Skuhřavý, V (2002) *Lýkožřout smrkový a jeho kalamity*. Agrospoj, Praha
- Vojtěch, O (2013) *Analýza prostorové distribuce populace lýkožřoutů v modelovém území bezzásahového režimu po orkánu Kyrill v NP Šumava*. Disertační práce, ČZU Praha
- Wegensteiner, R, Weiser, J (1996) Occurrence of *Chytridiopsis typographi* (Microspora Chytridiopsida) in *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 120:595-602

Wegensteiner, R, Wermelinger, B, Herrmann, M (2015) Natural enemies of bark beetles: Predators, Parasitoids, Pathogens, and Nematodes In: Vega, FE, Hoffstetter, RW, (2015) Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species. Elsevier, US

Wermelinger, B (2002) Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. Journal of Applied Entomology 126:521-527

Wermelinger, B (2004) Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. Forest Ecology and Management 202:67-82

Wermelinger, B, Epper, C, Kenis, M, Ghosh, S, Holdenrieder, O (2012) Emergence patterns of univoltine and bivoltine *Ips typographus* (L.) populations and associated natural enemies. Journal of Applied Entomology. 136:212-224

Weslier, J, Schroeder, LM, (1999) Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. Forest Ecology and Management 115:267-275

Zahradník, P, Knížek, M. Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.) [online]. VÚLHM, 2017 [cit. 2017-07-15]. Dostupné z: [www.silvarium.cz/images/letaky-los/2007\\_lykozrout\\_smrkovy.pdf](http://www.silvarium.cz/images/letaky-los/2007_lykozrout_smrkovy.pdf)

Zahradníková, M, Zahradník, P. Metodická příručka integrované ochrany rostlin pro lesní porosty – Příloha 1: Seznam povolených přípravků a dalších prostředků na ochranu lesa. [online]. Lesnická práce, 2016 [cit. 2017-07-30]. Dostupné z: [http://www.vulhm.cz/sites/files/soubory/24\\_LOS/Seznam\\_2016.pdf](http://www.vulhm.cz/sites/files/soubory/24_LOS/Seznam_2016.pdf)

Zákon č. 289/1995 Sb., O lesích a o změně a doplnění některých zákonů (lesní zákon)

Zumr, V (1995) Lýkožrout smrkový – biologie, prevence a metody boje. Matice lesnická, Písek

### **Zdroje dat pro Mantelův test**

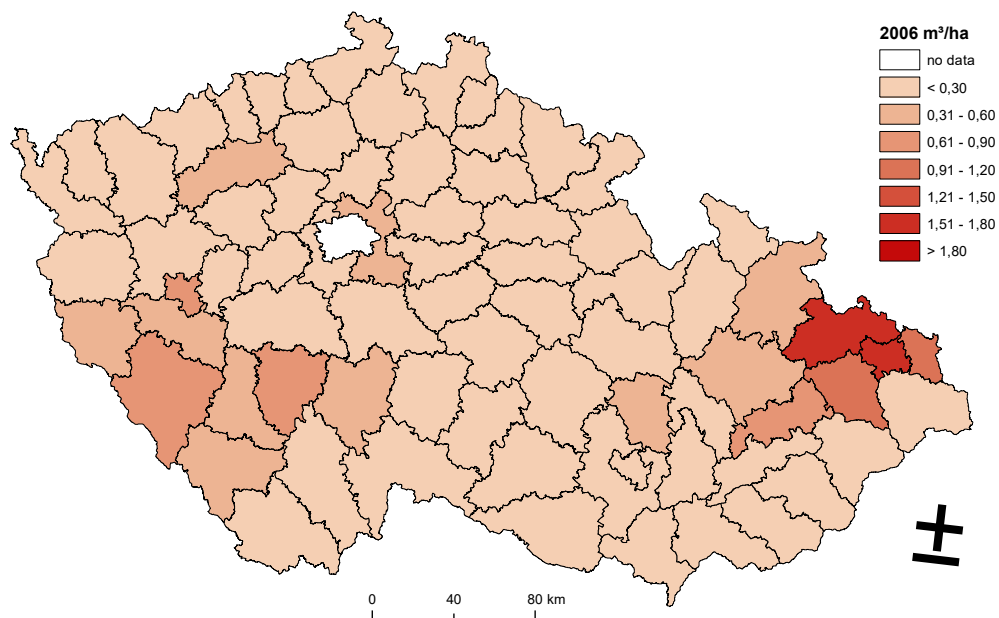
Souhrnné přehledy o půdním fondu z údajů katastru nemovitostí České republiky [online]. ČÚZK, 2010 - 2016 [cit. 2017-05-08]. Dostupné z: <http://www.cuzk.cz/Periodika-a-publikace/Statisticke-udaje/Souhrne-prehledy-pudniho-fondu.aspx>

Statistická ročenka půdního fondu České republiky [online]. ČÚZK, 2004 - 2009 [cit. 2017-05-08]. Dostupné z: <http://www.cuzk.cz/Periodika-a-publikace/Statisticke-udaje/Souhrne-prehledy-pudniho-fondu.aspx>

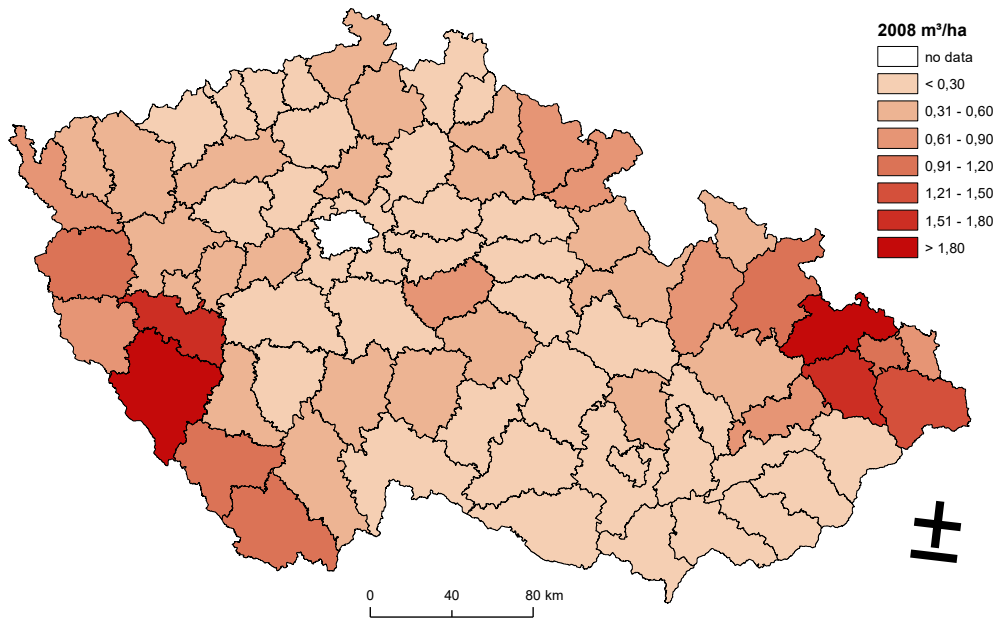
Zpravodaj ochrany lesa – Supplementum [online]. VÚLHM, 2004 - 2016 [cit. 2017-05-08]. Dostupné z: [http://www.vulhm.cz/zpravodaj\\_ochrany\\_lesa\\_suppl](http://www.vulhm.cz/zpravodaj_ochrany_lesa_suppl)

## Přílohy

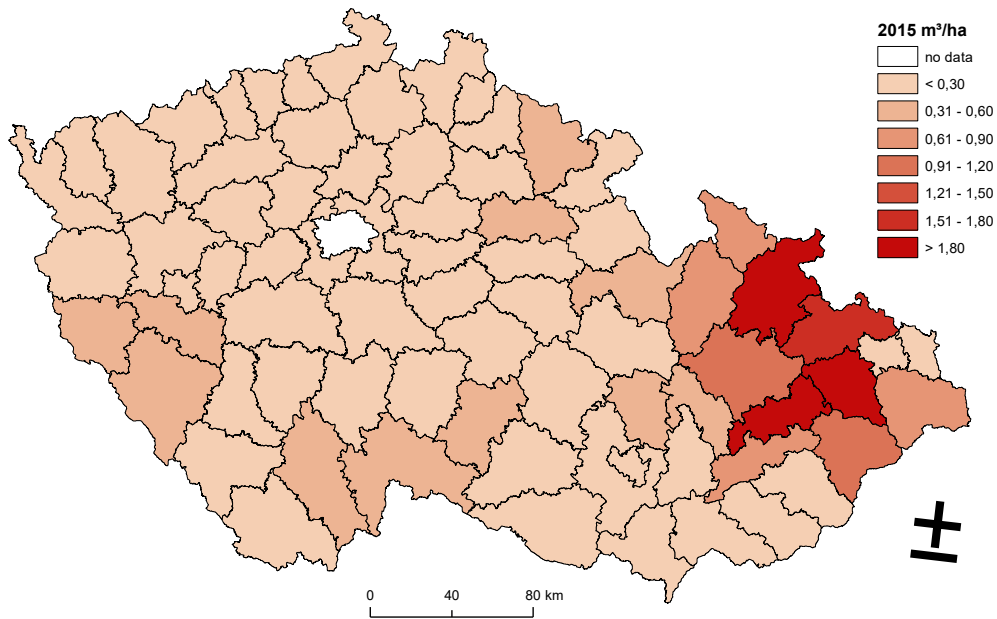
Množství kůrovcového dříví [m<sup>3</sup>] v jednotlivých okresech ve vybraných letech.



**Obr. 1)** Množství kůrovcového dříví v roce 2006. V tomto roce byla většina populací na území ČR v latentní fázi. Trvale vysoký stav kůrovcového poškození je v Moravskoslezském kraji. (Podle dat VÚLHM)



**Obr. 2)** V roce 2008 došlo ke zvýšení množství kůrovcového dříví vlivem orkánu Kyrill, který se přehnal přes střední Evropu v lednu roku 2007. (Podle dat VÚLHM)



**Obr. 3)** Množství kůrovcového dříví v roce 2015 – posledním roce studie. (Podle dat VÚLHM)