

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie

**Roztoči na kůrovcích rodu *Ips*  
(Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)**

Disertační práce

Autor: Mgr. Martin Čejka

Školitel: prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.

2014

"Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma Roztoči na kůrovcích rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) vypracoval samostatně s použitím uvedené literatury a na základě konzultací a doporučení školitele. Souhlasím se zveřejněním disertační práce dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby."

V Praze

dne 14.8.2014

## **Poděkování**

Děkuji svému školiteli prof. Ing. Jaroslavu Holušovi, Ph.D. za odborné vedení při zpracování disertační práce, dále za pomoc při přípravě a realizaci pokusů a za pomoc při tvorbě rukopisů.

Disertační práce vznikla za finanční podpory interních grantů IGA FLD 20124319 a IGA FLD 20134323 Fakulty lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze.

## Abstrakt

Práce přináší první informace o druhovém spektru a abundanci foretických roztočů z řádu Mesostigmata u druhů *Ips typographus* a *Ips duplicatus* z České republiky. Dále je zde srovnáván vliv dvou různých odchyťových metod na druhové spektrum a abundanci foretických roztočů.

Pro vyhodnocení druhového spektra foretických roztočů u druhu *I. typographus* byly vybrány dvě lokality. Na těchto lokalitách bylo rozmístěno pět feromonových lapačů. Bylo určeno osm druhů foretických roztočů z řádu Mesostigmata. Nejpočetnějšími druhy byly *Dendrolaelaps quadrisetus* a *Trichouropoda polytricha*. Počet foretických roztočů na jednoho brouka ani procento brouků, kteří na svém těle přenášejí roztoče, se mezi lokalitami nelišil.

U druhu *Ips duplicatus* byly vybrány dvě lokality. Na těchto lokalitách bylo rozmístěno pět feromonových lapačů. Byly určeny tři druhy foretických roztočů z řádu Mesostigmata. Nejpočetnějším druhem byl *Dendrolaelaps quadrisetus*, který nebyl doposud u *I. duplicatus* nalezen, stejně jako další druh *Uroobovella ipidis*. Celková abundance a počet foretických roztočů na jednoho brouka se mezi lokalitami signifikantně lišila, stejně tak jako druhové spektrum.

Pro porovnání vlivu odběrových metod na abundanci a spektrum foretických roztočů, byly na jedné lokalitě rozmístěny tři feromonové lapače a ze stejné lokality byly nařezány špalky z připraveného lapáku a umístěny do fotoeklektorů. Byla popsána sezónní dynamika brouků a jejich foretických roztočů a vyhodnocen vliv obou odchyťových metod na abundanci foretických roztočů. Sezónní dynamika foretických roztočů odpovídá sezónní dynamice jejich hostitele. Pomocí metody fotoeklektorů bylo prokazatelně odchyceno více foretických roztočů než pomocí metody feromonových lapačů.

Klíčová slova: forézie, Mesostigmata, roztoči, *Ips typographus*, *Ips duplicatus*, feromonový lapač, fotoeklektor

## Abstract

First informations about species spectrum and abundance of phoretic mites from order Mesostigmata associated with *Ips typographus* and *Ips duplicatus* from Czech Republic are described in this Ph.D. thesis. There is also compared the influence of two different sampling methods to species spectrum and abundance of phoretic mites.

Two localities were chosen for evaluation the species spectrum of phoretic mites associated with *I. typographus*. Beetles were sampled with five pheromone traps. Eight species of phoretic mites from order Mesostigmata were identified. The most numerous species were *Dendrolaelaps quadrisetus* and *Trichouropoda polytricha*. Neither the number of phoretic mites per beetle nor the percentage of beetles carrying the mites differed between the localities.

Two localities were chosen also in the case of *Ips duplicatus*. Beetles were sampled with five pheromone traps. Three species of phoretic mites from order Mesostigmata were identified. The most numerous species was *Dendrolaelaps quadrisetus*, which has not been found before associated with *I. duplicatus*, as well as other species *Uroobovella ipidis*. The number of phoretic mites per beetle and the percentage of beetles carrying the mites differed between the localities.

For comparison the influence of sampling methods on the abundance and spectrum of phoretic mites, three pheromone traps were placed at one locality and from the same locality were cut logs from trap tree and placed into emergence traps. The seasonal dynamics of beetles and their phoretic mites was described and the influence of sampling methods on abundance of phoretic mites was evaluated. The seasonal dynamics of phoretic mites corresponds with seasonal dynamics of their hosts. By using the method of emergence traps more phoretic mites were significantly caught than using the method of pheromone traps.

Key words: Phoresy, Mesostigmata, Mites, *Ips typographus*, *Ips duplicatus*, Pheromone trap, Emergence trap

## Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>8</b>
<b>2. Cíle práce .....</b>	<b>11</b>
<b>3. Rozbor problematiky .....</b>	<b>12</b>
3.1 Charakteristika podčeledi Scolytinae .....	12
3.1.1 Charakteristika lýkožrouta smrkového ( <i>Ips typographus</i> ) .....	13
3.1.1.1 Popis vývojových stádií .....	13
3.1.1.2 Rozšíření a hostitelské dřeviny .....	14
3.1.1.3 Způsob života .....	15
3.1.1.4 Přirození nepřátelé.....	16
3.1.2 Charakteristika lýkožrouta severského ( <i>Ips duplicatus</i> ) .....	18
3.1.2.1 Popis vývojových stádií .....	18
3.1.2.2 Rozšíření a hostitelské dřeviny .....	18
3.1.2.3 Způsob života .....	19
3.1.2.4 Přirození nepřátelé.....	20
3.2 Roztoči a kůrovci .....	20
3.2.1 Popis těla .....	23
3.2.2 Vývoj roztočů řádu Mesostigmata .....	25
3.2.3 Potrava roztočů řádu Mesostigmata .....	25
3.2.4 Hostitelé roztočů řádu Mesostigmata .....	26
3.2.5 Řád Mesostigmata a jejich vztah s kůrovci .....	29
3.2.6 Potrava řádu Mesostigmata svázaných s kůrovci.....	31
3.2.7 Houby a roztoči řádu Mesostigmata.....	33
<b>4. Metodika .....</b>	<b>34</b>
4.1 Druhové spektrum foretických roztočů u vybraných druhů lýkožroutů .....	34

4.1.1 Terénní odběry <i>Ips typographus</i> .....	34
4.1.2 Terénní odběry <i>Ips duplicatus</i> .....	35
4.1.3 Laboratorní část .....	36
4.1.4 Statistické zpracování dat .....	36
4.2 Vliv různých odchyťových metod na abundanci foretických roztočů .....	37
4.2.1 Odběr materiálu .....	37
4.2.2 Laboratorní část .....	38
4.2.3 Statistické zpracování dat .....	38
<b>5. Výsledky .....</b>	<b>40</b>
5.1 Druhové spektrum foretických roztočů u vybraných druhů lýkožroutů .....	40
5.1.1 Druhové spektrum foretických roztočů u <i>Ips typographus</i> .....	40
5.1.2 Druhové spektrum foretických roztočů u <i>Ips duplicatus</i> .....	43
5.2 Vliv různých odchyťových metod na abundanci foretických roztočů .....	45
<b>6. Diskuze .....</b>	<b>49</b>
6.1 Druhové spektrum foretických roztočů u vybraných druhů lýkožroutů .....	49
6.1.1 Druhové spektrum foretických roztočů u <i>Ips typographus</i> .....	49
6.1.2 Druhové spektrum foretických roztočů u <i>Ips duplicatus</i> .....	52
6.2 Vliv různých odchyťových metod na abundanci foretických roztočů .....	53
<b>7. Závěr .....</b>	<b>58</b>
<b>Seznam literatury .....</b>	<b>60</b>

## 1. Úvod

Kůrovcovití brouci se rozmnožují a žijí na lýku stromů, kde vytvářejí specifické požerky. Tyto požerky mohou sloužit jako životní prostor pro mnoho druhů různých organismů, kteří jsou více či méně na kůrovcovitých broucích závislí. Mezi tyto organismy patří například houby, které se pod kůru dostávají na tělech brouků (Christiansen et al., 1983), dalšími mohou být různé druhy hlístic, které velice často na broucích parazitují (Forsse, 1987). V neposlední řadě se ve spojení s kůrovci nalézají různé druhy roztočů (Kiełczewski et al., 1983), kteří jsou specializovaní na prostředí požerků, jakožto nestálých habitatů, které velmi rychle degradují. Z důvodů rychlé degradace těchto habitatů je nutné, aby se tyto roztoči dokázali mezi těmito habitaty rychle přemisťovat. K přenosu využívají právě kůrovce a tomuto velmi rozšířenému vztahu se říká forézie. Mezi těmito roztoči se také nalézají druhy, které sice nenapadají dospělé těchto brouků, ale v požercích se velice často žijí na jejich vajíčkách nebo larvách (Hunter, Rosario, 1988). Jsou mezi nimi i zástupci řádu Mesostigmata, u kterých jsou vztahy s bezobratlými živočichy velice hojně popisovány (Hunter, Rosario, 1988).

První písemné zmínky o roztočích se objevily mnohem dříve, než se stala akarologie vědním oborem. Nejstarší zmínka se objevila na Egyptském papyrovém svitku datovaného zhruba do období 1550 let př. n. l., v kterém se píše o takzvané „klíštěcí horečce“. Homér zmiňuje výskyt klíšťat u psa v roce 850 př. n. l. a Aristoteles popisuje parazitické roztoče u sarančí (pravděpodobně rod *Eutrombidium* Verdun, 1909) v práci *De Animalibus Historia Libri* o dalších 500 let později. Další rané zmínky o roztočích můžeme nalézt ve spisech Hippocrata a Plutarcha. Ve středověku byly roztoči běžně popisovány jako vši nebo malý hmyz (Krantz, Walter, 2009).

Linné, (1738) použil rodové jméno *Acarus* v prvním vydání *Systema Naturae*. Později takto pojmenoval i typový druh *A. siro*. V desátém vydání *Systema Naturae* bylo popsáno méně než 30 druhů roztočů a všichni byli zařazeni do rodu *Acarus*. V průběhu dalších 100 let se objevilo několik schémat vyšší klasifikace od různých autorů, jako byli Latreille, (1806-1809), Leach (1815),



Dugès, (1839) a C. L. Koch, (1842) a jiné, ve snaze zahrnout stále rostoucí počet nově popsaných taxonů roztočů (Krantz, Walter, 2009).

Rozvoj akarologie jako moderní vědy na konci 19. a začátkem 20. století byl soustředěn primárně v Evropě a Severní Americe, což potvrzují práce Michael, (1884), Canestrini, (1891), Banks, (1904), Oudemans, (1906), Vitzthum, (1923) a Jacot, (1925).

Po druhé světové válce došlo k obnovení akarologie díky návratu mnohých lékařských pracovníků do civilního života, kteří během války studovali hlavně choroby, které mohou být přenášeny roztoči, jako byl například skvrnitý tyfus. Mezi těmito vynikal hlavně George W. Wharton specialista na čeled' Trombiculidae, který společně s Dr. Edward W. Bakerem sepsali knihu *Introduction to Acarology* publikovanou v roce 1952 (Baker, Wharten, 1952), která se stala hlavním studijním textem v Akarologii na celém světě po několik desítek let. Od sepsání této knihy se začali objevovat i další práce (Hughes, 1959; Hirschmann, 1966; Krantz, 1978; Doreste, 1984; Evans, 1992; Walter, Proctor, 1999), zabývající se taxonomií, biologií, fyziologií, ekologií a systematikou roztočů.

Tématikou roztočů vázaných na kůrovcovité brouky se vědci zabývají v celém světě již od 20. let 20. století (Vitzthum, 1923). Většinou se jedná o práce popisné a taxonomické (Kinn, 1976; Moser, Bogenschütz, 1984), ale objevily se i práce, které popisují vliv foretických roztočů na reprodukční úspěch svých hostitelů (Hodgkin et al. 2010). I přes publikované práce není znám přesný vliv foretických roztočů na populační dynamiku jejich hostitelů a není ani přesně známé celkové druhové spektrum, které kůrovcovité brouky doprovází. Tímto tématem se v rámci České republiky ještě nikdo nezabýval, a proto k hlavním cílům této práce patří přinést první ucelené informace týkající se druhového spektra a abundance foretických roztočů z řádu Mesostigmata, kteří doprovázejí lýkožrouty z rodu *Ips* De Geer, 1775.

Mnoho zástupců z 350 čeledí roztočů jsou predátoři. V biologickém boji s muchnicemi převážně ve sklenicích je používána hlavně jedna skupina roztočů, jsou to zástupci rodu *Hypoaspis* Canestrini, 1884 (čeled' Laelapidae). Největší

význam v biologickém boji má ovšem čeleď Phytoseiidae. Téměř všichni zástupci této čeledě jsou predátory jiných roztočů nebo drobného hmyzu. Většina žije na vegetaci, kde jsou významnými predátory svlušek, dalších roztočů živících se na rostlinách a drobného hmyzu jako jsou třásněnky a molice. Někteří zástupci jsou vysoce specializovaní predátoři, jako například rod *Phytoseilus* Evans, 1952, který se živí pouze svluškami. Phytoseidae mají krátký generační čas, pouze kolem jednoho týdne v ideálních podmínkách a každá dospělá samice může zplodit 40 – 60 potomků. Ochrana zástupců této čeledi je důležitou součástí managementu proti svluškám v sadech a na vinicích. Na mnoha místech se stali tito roztoči odolní vůči širokému spektru organofosfátových insekticidů, které tak mohou být používány k hubení hmyzích škůdců bez toho, aby byli ohroženi roztoči. Phytoseiidae však nemají vyvinutou přirozenou odolnost vůči insekticidům ze skupin karbamátů a syntetických pyrethroidů, ale v laboratorních podmínkách byla tato odolnost u této skupiny dodatečně vyvolána. Některé druhy této čeledi jsou chovány za účelem jejich komerčního využití. Přesto že je tento chov a použití roztočů k hubení škůdců pomocí jejich přímého vysazování dosti nákladné, je primárně využíváno v zahradnictví, například u jahod a také ve sklenících. Nejčastěji využívaným druhem pro biologický boj je *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, 1957, který je vysoce specializovaným predátorem svlušek (Mahr et al. 2008).

Tato práce je koncipována jako ucelená vědecká práce a některé z ní vycházející výstupu jsou publikovány ve vědeckých časopisech.

## 2. Cíle práce

1. Analyzovat abundanci a druhové spektrum foretických roztočů z řádu Mesostigmata a porovnat je mezi jedno- a dvougenerační populací u lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*)
2. Analyzovat abundanci a druhové spektrum foretických roztočů z řádu Mesostigmata u lýkožrouta severského (*Ips duplicatus*).
3. Porovnat vliv a účinnost různých odchytových metod na abundanci a druhové spektrum foretických roztočů z řádu Mesostigmata u lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*).

### 3. Rozbor problematiky

#### 3.1 Charakteristika podčeledi Scolytinae

Zástupci podčeledi Scolytinae jsou v současné době zařazeni do čeledi nosatcovitých (Curculionidae). Jedná se o drobné (1 až 9 mm dlouhé), válcovité nebo oválné brouky, nevýrazného (hnědé až černého) zbarvení. Hlavu mají kulovitou, vpředu uťatou, zřídka protaženou v krátký noseček (*Hylastes* Er., *Hylurgops* Lec.). Hlava je shora viditelná jen z části (*Scolytus* Geoffr., *Tomicus* Latr., *Dendroctonus* Er.) anebo je zcela ukrytá pod předním okrajem velkého štítu (*Ips*, *Xyleborus* Eichh.). Tykadla jsou paličkovitá, tykadlová palička je 1 až 4členná, oválná a plochá. Složené oči jsou ploché, ledvinovité, výjimečně rozdělené na dvě části (*Polygraphus* Er., *Xyloterus* Er.). Štít je krátce oválný nebo krátce válcovitý. Jeho délka se u většiny druhů rovná třetině délky celého těla. Nohy jsou poměrně krátké, chodidla 5členná s 3. článkem srdcovitě rozšířeným. Krovky jsou trojího tvaru: (a) ploché (*Scolytus*), (b) zaoblené, kryjící zadeček i po stranách a obloukovitě při bázi sbíhající ke štítku (*Hylesinus* F.), (c) rovněž zaoblené, ale s rovnou bází a na zádi zaoblené (*Dendroctonus*), zkoseně uťaté (*Taphrorychus* Eichh.), podél švu promáčklé (*Pityophthorus* Eichh.) nebo vyhloubené s vrcholky či zoubky na okraji prohlubně (*Pityogenes* Bed., *Ips* Deg., *Pityokteines* Fuchs). U mnoha druhů se projevuje pohlavní dimorfismus (zejména ve tvaru zadní části krovek a ve tvaru a struktuře čela). Blانيتá křídla jsou vyvinutá, pouze u samců rodu *Xyleborus* jsou zakrnělá (Křístek, Urban, 2004).

Kůrovcovití brouci se rozmnožují a žijí na lýku stromů, kde vytvářejí specifické požerky, ale můžeme je nalézt i ve stoncích různých bylin a plodech různých rostlin, jako jsou například plody kávovníku (Ruiz-Cárdenas, Baker, 2010). Na celém světě je zatím popsáno zhruba 6000 druhů a z toho 900 v Palearktické oblasti a z Evropy je zatím popsáno 250 – 300 druhů v závislosti na tom, zda jsou do publikací zahrnuty i oblasti jako jsou Kanárské ostrovy nebo státy Kavkazu (Knížek, Beaver, 2007). U monogamních druhů se zavrtává do kůry napřed samice a vylučováním feromonu přiláká samce. Naproti tomu u druhů polygamních se do kůry zavrtává nejdříve samec. Většina druhů kůrovců vylučuje při obsazování stromu do ovzduší agregační feromon, který signalizuje

vhodné prostředí i pro další jedince téhož druhu, takže následuje hromadný nálet (Pfeffer, 1989). Jejich lokální abundance je závislá na dostupnosti stanovišť, jako jsou větrné polomy, které nabízejí dostatek potravy.

Mezi nejvýznamnější zástupce a tím pádem i lesní škůdce patří *Scolytus multistriatus* (Marsham, 1802), *Tomicus piniperda* (Linnaeus, 1758), *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) a další (Grégoire, Evans, 2007). V posledních letech se začínají v Evropě šířit i další druhy jako je například lýkožrout severský (*Ips duplicatus* (Sahlberg, 1836)), který se významně šíří i na území České republiky (Holuša et al. 2010). Nejčastěji nalétají na kmen stromu nebo na jeho větve. Nejvíce nalétají na spodní části stromu a směrem ke špičce se jejich počet snižuje, ale toto pravidlo je velice druhově specifické. Některé druhy najdeme především na vrcholových částech stromu, jako například u lýkožrouta severského (*Ips duplicatus*) a jiné můžeme nalézt na celém stromě včetně větví jako u druhu *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761) (Sauvard, 2007).

### **3.1.1 Charakteristika lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*)**

Lýkožrout smrkový *Ips typographus* je velmi významnou součástí každého ekosystému jehličnatého lesa v Euroasii. Jakožto pionýrský druh, kolonizuje umírající a čerstvě odumřelé stromy a tím iniciuje jejich dekompozici (Wermeliner, 2004). Oproti tomu se ale také jedná o nejvýznamnějšího škůdce smrku ztepilého (*Picea abies* L.) v Euroasii (Schroder, 2001).

#### **3.1.1.1 Popis vývojových stádií**

Je drobný (4 – 5,5 mm), válcovitý, černohnědý a lesklý brouk. Brouci, kteří se právě vylíhli z kukly, jsou bílí, pak žloutnou a postupně tmavnou. Nejprve černají krovky, později celá horní část těla a nakonec zčerná i dolní část těla (Skuhrový, 2002). Na čele mají obě pohlaví uprostřed malý hrbolek. Samička má čelo a přední okraj štítu hustěji ochlupené a středový hrbolek na čele je menší. Schlyter, Cederholm (1981) uvádějí, že třetí zub na zadní části krovek má být u samců větší než u samic. Tykadlová palička má zprohýbané švy. Krovky jsou válcovité, prohlubenina v zadní zkosené části krovek je matná, jemně tečkovaná, po stranách se čtyřmi páry zoubků. Mezirýží na krovkách jsou netečkovaná. Vajíčko je 0,6 – 1,0 mm dlouhé, oválné, lesklé a bílé. Larvy jsou beznohé,

rohlíčkovitě zahnuté, bělavé, s hnědavou silně chitinizovanou hlavou. Čerstvě vylíhlá larva je 2 mm dlouhá, v třetím instaru měří 5 – 7 mm. Kukla je 5 – 6 mm dlouhá, bílá, volného typu, na konci zadečku se dvěma krátkými trny. Od ostatních našich zástupců rodu *Ips* se na smrku dospělec liší především matným leskem zkosené zadní části krovek, netečkovaným mezirýžím na krovkách a celkově hustším ochlupením (Zumr, 1995).

### 3.1.1.2 Rozšíření a hostitelské dřeviny

Areál rozšíření l. smrkového zaujímá značnou část palearktické oblasti. Zasahuje od Pyrenejí po Japonsko, kdy jeho severní hranice prochází v Evropě Laponskem a jižní severním Řeckem a Tureckem. V Asii tvoří severní hranici oblast arktické tundry mezi 68–69° severní šířky, jižní pak probíhá severním Kazachstánem, Mongolskem a Čínou. U nás se vyskytuje všude, kde jsou smrkové porosty. Původně byl druhem horských smrčín, odkud se postupně rozšířil i do smrkových monokultur v nižších polohách (Skuhravý, 2002).

Obvykle se vyvíjí téměř výhradně na smrku ztepilém (*Picea abies*), výjimečně napadá i modřín opadavý (*Larix decidua* Mill.) a pouze velmi vzácně také borovici lesní (*Pinus sylvestris* L.). V jiných oblastech svého rozšíření se vyvíjí i na jiných druzích smrků (*Picea omorica* (Pančič), *P. obovata* Ledeb., *P. jezoensis* (Siebold & Zucc.) a na borovici (*Pinus sibirica* Du Tour) (Skuhravý, 2002).

Nejčastěji vyskytuje ve smrkových porostech nad 60 let, a to především na osluněných porostních stěnách (nejčastěji jižní - jihozápadní expozice). Uvnitř porostů se vyskytuje v místech s nižším zakmeněním nebo za gradace. Na stojících, dosud zelených stromech zahajuje nálet na rozhraní suchých a zelených větví, načež se šíří jednak směrem k oddenku, jednak směrem k vrcholu. Vršky pod 10 cm tloušťky většinou nenapadá. V oddenkové části zpravidla zůstává bez napadení pouze nejspodnější část (1-1,5 m). U ležících kmenů nálet probíhá po celé vhodné části kmene. Výjimečně, za gradace, kdy má nedostatek vhodného materiálu pro svůj další rozvoj, se může vyskytovat i v porostech mladších. V tomto případě se také častěji objevuje uvnitř porostů (Zumr, 1995).

### 3.1.1.3 Způsob života

Požerek je jednoramenný až tříramenný, při vyšším obsazení kmene pouze s jednou matečnou chodbou. Méně často se také mohou objevovat čtyř až šesti ramenné požerky (Pfeffer, 1954; Zumr, 1995). Matečné chodby jsou rovnoběžné s podélnou osou kmene, jsou rovné, přibližně 3 mm široké s průměrnou delkou 6-12 cm (Skuhravý, 2002), jejich délka však může být velice proměnlivá a závisí především na hustotě obsazení kmene (Pfeffer, 1954). Larvové chodby jsou dlouhé až 6 cm (Pfeffer, 1954). Požerek sesterského rojení je význačný tím, že má pouze jednu matečnou chodbu a není přítomna snubní komůrka (Skuhravý, 2002).

V našich podmínkách má v nížinách nejčastěji dvě generace do roka a ve vyšších polohách jednu generaci. Jarní rojení začíná v nižších až středních polohách nejčastěji na přelomu dubna a května, v horských polohách může začít až o měsíc později v závislosti na průběhu teplot. Letní rojení probíhá zhruba od poloviny června do začátku srpna. Sesterské rojení bylo pozorováno u všech generací a následuje po 2 - 3 týdnech po základním rojení. Při sesterském rojení dochází k přerojování samic na stejný nebo jiný strom, kde samice po regeneračním žíru pokračují bez další kopulace v kladení vajíček (Skuhravý, 2002).

První nalétávají na stromy samečci. Po 2-4 dnech, kdy vyhlodají snubní komůrku, která je přibližně 5x5 mm velká, přilétají samičky (Pfeffer, 1954). Na jednoho samečka připadne zpravidla 1-3 samičky. Po spáření hlodá každá samička svoji matečnou chodbu a do zářezů po stranách chodby klade jednotlivá vajíčka. Během svého života samička v průměru naklade 20–80 vajíček (Wermelinger, 2004). Z vajíček se po 6-18 dnech líhnou larvy, jejichž vývoj může trvat v optimálních podmínkách 7 dní, v podmínkách nepříznivých až 50 dní. Období kukly trvá v průměru 8 dní. Celkový vývoj od zavrtání samce až po ukončení zralostního žíru trvá za normálních podmínek zpravidla 6-10 týdnů (Pfeffer, 1954).

Převážná část populace přezimuje ve stádiu imaga v místě svého vývoje, pouze menší část zimuje v hrabance (Pfeffer, 1954). Většina jedinců, kteří zimují v hrabance, se vyskytuje v nejbližším okolí paty kmene (Zumr, 1995). Mortalita

zimujících brouků je často způsobena poklesem teplot pod -10 °C (Faccoli, 2002), podle Zumra, (1995) až při teplotách přesahujících -20 °C.

#### 3.1.1.4 Přirození nepřátelé

Mezi nejpočetnější přirozené nepřátele l. smrkového patří draví brouci (Cleridae), dvoukřídlí (Dolichopodidae) a parazitičtí blanokřídlí (Pteromalidae, Braconidae) (Wermelinger, 2004). Některé druhy hmyzu loví l. smrkového pouze příležitostně, je-li zrovna dostupnou potravou a jiné druhy se na něj přímo specializují. Jedním z nejvýznamnějších a nejznámějších predátorů je brouk pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius* (L.)), který patří do čeledi pestrokrovečníkovitých (Cleridae). Společně s ním se vyskytuje petrokrovečník (*Thanasimus femoralis* (Zett.)), lišící se od předešlého černým středoprsím. Dalšími významnými druhy brouků jsou drábčík (*Nudobius lentus* (Graven.)) a zástupce čeledi Pythidae *Pytho depressus* (L.). Z dvoukřídlého hmyzu jsou predátory larev např. *Medetera signaticornis* Lw. nebo *Lonchea seitneri* Hend. Velmi početní jsou parazitoidi z řádu blanokřídlých jako např. lumčici (Braconidae) *Coeloides bostrichorum* Gir., *Doryctes obliterated* Nees., chalcidky (Chalcidoidea) *Rhopalicus tutela* Walk., *Diplolepis corticalis* Hart., případně lumci (Ichneumonidae), např. *Itopectisalternans* Grav. (Kenis et al. 2007). Dalšími organismy, které parazitují na různých vývojových stádiích l. smrkového, jsou roztoči jako je *Pyemotes dryas* (Vitz.), který napadá dospělce (Moser, Bogenschütz, 1989).

Nemalý význam mají i některé další organismy, které můžeme u l. smrkového nalézt, které mohou více či méně ovlivňovat jeho populační hustoty.

Virová onemocnění jsou druhově specifická, selektivní a způsobují rozpad hostitelských tkání v kalnou tekutinu. Entomopoxvirus známý u *I. typographus* (ItEPV) se projevuje tvorbou bílkovinných světlolomných inkluzí pouze ve stěně střeva dospělých brouků, jiné orgány nenapadá (Weiser, Wegensteiner, 1994).

V Malphigických trubicích a střevě hmyzu se usazují měňavky rodu *Malamoeba*, u kůrovců se jedná o druh *Malamoeba scolyti* (Rhizopoda, Amoebidae), který byl nalezen i ve střevě *I. typographus* (Wegensteiner 1994).



Pokud se namnoží, může dojít k ucpání trubic, čímž je znemožněno vyměšování odpadních látek z těla (Weiser 2002).

Dalšími patogeny, které můžeme nalézt u druhu *I. typographus* jsou hromadinky (Lukášová, Holuša, 2012), Obecně hromadinky zřejmě způsobují mechanická a fyziologická poškození střevního epitelu (Lipa, 1967). Patří mezi ně např. *Gregarina typographi* Fuchs, 1915.

Mezi hlavní houbové patogeny škůdců patří především *Beauveria bassiana* (Bals.) (Hajek, St. Leger, 1994). Tato houba je potencionálním nástrojem pro biologickou kontrolu mnoha hospodářských škůdců a hodnocena jako náhrada za běžně užívané chemické pesticidy (Roberts, Hajek, 1992). Využívání biopreparátu na bázi *B. bassiana* proti *I. typographus* je rozšířeno zejména v Německu, Švýcarsku a Rakousku (Lukášová, Holuša, 2012).

U kůrovců je také známo několik druhů mikrosporidií. Tyto druhy napadají střevní epitel středního střeva, dostávají se do vaječníku a jsou předávány larvám (Weiser et al. 1998; Weiser, 2002). Nejběžnější mikrosporidie *Chytridiopsis typographi* Weiser, 1954 vytváří vředovitá ohniska, kde dochází k porušení střeva (Lukášová, Holuša, 2012).

Velmi početnou skupinou organismů, která je u kůrovcovitých velmi hojně popisována, jsou hlístice (Nematoda). 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 řádu Tylenchida a Rhabditida. Většina hlístic asociovaných s I. smrkovým brouky negativně neovlivňuje, ale 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, 1956). Průměrná nákaza kůrovců střevními hlísticemi se pohybuje kolem 50 % (Kereselidze et al. 2010). Podle některých studií zabíjejí parazitické hlístice své hostitele (způsobují ucpání střeva a jeho perforaci) a redukují jejich životnost a plodnost (Lieutier, 1980; Kaya, 1984). U druhu *I. typographus* bylo také studováno, zda parazitické hlístice

neovlivňují jeho letovou aktivitu, ale signifikantní rozdíl mezi parazitovanými a neparazitovanými brouky nebyl nalezen (Forsse, 1987).

### **3.1.2 Charakteristika lýkožrouta severského (*Ips duplicatus*)**

Lýkožrout severský *Ips duplicatus* (Sahlberg, 1836) je zařazen na seznam karanténních škůdců Evropské unie a také European and Mediterranean Plant Protection Organisation (Smith et al. 1996). Stejně tak ho ale můžeme nalézt na některých seznamech chráněných druhů (Bussler, Bense, 2003).

#### **3.1.2.1 Popis vývojových stádií**

Tento druh lýkožrouta je ještě o něco menší než druh předešlý (2,8 – 4,5 mm). Dospělec je válcovitý, černohnědý až černý, lesklý. Přední okraj štítu a zadní část krovek jsou při pohledu shora zaoblené. Tykadlová palička má zprohýbané švy. Krovky jsou válcovité, prohlubenina v zadní zkosené části krovek je lesklá, po stranách nese 4 páry zoubků, z nichž první, suturální pár je od ostatních vzdálenější. U samečka jsou horní dva zoubky malé, třetí je největší a před vrcholem rozšířený, čtvrtý opět malý. U samičky nejsou zoubky třetího páru rozšířené. Mezirýží na krovkách jsou tečkovaná. Po celém těle má dospělec dlouhé, odstálé, řídké ochlupení. Tvarem těla se nejvíce podobá l. smrkovému, od kterého jej můžeme rozeznat podle menší velikosti, tmavějšího zbarvení a lesklé zadní zkosené části krovek. Vajíčko je oválné, bílé, v průměru 0,7 mm dlouhé. Larva je beznohá, rohlíčkovitě zahnutá, bělavá, s hnědavou silně chitinizovanou hlavou, v posledním instaru dorůstá délky 4,5-5,5 mm. Kukla je volná přibližně 5 mm dlouhá, bílá, na konci zadečku se dvěma krátkými trny (Pfeffer, 1989).

#### **3.1.2.2 Rozšíření a hostitelské dřeviny**

Lýkožrout severský byl původně rozšířen v oblasti severské tajgy od Švédska až po Sachalin, ale byl znám i z horského areálu smrku ztepilého v Alpách (Holuša et al. 2003). V první polovině 20. století došlo ke změně původního životního prostředí l. severského. V oblasti borovice lesní, která oddělovala severskou tajgu od střední Evropy, a v pásmu bučin na severních svazích Slezských Beskyd dorůstaly nově založené porosty nepůvodního smrku ztepilého. Odtud začal expandovat na jih do uměle založených smrčin v nížinách a pahorkatinách (Mrkva, 1994; Pfeffer, Knížek, 1995). To vysvětluje umístění

těžiště rozšíření v České republice právě na severovýchodě území (Holuša et al. 2010). Na konci devadesátých let se početně rozšířil na Slovensku (Turčani et al. 2001) a v Německu (Bussler, Bense, 2003).

Hostitelskými dřevinami jsou na území severské tajgy Evropy a Sibiře *Picea obovata* a na území Sachalinu *Picea jezoensis*. Ojediněle se může vyskytovat také na borovicích *Pinus sylvestris* a *Pinus sibirica*, ale v podmínkách střední Evropy je znám zejména ze smrku *Picea abies* (Holuša, Grodzki, 2008).

Lýkožrout severský napadá smrky nejčastěji ve stáří 40 - 80 let, kdy nalétává do vršků nebo silnějších větví oslabených stojících stromů a má tedy charakter druhotného škůdce. Napadá stromy roztroušeně po porostu, nepreferuje určitou úroveň stromů a nevytváří kůrovcová ohniska (Pfeffer, Knížek, 1995).

### **3.1.2.3 Způsob života**

Požerek l. severského může být jedno- až pětiramenný, zpravidla však dvou- až třiramenný. Tvar požerku značně připomíná požerek l. smrkového, ale liší se celkově menší velikostí. Matečné chodby jsou zpravidla 4-6 cm (max. 10 cm) dlouhé a 2 mm široké, víceméně rovnoběžné s podélnou osou kmene. Larvové chodby jsou krátké, maximálně 5 cm dlouhé. Závrtové a výletové otvory jsou rovněž zřetelně menší než u l. smrkového. V našich podmínkách má l. severský nejčastěji dvě až tři generace do roka. Jarní rojení začíná obvykle na začátku května, případně na přelomu dubna a května. Letní rojení probíhá zhruba od poloviny července. Při velmi suchém a teplém počasí zakládá tři generace, kdy druhá může probíhat již od poloviny června a třetí rojení následuje v srpnu, příp. v září. Zakládá i tzv. sesterskou generaci (Holuša et al. 2003).

U tohoto druhu stejně tak jako u druhu předchozího nalétávají první na strom samci. Po vyhlodání závrtového otvoru a snubní komůrku lákají samice pomocí agregačního feromonu. Samičky poté vyhlodávají matečné chodby, ve kterých do zářezů kladou jednotlivá vajíčka, v průměru asi 60 kusů stejně jako u předchozího druhu. Z vajíček se po jednom až dvou týdnech líhnou larvy, jejichž délka vývoje závisí na podmínkách a trvá 2 - 4 týdny. Období kukly trvá průměrně déle než jeden týden. Celkový vývoj od založení požerku až po

ukončení vývoje trvá 6-8 týdnů. Zimuje jako dospělec nejčastěji v hrabance, může zimovat také v kůře (Holuša et al. 2003).

#### **3.1.2.4 Přirození nepřátelé**

Obdobně jako jiné kůrovce konzumují l. severského dravé druhy hmyzu, které však loví kůrovce pouze příležitostně, jsou-li zrovna dostupnou potravou. Stejně jako u předešlého druhu patří mezi nejvýznamnější predátory brouk pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius*). Predátory larev lýkožroutů jsou různé druhy dvoukřídlého hmyzu. Významnými parazitoidy jsou blanokřídli, jako lumčící (Braconidae), chalcidky (Chalcidoidea), nebo lumkovití (Ichneumonidae) (Kenis et al. 2007). Cizopasně se u lýkožroutů vyskytuje i řada roztočů a hlístic. Populační dynamiku lýkožroutů také ovlivňují entomopatogenní houby a jiné mikroorganismy (Wegensteiner, 2007). Jedná se o stejné skupiny organismů jako u druhu *I. typographus* (Lukášová, Holuša, 2012).

Nedávno však byla popsána druhově specifická mikrosporidie vázaná na *I. duplicatus*, *Larssoniella duplicati* (Weiser, Holuša, Žižka, 2006) (Holuša et al. 2007) z východu České republiky a severovýchodního Polska. Jde o chronickou, široce rozšířenou nákazu. Infekční hladina tohoto patogenu dosahuje na některých lokalitách až 80 % (Holuša et al. 2009).

#### **3.2 Roztoči a kůrovci**

Roztoči patří do kmene Členovců (Arthropoda) a jedná se o suchozemské i vodní bezobratlé, kteří tvoří monofyletický taxon (Weygoldt, 1998). Patří do třídy Pavoukovci (Arachnida). Na rozdíl od ostatních pavoukovců se u nich během evoluce vyvinuly i jiné životní strategie než predace a saprofytismus. Někteří z nich se žijí na rostlinách, bakteriích nebo houbách. U některých se vyvinuli pevné symbiotické vztahy s obratlovci i bezobratlými. Díky svojí pozoruhodné evoluční plasticitě a malé velikosti úspěšně kolonizovali široké spektrum suchozemských, mořských a sladkovodních stanovišť, mnohem více než jsou schopny osidlovat další skupiny členovců včetně hmyzu. Roztoče můžeme nalézt celosvětově od arktické tundry přes horký pouštní písek Sahary, ledové hloubky Pacifického oceánu až po folikuli řas na našich očních víčkách. Jsou velmi hojní v řekách, jezerech a potocích a také jsou důležitou součástí stromové fauny tropických i

temperátních lesů. Často se vyskytují v enormních počtech v půdě a humusové vrstvě, která pokrývá lesy, louky a pole. V půdě mohou být nalézáni do hloubky až několika metrů. Protože jsou tak drobní, řada roztočů je schopná se šířit vzduchem a tvoří tak běžnou součást vzdušného planktonu. Jejich malá velikost jim také umožňuje přemisťovat se z místa na místo pomocí větších organismů jako jsou zástupci hmyzu, ptáků a savců (Walter, Proctor, 1999).

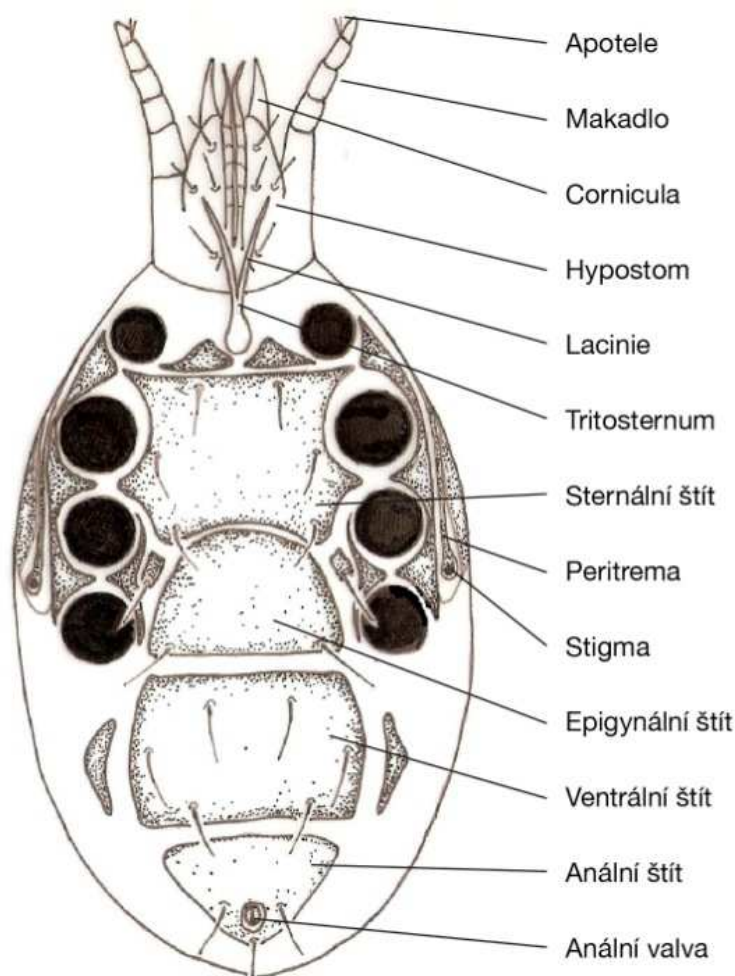
Mnoho druhů roztočů je pro člověka prospěšných tím, že loví různé bezobratlé škůdce v zemědělství a tím se snižuje potřeba využívání chemických látek na jejich hubení. U jiných druhů roztočů bylo pozorováno, že se živí na rostlinných plevlech a jsou úspěšně využíváni k jeho hubení. I přesto že je mnoho roztočů člověku prospěšných, velké množství jiných vážně škodí na zemědělských plodinách, nebo parazituje na člověku a dalších organismech, kterým škodí nejen svými potravními nároky, ale také přenosem různých nemocí.

Dosud bylo popsáno něco kolem 55 000 druhů (Krantz, Walter, 2009), ale toto číslo není s největší pravděpodobností konečné. Vzhledem k jejich malé velikosti, která ve většině případů nepřesahuje 2 mm a také vzhledem k tomu, že jsou vysoce mikrohabitatově specifická se odhady druhové diverzity pohybují mezi půl milionem až něco přes jeden milion druhů (Walter, Proctor, 1999), některé hypotézy dokonce uvádějí, že početnost roztočů by mohla být ještě větší, než je početnost hmyzu (Gaston 1991; Evans, 1991). Odhad druhové diverzity roztočů okolo jednoho milionu druhů a více se zdá být přehnaný, ale na druhou stranu jsou běžně nalézány nové druhy a to i v substrátech, které byly již dříve velice dobře prozkoumány (Walter, Proctor, 1999).

Jakožto ostatní členovci mají také chitinový exoskelet, který může být různě sklerotizován. Sklerotizované štíty a části těla jsou pospojovány pomocí měkkých membrán. Chlupy a sety, dále štíty a póry jsou na různých částech jejich těla umístěny velmi často ve specifickém rozmístění, které slouží jako důležitý znak pro determinaci (Obr. 1). Podtřída Roztoči (Acari) je rozdělena na dva nadřády Acariformes a Parasitiformes. Acariformes se dále dělí na dva velké řády Trombidiformes a Sarcoptiformes. Nadřád Parasitiformes se dále dělí na 4 řády a to na Opilioacarida, Holothyrida, Ixodida a Mesostigmata (Krantz, Walter, 2009).

Řád Mesostigmata je jedním z nejpočetnějších a největších řádů roztočů vůbec. Jedná se o velkou skupinu roztočů, kteří obývají mnoho různých stanovišť. Můžeme je nalézt vázané na půdu, hnilící dřevo, kompost, trus, mršiny, hnízda ptáků, prach v domácnosti, houby a rostliny. Některé druhy žijí také v přílivových oblastech a na březích sladkých vod, ve vodě vydrží ponoření dlouhou dobu (Krantz, Walter, 2009). Většina druhů jsou volně žijící predátoři, dále parazité nebo symbionti savců, ptáků, plazů nebo členovců. Poměrně málo z nich se živí plísněmi nebo pylem. Jsou členěni do 26 nadčeledí 70 čeledí a doposud bylo popsáno zhruba 12 000 druhů (Krantz, Walter, 2009).

Obr. 1: Morfologické schéma roztoče z řádu Mesostigmata upraveno dle Krantz, Walter, (2009).



### 3.2.1 Popis těla

Dorůstají velikosti od 0,2 mm do 4,5 mm. Největší velikosti těla dosahují zástupci čeledi Megisthanidae. Některé duhy rodu *Megisthanus* Thorell, 1882 z tropického deštného lesa ze severního Queenslandu mohou být větší než 4 mm. (Walter, Proctor, 1999). Obvykle mají několik výrazně sklerotizovaných štítů nebo destiček na dorsální i ventrální straně idiosomatu, které ukazují charakteristické přirůstání, spojování nebo fragmentaci během vývoje počínaje larválním instarem a konče dospělcem. Ontogenetický vývoj je u této skupiny omezen na jedno larvální stádium a dvě stádia nymfální, která se podobají dospělci. U dospělců řádu Mesostigmata existuje výrazný pohlavní dimorfismus v intercoxální oblasti na epigynálním štítu samic. Epigynální štít může být volný, připojený nebo srostlý k přilehlým skleritům. Samice mají příčné intercoxální pohlavní otvory, které jsou kryty jedním až čtyřmi štíty. Samčí pohlavní otvor se nachází na nebo u předního okraje štítu v intercoxálním regionu nebo na něm, obvykle v oblasti mezi druhou až třetí kyčlí. V druhé pozici může být otvor kryt jednou nebo dvěma valvami, na přední z nich může být pár set. Přítomnost otvoru u předního okraje je spojena s přítomností spermatodactylu na chelicerách, pomocí kterého samec přenáší sperma k pórům přijímajícím sperma nebo k pohlavním otvorům samice, u primitivnějších skupin tento znak chybí. Řád Mesostigmata má pár análních valv, které jsou obvykle bez set, ale jeden (výjimečně dva) páry se mohou objevit na análních valvách larev (Krantz, Walter, 2009).

Idiosoma řádu Mesostigmata nese několik výrazných a často diagnostických znaků, které slouží k odlišení od ostatních Parasitiformních roztočů. Jedná se o pozice a uskupení dorsálních a ventrálních set, která tvoří schémata umožňující determinaci. Dalšími znaky jsou póry žláz, vložené svalové jizvy nacházející se dorsálně. Významným znakem z hlediska odlišnosti od ostatních skupin roztočů je přítomnost páru lateroventrálních a laterodorsálních stigmat, které se otevírají ventrálně v oblasti mezi 2. a 4. kyčlí. U postlarválních instarů jsou obvykle spojeny s prodlouženou peritremou, která může být redukována nebo zcela chybí (Krantz, Walter, 2009).

Existuje značná rozmanitost v morfologii gnathosomatu, ale některé vlastnosti zůstávají více či méně stejné v celém řádu. Na koncové části hypostomu vyrůstají rohovité corniculi, které jsou obvykle dobře sklerotizovány a někdy bývají vidlicovité nebo zoubkovité. Na ventrální straně hypostomatu se obvykle vyskytují tři pár set, kde jsou rozmístěny do trojúhelníku nebo jsou více či méně v podélných řadách. U neotenických parazitů nebo roztočů, kteří požírají pyl, se vyskytují pouze dva páry hypostomatických set. Morfologie chelicer se značně liší v celém řádu, od silně vyvinutých zoubkovaných struktur u volně žijících forem po styletovité orgány sloužící k propichování u některých parazitických skupin (Krantz, Walter, 2009). Pevný článek chelicer nese obvykle krátkou, širokou setu označovanou jako pilus dentilis. Pevný článek chelicer může být redukován nebo úplně chybět u některých skupin (Dermanyssidae, Varroidae, někteří Blattisociidae a Laelapidae). Koncový drápek nebo apotele je vložen k bázi makadlového tarsu. Apotele má obvykle dva nebo tři hroty, ale může vypadat značně rozdílně u některých parazitických skupin, u některých parazitů může zcela chybět. Na ventrální straně gnathosomu vyrůstá nerozdělené tritosternum. Je tvořeno bází a jednou až třemi laciniami, které mohou být sekundárně srostlé. Lacinie nebo celé tritosternum mohou být zakrnělé nebo chybí úplně u některých parazitických čeledí (Spinturnicidae, Rhinonyssidae). Tritosternum slouží zřejmě jako smyslový orgán, ale také bylo pozorováno jeho využití při zpracování potravy, kdy slouží společně se subcapitulárními rýhami na gnathosomu jako transportní mechanismus k přenosu kousků konzumované potravy a tekutin (Wernz, Krantz, 1976).

Končetiny poskytují cenné taxonomické znaky pro určení příbuzenských vztahů v rámci řádu Mesostigmata. Na jejich člácích tvoří sety specifická schémata, která jsou důležitým znakem pro determinaci. Na dorsálním konci tarsu první nohy se nachází seskupení smyslových set. Toto a mnoho dalších prvků, které se také nacházejí na tarsu první nohy jsou společné i u dalších Parasitiformích řádů jako jsou Opiliocarida, Holothyrida a Ixodida. Ačkoliv jsou homologní, umístění těchto společných set se může mezi řády lišit.



### 3.2.2 Vývoj roztočů řádu Mesostigmata

Běžně kladou 1, 2 až 4 vajíčka, u druhů které jsou spojeny s členovci 12 – 20 vajíček (Heterozerconidae, Megisthanidae) (Walter, Proctor, 1999). Na rozdíl od jiných řádů zde existuje korelace mezi velikostí těla a počtem vajíček, ale tento vztah není silný (Walter, Proctor, 1999). Většina vajíček je nakladena v raném stadiu vývoje. Mnoho zástupců řádu Mesostigmata, kteří obývají trus (např. *Macrocheles* Latreille, 1829) a rostliny (např. Phytoseiidae), kladou vajíčka s plně vyvinutými larvami, která uchovávají ve svých tělech těsně před líhnutí, občas se objevuje larviparie (Walter, Proctor, 1999).

Larvy jsou šestinohé, u půdních druhů mohou mít larvy plně vyvinuty chelicery k příjmu a lovení potravy (Water, Proctor, 1999). Larvy *Lasioseius* Berlese, 1916 (Podocinidae), *Gamasellodes* Athias-Henriot, 1961 (Ascidae), *Dendrolaelaps* Halbert, 1915 (Digamasellidae), *Rhodacarus* Oudemans, 1902 a *Rhodacarellus* Willmann, 1935 (Rhodacaridae) hladoví i týden pokud není k dispozici potrava (Walter, Proctor, 1999). Na rozdíl u *Protogamasellus* Karg, 1962 (Ascidae) jsou larvy, které přijímají potravu fakultativní, chybí u druhů z čeledi Laelapidae a Macrochelidae (Walter, Lindquist, 1989).

### 3.2.3 Potrava roztočů řádu Mesostigmata

Mnoho z volně žijících druhů jsou predátoři nebo mrchožrouti (*Proctolaelaps* Berlese, 1923, *Protogamasellus*) a pouze málo skupin jsou primární fungivorové (Ameroseiidae) (Walter, Proctor, 1999). Někteří zástupci skupiny Uropodina mohou být chováni na houbách (Woodring, Galbraith, 1976), ale další jsou známí jako predátoři larev much a hlístic (O'Donnell, Axtel, 1965; O'Donnell, Nelson, 1967). Mnoho druhů, kteří loví členovce, se také živí hlísticemi a dalšími bezobratlými s měkkými těly a mohou být považováni za jejich hlavní predátory (Walter et al. 1988; Walter, Oliver, 1990). Druhy, které preferují jako potravu hlístice nebo jsou na ně přímo specializováni, jsou běžní u čeledí Ascidae, Eviphididae, Macrochelidae, Uropodidae a Zerconidae. Mnoho predátorů, kteří rádi konzumují hlístice, můžeme také nalézt v čeledích Laelapidae, Parasitidae, Rhodacaridae a Ologamasidae. Zajímavostí je, že mnoho druhů z tohoto řádu vykazuje rychlejší vývoj, nižší mortalitu a vyšší plodnost, když požírají hlístice. (Walter et al. 1987; Walter, Ikonen, 1989).

### 3.2.4 Hostitelé roztočů řádu Mesostigmata

Velmi rozšířeným vztahem mezi roztoči a ostatními živočichy je forézie. Což je, podle jedné z definic, vztah, kdy jeden organismus (foretik) získává ekologické nebo evoluční výhody pomocí migrace z původního habitatu, zatímco je po nějakou část svého vývoje přichycen k povrchu těla svého hostitele. (Houck, Oconnor, 1991).

Forézie roztočů na hmyzu patří k jednomu z nejlépe známých projevů symbiomy těchto dvou skupin, ačkoli byla nesprávně pochopena a vysvětlována velmi dlouhou dobu. V době kdy žil Linné byly foretickí roztoči řazeni mezi parazity. Toto potvrzuje i pojmenování *Parasitus*, které bylo dáno Latreillem (1795) jednomu z nejznámějších představitelů forézie. Nicméně forézie jako taková se vyskytuje pouze velice zřídka. Velmi často je spojena s dalšími projevy symbiomy, které nemohou být přesně odlišeny. Lze říci, že se toto ohraničení v mnoha případech vytrácí, protože doposud dobře neznáme ekologii obou symbiotických partnerů (Samšiňák, 1991).

Převážná většina roztočů se pohybuje velice pomalu. Zachvatkin (1941) popisuje, že *Caloglyphus berlesei* (Michael, 1903) urazil 5,2 mm za minutu, *Chortoglyphus* sp. 6,2 – 7,5 mm, *Glycyphagus destructor* (Schrank, 1781) 60 – 65 mm a *Glycyphagus michaeli* (Oudemans, 1903) více než 150 mm. Vzhledem k tomu, že se nepohybují pouze rovně, je skutečná vzdálenost, kterou urazí ještě mnohem menší. Například u *Chortoglyphus* sp. je to 2,9 – 4,4 mm a u *Glycyphagus michaeli* 41,7 – 59 mm. To znamená, že jejich aktivní disperse je velice limitovaná. Toto staví roztoče před problém, jak dosáhnout nových vyhovujících habitatů. Mohli by se šířit pomocí cirkulace vzduchu, ale tento způsob dopravy není příliš spolehlivý. Proto je forézie v tomto případě mnohem lepším řešením, když umožňuje přichytit se mnohem pohyblivějšího živočicha ze stejného biotopu a pomocí něho cestovat na stejný biotop, ve kterém se mohou roztoči dále rozmnožovat (Samšiňák, 1991).

Foretické druhy jsou běžné v dočasných a různorodých habitatech jako je hniající dřevo, ovoce, mršiny a dočasné vodní plochy (Hunter, Rosario, 1988).

Naproti tomu, roztoči vyskytující se na relativně stálých habitatech, jako je hrabanka, výjimečně vykazují adaptace pro forézii.

U řádu Mesostigmata se velmi hojně vyskytují vztahy s bezobratlými živočichy. Hunter, Rosario (1988) uvádějí, že 25 ze 44 čeledí Monogynaspida (56 %) a 20 z 24 čeledí Trigynaspida (83 %) jsou tvořeny druhy, které žijí ve spojení s členovci. Přes 1730 druhů představujících 45 čeledí a 285 rodů roztočů z řádu Mesostigmata žijí ve spojení s členovci a přes 95 % z těchto druhů roztočů žije ve spojení s hmyzem. Je pravidlem, že roztoči z řádu Mesostigmata žijí ve spojení s hmyzem, který žije v nutričně bohatých, ale ohraničených habitatech (hnízda). Tento hmyz také velice často vykazuje různý stupeň sociality. Hmyzí řády Coleoptera, Hymenoptera, Diptera a Lepidoptera jsou primární hostitelé roztočů z řádu Mesostigmata a představují 93 % všech známých asociací. Coleoptera a Hymenoptera jsou hostitelé pro druhy z obou podřádů jak Monogynaspida tak Trigynaspida. U řádů Diptera a Lepidoptera byli nalezeni pouze zástupci podřádu Monogynaspida. Tito roztoči byli také nalezeni u řádů Isoptera, Orthoptera, Hemiptera a Dermaptera (Hunter, Rosario, 1988).

Roztoči řádu Mesostigmata žijí ve spojení s 24 čeleděmi brouků. Nejběžnějšími hostiteli jsou Cerambycidae, Curculionidae (hlavně podčeleď Scolytinae). Z požerků nebo z dospělců těchto brouků bylo odebráno 17 čeledí roztočů řádu Mesostigmata. U mnoha z těchto roztočů nejsou známi jejich potravní nároky, velká část z nich se živí hlísticemi, jinými roztoči, vajíčky nebo nedospělými stádii svých hostitelů a houbami. Hlístice, houby a další mikroorganismy nebo členovci patří mezi širokou škálu potravy dostupné v půdě, trusu, hniající vegetaci a mršinách. Nejběžnějšími hostiteli mnoha druhů roztočů obývajících půdu jsou čeledi Scarabaeidae, Lucanidae, Silphidae, Histeridae, Carabidae a Passalidae. Většina druhů roztočů z podřádu Trigynaspida bylo sbíráno z brouků a tři čeledi (Klinckowstroemiidae, Megisthanidae, Hoplomegistidae) jsou známi pouze u brouků z čeledi Passalidae. Zástupci podřádu Trigynaspida se převážně vyskytují v tropických oblastech a mnoho nepopsaných druhů žijících ve spojení s členovci se vyskytuje právě tam (Hunter, Rosario, 1988).

Co se týká řádu Hymenoptera tak roztoči řádu Mesostigmata, žijí hlavně ve spojení s těmi, kteří vytváří svá hnízda v půdě a dřevě, jedná se hlavně o čeledi Apidae a Formicidae. Z čeledí Apidae žije 16 čeledí roztočů řádu Mesostigmata. Medonosné včely jsou běžnými hostiteli a 34 druhů roztočů řádu Mesostigmata žije ve spojení s tímto hmyzem (De Jong et al. 1982). Pouze druhy *Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904, *Euvarroa sinhai* Delfinado, Baker, 1961 a *Tropilaelaps clareae* Delfinado, Baker, 1961 působí na včely nepříznivě. Včely, které hnízdí v půdě ve Střední a Jižní Americe, jsou hostiteli mnoha nepopsaných druhů z řádu Mesostigmata. Alespoň 20 čeledí roztočů žije ve spojení s čeledí Formicidae (Hunter, Rosario, 1988).

U 19 čeledí řádu Diptera byli nalezeni asociovaní roztoči. Jedná se o ty čeledě, které obývají, rozmnožují se nebo navštěvují hniјící vegetaci, trus, mršiny nebo odpadky. Tato místa poskytují bohaté zdroje potravy. Nejběžnějšími hostiteli je čeleď Muscidae následována čeledí Sphaeroceridae, Psychodidae, Anthomyiidae a Tipulidae (Hunter, Rosario, 1988).

Roztoči z řádu Mesostigmata byli také nalezeni u 41 čeledí řádu Lepidoptera. Bylo také nalezeno 25 druhů, kteří žijí ve spojení s řádem Isoptera a 12 druhů bylo také nalezeno u řádu Orthoptera. Mimo hmyz poté s některými koryši, stonožkami a mnohonožkami (Walter, Proctor, 1999).

Obvykle migrují buď spářené dospělé samice před reprodukcí (hlavně Dermanyssina), nebo jako deutonymfy (Sejina, Uropodina, Parasitina, Digamasellidae). U Uropodina mohou deutonymfy vykazovat dvě formy a to normální a disperzní (wandernyphen). Nejvíce přizpůsobené k forézii jsou heteromorfní deutonymfy z čeledí Uropodina. Jak napovídá název, mnoho z nich se drží na hostiteli (členovci) pomocí stopky vylučované z řitního otvoru, jiní používají kaudální přísavku, drápky nebo chelicery. Foretičtí roztoči mohou být v některých případech pro své hostitele prospěšní a to hlavně v případech, když svého hostitele zbavují nepříjemných parazitů. Eickwort (1994) popsal, že čmeláčí královny, které nesly na těle druhy rodu *Parasitellus* Willmann, 1939 (Mesostigmata: Parasitidae), měly méně parazitických hlístic. Zajímavostí také je, že někteří roztoči jsou schopni si své hostitele z různých důvodů vybírat. Všechny

stádia druhu *Parasitellus fucorum* de Geer, 1778 (Parasitidae) žijí v hnízdech druhů rodu *Bombus* Latreille, 1802 (Apidae). Huck et al. (1998) objevili, že foretické deutonymfy přelézají ze samců na královny, ale nikdy ne naopak. Deutonymfy také preferují královny namísto dělnic. Toto se děje pravděpodobně z jednoho jediného důvodu, protože čmeláci kolonie přežívají pouze jeden rok a pouze mladé oplodněné královny přezimují a následující rok zakládají další kolonie a tím i potenciální prostředí k životu tohoto druhu roztoče.

### 3.2.5 Řád Mesostigmata a jejich vztah s kůrovci

Mnoho zástupců roztočů z řádu Mesostigmata bývá také nalézáno ve spojení s různými druhy kůrovcovitých brouků. Tématem roztočů vázaných na kůrovcovité brouky se v Evropě začali odborníci zabývat již ve 20. letech 20. století (Vitzthum, 1923, 1926). V 50. letech popsal Rühm (1953) šest druhů foretických roztočů u l. smrkového. Popisy nových druhů nacházených ve společnosti kůrovců se dále objevovaly, ale pouze jako jednotlivé práce nebo jako části větších revizí skupin roztočů, na které byl autor zaměřen např. Digamasellidae (Hirschmann, 1960), *Proctolaelaps* ze skupiny Ascidae (Evans, 1958; Samšiňák, 1960) a Uropodidae (Hirschmann, Zirngiebl-Nicol, 1961, 1964, 1965). Toto téma se dále objevovalo až do dnešní doby v celém světě (Kinn, 1976; Moser et al. 1997). Ze světa, ale i Evropy jsou nejčastěji popisovány vztahy roztočů s druhy různých rodů, jako jsou *Dendroctonus* hlavně ze Severní Ameriky (Kinn, 1976; Moser, Roton, 1971), *Pityokteines* z Chorvatska (Pernek et al. 2008), *Scolytus* z Rakouska (Moser et al. 2005) a také u rodu *Ips* z celého světa (Moser, Bogenschütz, 1984; Levieux et al. 1989; Moser et al. 1989; Moser et al. 1997; Takov et al. 2009; Hodgkin et al. 2010). Velmi dobře je tato problematika zpracována v Polsku. Kielczewski et al. (1983) popsali 181 druhů roztočů z různých řádů u velkého množství kůrovcovitých z celého státu. O velmi dobrém zpracování tohoto tématu v Polsku napovídá i velké množství prací, které byly na toto téma sepsány (Gwiazdowicz, 2008). Počty druhů řádu Mesostigmata se u jednotlivých brouků liší. U l. smrkového bylo nalezeno 9 druhů z území Německa, Švédska a Polska (Moser, Bogenschütz, 1984; Moser et al. 1989; Gwiazdowicz et al. 2011). U *Dendroctonus frontalis* Zimmerman, 1868 bylo zatím popsáno ze Severní Ameriky 20 druhů (Moser et al. 1974). U zástupců rodu

*Pityokteines* 6 druhů (Pernek et al. 2008) a u druhu *Scolytus multistriatus* 3 druhy (Moser et al. 2005). Roztoče můžeme najít na těle brouka přichyceny na různých místech, nejčastěji pod krovkami, na krovkách nebo na kyčlích nohou. Nejčastěji popisovanými druhy jsou *Dendrolaelaps quadrisetus* (Berlese, 1920) (Obr. 2), zástupci rodu *Trichouropoda* Berlese, 1916 (Obr. 3), *Proctolaelaps* a *Uroboovella* Berlese, 1905 (Obr. 4). *Dendrolaelaps quadrisetus* je nacházen velmi hojně a ve velkých počtech. Moser, Bogenschütz (1984) uvádějí, že přes 60 % všech exemplářů odebraných roztočů byl právě tento druh na l. smrkovém. V jiné práci (Moser et al. 1989) autoři uvádějí dokonce přes 80 % exemplářů tohoto druhu u l. smrkového. Seznam všech popsanych druhů roztočů u vybraných druhů kůrovcovitých vyskytujících se v Evropě je uveden v tab. 1.

Obr. 2-4: Zleva *Dendrolaelaps quadrisetus*, *Trichouropoda polytricha*, *Uroboovella ipidis*, deutonymfy, ventrální strana (foto: M. Čejka).



Toto téma prozatím nebylo v rámci České republiky studováno, ale ze sousedních států existuje několik studií, které se tímto tématem zabývají (Moser, Bogenschütz, 1984; Feketová, 2011; Gwiazdowicz et al. 2011). V sousedních státech jsou velmi podobné přírodní podmínky jako u nás a i vzhledem k tomu, že se tam vyskytují stejné druhy kůrovců, můžeme předpokládat, že spektrum foretických roztočů z řádu Mesostigmata u našich kůrovců bude velmi podobné.

Tab. 1: Foretické druhy roztočů z řádu Mesostigmata u vybraných druhů kůrovců z Evropy (+známý výskyt; MB 1984 - Moser, Bogenschütz, 1984; L 1989 - Levieux et al. 1989; M 2005 - Moser et al. 2005; P 2008 - Pernek et al. 2008; F 2011- Feketová, 2011; G 2011 - Gwiazdowicz et al. 2011; AT – Rakousko; DE – Německo; FR – Francie; HR – Chorvatsko; PL – Polsko; SK - Slovensko)

Druh roztoče	<i>Ips typographus</i>	<i>Ips sexdentatus</i>	<i>Pityokteines curvidens</i>	<i>Pityokteines spinidens</i>	<i>Pityokteines vorontzowi</i>	<i>Scolytus multistriatus</i>	Publikovaný výskyt	Reference
<i>Pleuronectocelaeno austriaca</i> Vitzthum, 1926	+	-	-	-	-	-	PL	G 2011
<i>Pleuronectocelaeno japonica</i> Kinn, 1991	-	-	+	-	-	-	HR	P 2008
<i>Dendrolaelaps disetus</i> Hirschmann, 1960	+	-	-	-	-	-	DE	MB 1984
<i>Dendrolaelaps quadrisetus</i> (Berlese, 1920)	+	+	+	+	+	-	DE, FR, HR, PL	MB 1984 ; L 1989; P
<i>Lasioseius penicilliger</i> (Berlese, 1916)	-	+	-	-	-	-	FR	L 1989
<i>Proctolaelaps eccoptogasteris</i> Vitzthum, 1923	-	-	-	-	-	+	AT	M 2005
<i>Proctolaelaps fiseri</i> Samšínák, 1960	+	+	-	-	-	-	DE, FR, PL	MB 1984; L 1989; G
<i>Proctolaelaps hystricoides</i> Linquist & Hunter, 1965	-	-	-	+	+	-	HR	P 2008
<i>Proctolaelaps scolyti</i> Evans, 1958	-	-	-	-	-	+	AT	M 2005
<i>Schizostethus simulatrix</i> Athias-Henriot, 1982	-	-	+	-	-	-	HR	P 2008
<i>Trichouropoda bipilis</i> (Vitzthum, 1920)	-	-	-	-	-	+	AT	M 2005
<i>Trichouropoda lamellose</i> (Hirschmann, 1972)	-	-	+	+	-	-	HR	P 2008
<i>Trichouropoda polonica</i> Wisniewski & Hirschmann, 1988	+	-	-	-	-	-	PL	G 2011
<i>Trichouropoda polytricha</i> (Vitzthum, 1923)	+	-	-	-	-	-	DE, PL, SK	MB 1984; F 2011; G
<i>Trichouropoda polytrichasimilis</i> Hirschmann, 1972	-	+	-	-	-	-	FR	L 1989
<i>Uroobovella ipidis</i> (Vitzthum, 1923)	+	+	+	+	+	-	DE, FR, HR, PL, SK	MB 1984; L 1989; P 2008; F
<i>Uroobovella obovata</i> G. Canestrini & Berlese, 1884	+	-	-	-	-	-	PL	G 2011
<i>Uroobovella vinicolora</i> (Vitzthum, 1926)	+	-	-	-	-	-	DE, PL, SK	MB 1984; F 2011; G

### 3.2.6 Potrava řádu Mesostigmata svázaných s kůrovci

Zástupci rodu *Dendrolaelaps*, *Proctolaelaps* a dalších rodů se nejčastěji živí hlísticemi, které se vyskytují společně s brouky v jejich požercích nebo na jejich tělech. Některé foretické druhy mohou být užitečné pro své hostitelské brouky, protože se přednostně živí na hlísticích, které jim škodí, např.

*Dendrolaelaps neodisetus* (Hurlbutt, 1967) na *Dendroctonus frontalis* (Kinn, 1984) a *Cercoleipus coelonotus* Kinn, 1970 na lýkožroutu *Ips confusus* (LeConte, 1876) (Kinn, 1971). Byly však také zaznamenány případy, kdy se tyto druhy živily na vajíčkách nebo larvách kůrovců (Hofstetter et al. 2009). Kielczewski, Balazy, (1966) pozorovali chování samic *Dendrolaelaps quadrisetus* v požercích druhů *Ips typographus* a *Ips amitinus* (Eichhoff, 1871). Samice tohoto druhu bývá veliká 550 – 650 µm. Dlouhé a silné nohy ji umožňují vyhrabat vajíčka lýkožroutů a silné chelicery jí umožňují proniknout skrze chorion vajíčka a jeho vysátí v krátkém čase. Po požití jednoho vajíčka může postupovat a přejít na další. Larvy tohoto druhu jsou saprofágní a hlavně nekrofágní na mrtvých lýkožroutech a dalších doprovodných druzích entomofauny. Soudě podle množství pozorovaných larev v požercích, reprodukční potenciál tohoto druhu není příliš vysoký. Ve vzácných případech bylo pozorováno, že samice *D. quadrisetus* napadaly čerstvě vylíhlé larvy brouků, které začínaly žít. Úmrtnost lýkožroutů ve stádiu vajíčka způsobená tímto druhem, závisí do značné míry na množství, reprodukčním potenciálu a aktivitě roztočů. U druhu *D. quadrisetus* to činí zhruba 7 %, ale přesné vymezení je velmi obtížné. Nízká plodnost je kompenzována vysokou aktivitou v požercích. Podobně jako *D. quadrisetus* se chová příbuzný druh *Dendrolaelaps cornutus* (Kramer, 1886), který se také vyskytuje v požercích lýkožroutů, ale jen zřídka. Foretičtí roztoči mají také další vliv na svého hostitele. Například Kinn, Witcosky (1978) popisují, že druh *Trichouropoda australis* Hirschmann, 1972, která se vyskytuje na kůrovci *Dendroctonus frontalis*, negativně ovlivňuje jeho letovou aktivitu. Bylo zjištěno, že brouci, kteří se chytají na bližší pasti od napadeného stromu, mají na svých tělech více pedicelů, pomocí kterých se tento druh roztoče drží na těle brouka, než ti, kteří se chytili do vzdálenějších pastí. Další zajímavostí je, že foretičtí roztoči, ale ne jen ti z řádu Mesostigmata, mohou mít také vliv na reprodukci a kvalitu potomstva jejich hostitelů. V laboratorním pokusu bylo zjištěno, že přítomnost foretických roztočů na samicích lýkožrouta *Ips grandicolis* (Eichhoff, 1868) ovlivňuje kvalitu a také kvantitu produkovaného potomstva. Hodgkin et al. (2010) ve své studii zjistili, že přítomnost foretických roztočů na jejich hostiteli, může mít jak pozitivní tak i negativní efekt na různé aspekty jeho reprodukce. Ve svém experimentu



porovnávali samice brouků, které před umístěním do špalků buď roztočů zbavili, nebo naopak na ně roztoče umístili a to v různém množství. Všechny samice, které nesly na svých tělech roztoče, měly signifikantně nižší počet potomků než samice bez roztočů, stejně tak jako velikost potomků byla menší než u samic bez roztočů. V kontrastu k těmto faktům je ovšem to, že samice, které na svém těle nesly více roztočů, měly větší potomstvo a v lepší kondici než samice, které na svých tělech nesly roztočů méně. Toto může být zřejmě způsobeno rozdílnou strategií samic v kladení nebo odlišným vzájemným efektem roztočů na ně samé.

### **3.2.7 Houby a roztoči řádu Mesostigmata**

Velmi významným tématem je také fakt, že roztoči na svých tělech přenášejí spóry různých hub a tím slouží i jako šířitelé nákaz a nemocí, které působí odumírání stromů. Jedná se velmi často o přenos hyperforetických ascospór rodu *Ophiostoma* Syd, P. Syd, 1919 nebo rodu *Ceratocystis* Ellis, Halst., 1890 jak bylo zjištěno na l. smrkovém a jeho foretických roztočů (Moser et al. 1997). Jedná se přitom o jedny z nejvýznamnějších patogenů stromů vůbec (Wingfield et al. 1993). U rodu *Scolytus* a na jeho foretických roztočích byla prokázána přítomnost askospór druhu *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier, 1991, která způsobuje grafiózu jilmů (Moser et al. 2010). Spóry těchto hub můžeme ve většině případů nalézt na celém těle roztoče, místo uchycení není nijak specifické.

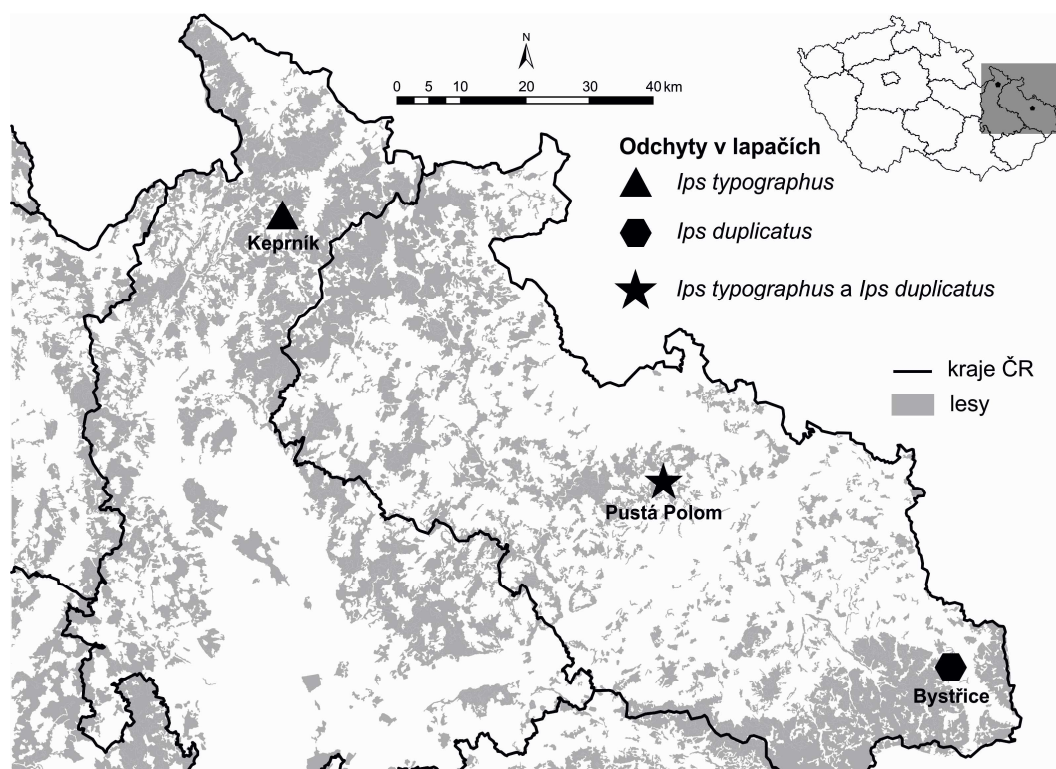
## 4. Metodika

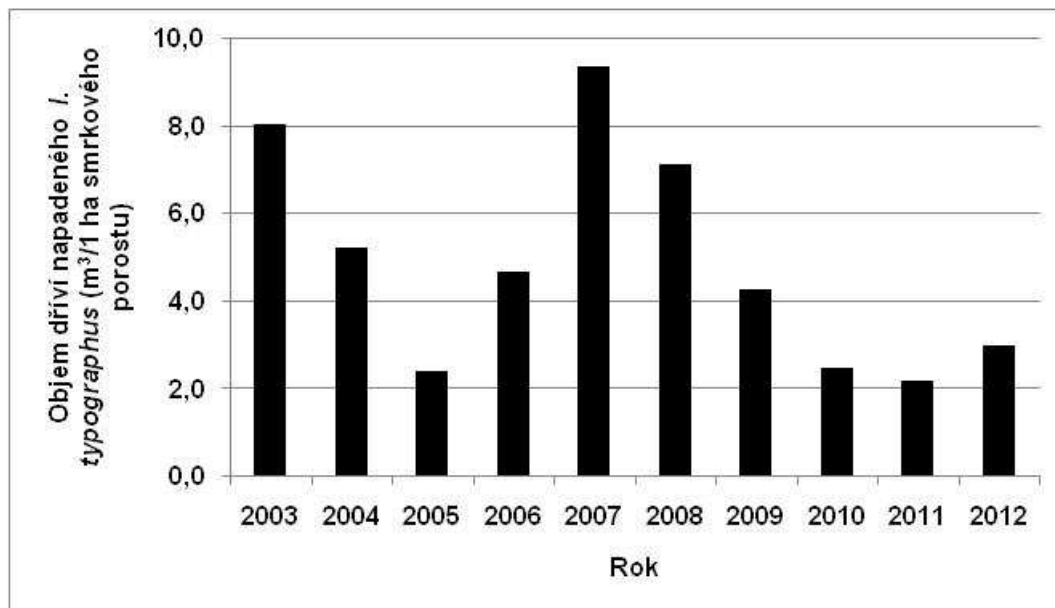
### 4.1 Druhové spektrum foretických roztočů u vybraných druhů lýkožroutů

#### 4.1.1 Terénní odběry *Ips typographus*

Brouci byli odebráni ze dvou lokalit severní Moravy na území České republiky, z Pusté Polomi (49°50'48.410"N, 18°1'41.311"E) (400 m n. m.) a Keprníku (50°10'33.196"N, 17°7'36.354"E) (1100 m n. m.) (Mapa č. 1). Jednalo se o porosty smrku ztepilého (*Picea abies*). Na lokalitě Pustá Polom se jednalo o hospodářský les, kde má l. smrkový dvě generace za rok (Lubojacký, Holuša, 2011), ale u lokality Keprník se jednalo o pralesovité porosty smrku ztepilého, kde má l. smrkový pouze jednu generaci za rok (Plašil, Cudlín, 2005). Na obou lokalitách je zvýšená abundance l. smrkového (Plašil, Cudlín, 2005; Lubojacký, Holuša, 2011, graf 1).

Mapa č. 1: Přehled studijních lokalit zahrnutých v disertační práci.





Graf 1: Objem vytěženého dříví napadeného *I. typographus* na lokalitě Pustá Polom z období 2003 – 2012 (Lubojacký, Holuša, 2011).

Na všech lokalitách byli brouci odebráni z pěti feromonových lapačů typu Theysohn®, jejichž aktivní odchytová plocha činí 4284 cm<sup>2</sup> (42 x 51 cm na obou stranách) (Niemeyer et al. 1983), které byly rozmístěny 15 m od sebe a umístěny 25 m od nejbližší porostní stěny. Byly navazeny pomocí feromonových odparníků IT Ecolure® (<http://www.fytofarm.cz/>). Pasti byly na lokalitě instalovány celou odchytovou sezónu od dubna do září a vzorky byly odebírány každý týden. Analyzovány byly jeden a dva vzorky představující vrchol letové aktivity lýkožroutů. Na lokalitě Pustá Polom byly provedeny dva odběry a to 10.5. a 3.8.2012 (což reprezentuje brouky přezimující a dceřiné generace), jeden na lokalitě Keprník 23.5.2012. Při odběrech byli brouci umisťováni do roztoku 70% etanolu.

#### 4.1.2 Terénní odběry *Ips duplicatus*

Brouci byli odebráni ze dvou lokalit České republiky z oblasti severní Moravy u obce Pustá Polom (49°50'48.410"N, 18°1'41.311"E) (400 m n. m.) a obce Bystřice (49°36'54.507"N, 18°41'44.983"E) (420 m n. m.) (Mapa č. 1). Jednalo se o hospodářské lesy, kde dominoval smrk ztepilý (*Picea abies*) a byl zde v posledních letech zvýšený výskyt druhu *Ips duplicatus* (Holuša et al. 2003, 2010). Na obou lokalitách byli brouci odebráni z pěti feromonových pastí typu

Theysohn®, které byly navnazeny feromonovými odparníky ID Ecolure (<http://www.fytofarm.cz/>). Pasti byly rozmístěny 15 m od sebe a umístěny do vzdálenosti 25 m od nejbližší porostní stěny. Pasti byly na lokalitě instalovány celou odchyťovou sezónu a to od dubna do září a vzorky byly odebírány každý týden. Námi byl analyzován jeden odběr a to z 10.5.2012 na lokalitě Pustá Polom a 11.5.2012 na lokalitě Bystřice, kdy bylo z každé pasti odebráno 50 jedinců druhu *Ips duplicatus*, kteří byli ihned po odebrání vloženi do 70% roztoku etanolu.

#### **4.1.3 Laboratorní část**

V laboratoři byli z brouků odebráni exempláře roztočů z řádu Mesostigmata. Při odběru byla zaznamenána poloha a množství jedinců roztočů na tělech brouků. Byly rozlišovány polohy: na kyčlích nohou, na krovkách, pouze na krovkové prohlubni a pod krovkami. Krovková prohlubeň je specifická pro některé kůrovce včetně rodu *Ips*, a proto toto místo bylo vyčleněno zvlášť. Dále byly odebrány roztoči i ze sedimentu odběrových nádob, do kterých byli umístěni brouci při odběru z feromonových lapačů. Jelikož byly nádoby sterilní, předpokládáme, že i tyto roztoči byli přichyceni na tělech brouků a po umístění do roztoku etanolu odpadli z jejich těl. Odebraní roztoči byli umístěni do 70% roztoku etanolu a posléze z nich byly připraveny dočasné preparáty. Jako fixační médium byla použita 80% kyselina mléčná. Z některých exemplářů byly připraveny trvalé preparáty pro jejich lepší prosvětlení a následnou determinaci. V těchto preparátech bylo použito jako fixační medium Hoyerův roztok. Následně byly determinovány všechny exempláře roztočů z řádu Mesostigmata. K determinaci byly použity taxonomické klíče (Hirschmann, Wisniewski, 1982; Karg, 1989, 1993; Mašán, 2001).

#### **4.1.4 Statistické zpracování dat**

Pomocí  $\chi^2$  testu bylo porovnáno, zda se liší mezi lokalitami a také mezi generacemi na lokalitě Pustá Polom procento brouků *Ips typographus* z celkového počtu, kteří na svých tělech nesou foretické roztoče. K porovnání počtu foretických roztočů na jednoho brouka mezi lokalitami a také mezi generacemi na lokalitě Pustá Polom byl použit Wilcoxonův test. Všechny analýzy byly

provedeny v programu R. Do analýz nebyli započítáni roztoči, kteří byli nalezeni v sedimentu odběrových nádob.

Pomocí  $\chi^2$  testu bylo porovnáno, zda se liší mezi lokalitami procento brouků *Ips duplicatus* z celkového počtu, kteří na svých tělech nesou foretické roztoče a kteří ne. Dále bylo srovnáno, zda se od sebe liší jednotlivé lokality v početnosti foretických roztočů na broucích pomocí Wilcoxonova testu. Statistické vyhodnocení bylo provedeno v programu R. Do analýz nebyli započítáni roztoči, kteří byli nalezeni v sedimentu odběrových nádob.

## **4.2 Vliv různých odchyťových metod na abundanci foretických roztočů**

### **4.2.1 Odběr materiálu**

Abundance roztočů u *I. typographus* byla studována v oblasti, kde je dlouhodobě zvýšená abundance l. smrkového (Lubojacký, Holuša, 2011), kde dominují porosty smrku ztepilého (*Picea abies*) Pustá Polom (49°50'49.059"N, 18°1'41.251"E) (400 m n. m.) (Mapa č. 1).

*Ips typographus* byl odchyťován do lapače typu Theysohn® (Obr. 5). Tři feromonové Pasti byly 22.4.2013 rozmístěny 25 m od nejbližší porostní stěny a byly od sebe vzdáleny 15 m. Byly navazeny pomocí feromonového odparníku IT Ecolure® (<http://www.fytofarm.cz/>). Pasti byly vybírány v týdenních intervalech od 29.4.2013 do 12.8.2013.

Na stejné lokalitě byly dále nařezány a následně odvezeny špalky o delce 70cm a tloušťce 20-25 cm z lapáku připraveného 20.2.2013, který byl obsazen l. smrkovým. Špalky byly umístěny dne 13.5.2013 do fotoeklektorů (Obr. 6) a ponechány venku. Jako fotoeklektory byly použity válce z plechu s pevným dnem o výšce 75 cm a průměru cca 35 cm. Fotoeklektory byly uzavřeny pomocí černé látky a překryty plechem. Na boku byly dva otvory, do kterých byly umístěny odběrové plastové nádoby. Nebylo použito žádné fixační medium. Vylétávající brouci byly z těchto odběrových nádob vybírání ve dvou až třídenních intervalech.

Obr. 5-6: Feromonový lapač (vlevo, autor: J. Lubojacký), fotoeklektor (vpravo, autor: K. Lukášová)



#### 4.2.2 Laboratorní část

V laboratoři byli z těl brouků odebráni foretičtí roztoči z řádu Mesostigmata. Do protokolu byl zapsán počet a poloha jednotlivých exemplářů roztočů na tělech brouků. Byly rozlišovány polohy: na kyčlích nohou, na krovkách, na krovkové prohlubni, pod krovkami. Odebraní roztoči byli při odebírání umístěni do 70% roztoku etanolu. Poté z nich byly vytvořeny přechodné preparáty, kde byla jako fixační medium použita 80% kyselina mléčná. Z některých exemplářů byly vytvořeny trvalé preparáty, kde byl použit Hoyerův roztok jako fixační medium. Všechny exempláře roztočů z řádu Mesostigmata byly determinovány na úroveň druhu. K determinaci byly použity taxonomické determinační klíče (Hirschmann, Wiśniewski, 1982; Karg, 1989, 1993; Mašán, 2001).

#### 4.2.3 Statistické zpracování dat

U vzorků odebraných z feromonových lapačů bylo vždy náhodně vybráno 200 jedinců I. smrkového jako reprezentativní vzorek a odběry, které byly menší než 200 jedinců, nebyly do analýz zahrnuty. Pomocí metody lineární regrese bylo otestováno, zda má abundance odchycených brouků vliv na abundanci

odchycených roztočů v čase. Závislost na čase byla otestována pomocí GLM (the general linear model) za použití Quasipoissonova rozdělení. Do analýzy byli zahrnuti brouci odebíraní v týdenních periodách od 29.4. do 12.8.2013, kromě odběrů z 27.5., 3.6., 24.6. a 1.7. kdy bylo odchyceno méně než 200 brouků.

Pomocí Kruska-Wallisova testu byly srovnány počty roztočů nalezených na jednom broukovi odebraných z feromonových lapačů a opouštějících špalky. Počty roztočů na jednoho brouka s celkem 200 studovaných brouků z materiálu odchycených do feromonových lapačů za jednu periodu byly srovnány s počty roztočů na všech broucích, kteří opustili špalky za stejné časové období. Do této analýzy byli tedy zařazeni brouci ze šesti týdenních odběrů od 8.7. do 12.8. odchyceni pomocí obou odchytových metod. Dne 8.7.2013 se po 3 týdenní pauze kdy seve feromonových lapačích začali objevovat hnědí dospělí brouci F1 generace stejně v tuto dobu první brouci opustili špalky.

## 5. Výsledky

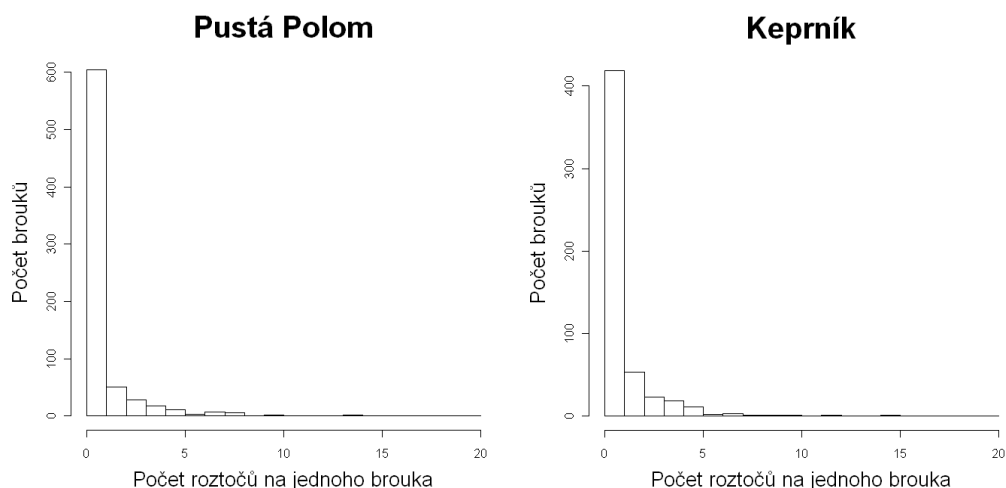
### 5.1 Druhové spektrum foretických roztočů u vybraných druhů lýkožroutů

#### 5.1.1 Druhové spektrum foretických roztočů u *Ips typographus*

Celkově bylo odchyceno 1268 exemplářů brouků druhu *I. typographus* a z jejich těl a sedimentu odběrových nádob bylo celkem odebráno 1662 exemplářů roztočů z řádu Mesostigmata. Na lokalitě Pustá Polom bylo celkově odchyceno 733 exemplářů l. smrkového a z jejich těl a odběrových nádob bylo odebráno 670 exemplářů roztočů z řádu Mesostigmata. Z celkového počtu odchycených brouků mělo 33 % na svém těle alespoň jednoho roztoče. V prvním sběru bylo odebráno 500 exemplářů l. smrkového a z jejich těl a odběrových nádob bylo odebráno 454 jedinců roztočů, v druhém sběru bylo odebráno 233 jedinců l. smrkového a z jejich těl a odběrových nádob bylo odebráno 216 jedinců roztočů. Na lokalitě Keprník bylo odchyceno 535 jedinců l. smrkového a z jejich těl a odběrových nádob bylo odebráno 992 exemplářů roztočů. Z celkového počtu odchycených brouků mělo 44 % na svém těle alespoň jednoho roztoče. Celkem bylo z obou lokalit určeno 8 druhů foretických roztočů.

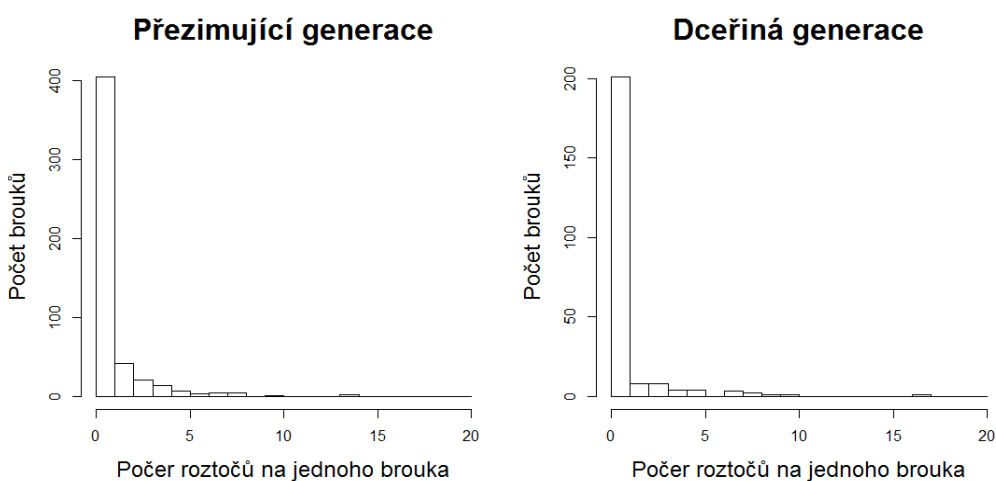
Nebyl nalezen rozdíl v celkovém podílu brouků, kteří na sobě nesou foretické roztoče, mezi studovanými lokalitami bez rozlišení generací ( $\chi^2 = 4.1409$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0,01$ ). Stejně tak nebyl nalezen rozdíl v početnosti foretických roztočů na brouka mezi jednotlivými lokalitami (Wilcoxon test,  $W = 176420.5$ ,  $p > 0.01$ ) (Graf 2). Neexistuje rozdíl v podílu brouků s roztoči u první generace na lokalitě Pustá Polom a na Keprníku ( $\chi^2 = 0.4049$ ,  $df = 1$ ,  $p > 0,01$ ), stejně jako v počtu roztočů na jednoho brouka (Wilcoxon test,  $W = 125041.5$ ,  $p > 0.01$ ).





Graf 2: Počet roztočů na jednoho brouka na lokalitě Pustá Polom (vlevo) a lokalitě Keprník (vpravo).

Na lokalitě Pustá Polom byl nalezen rozdíl v počtu foretických roztočů na brouka mezi jednotlivými generacemi brouků (Wilcoxon test,  $W = 64663.5$   $p < 0.01$ ). Přezimující generace brouků nese na svých tělech více roztočů. (Graf 3).



Graf 3: Počet roztočů na jednoho brouka na lokalitě Pustá Polom; přezimující generace (vlevo), dceřiná (vpravo).

Nejpočetnější byl druh *D. quadrisetus* (52,95 %). Dalším početným druhem byla *T. polytricha* (31,53 %). *U. ipidis* představovala 12,03 %. Podíl dalších druhů byl nižší než 5% (*Pleuronectocelaeno austriaca* Vitzthum, 1926, *Proctolaelaps fiseri* (Samšičák, 1960), *Schizostethus simulatrix* Athias-Henriot, 1982, *Trichouropoda polonica* Wisniewski, Hirschmann, 1988 a *Uroobovella*

*vinicolora* (Vitzthum, 1926) (Tab. 2, 3)). U většiny druhů byli nalezeni pouze jedinci ve stádiu deutonymfy. U druhu *P. austriaca* byli všichni jedinci adultní a byly nalezeny obě pohlaví, podobně jako u druhu *P. fiseri*, jehož jedinci byly pouze adultní samice.

Nejvíce roztočů bylo u brouků nalezeno pod krovkami (50,3 %) a poté v sedimentu odběrových nádob (32,2 %), méně pak na prohlubni krovek (9,3 %), kyčlích (7,5 %) a na krovkách (0,7 %). Pod krovkami brouků dominoval druh *D. quadrisetus* v sedimentu a na krovkové prohlubni druh *T. polytricha*. Na kyčlích se objevoval spíše druh *U. ipidis* a na krovkách druh *U. vinicolora*.

Tab. 2: Počet foretických roztočů z lokality Pustá Polom a jejich poloha na těle (případně v sedimentu odběrové nádoby). Vysvětlivky: NK – na krovkách, K – kyčle, KP – krovková prohlubeň, PK – pod krovkami.

<b>Druh roztoče</b>	<b>NK</b>	<b>K</b>	<b>KP</b>	<b>PK</b>	<b>Sediment</b>	<b>Celkem</b>
<i>Dendrolaelaps quadrisetus</i>	4			577	46	627
<i>Pleuronectocelaeno austriaca</i>				3		3
<i>Proctolaelaps fiseri</i>					1	1
<i>Trichouropoda polytricha</i>		1	6	6	9	22
<i>Uroobovella ipidis</i>		3	6		1	10
<i>Uroobovella vinicolora</i>	5		2			7
<b>Celkem</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>14</b>	<b>586</b>	<b>57</b>	<b>670</b>

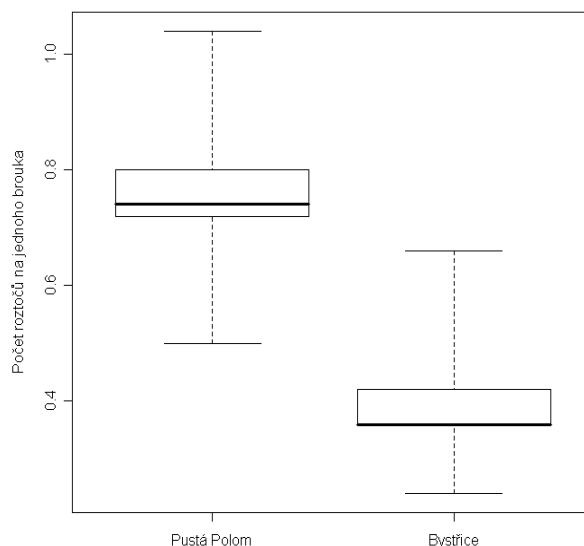
Tab. 3: Počet foretických roztočů z lokality Keprník a jejich poloha na těle (případně v sedimentu odběrové nádoby). Vysvětlivky: NK – na krovkách, K – kyčle, KP – krovková prohlubeň, PK – pod krovkami.

<b>Druh roztoče</b>	<b>NK</b>	<b>K</b>	<b>KP</b>	<b>PK</b>	<b>Sediment</b>	<b>Celkem</b>
<i>Dendrolaelaps quadrisetus</i>				247	6	253
<i>Pleuronectocelaeno austriaca</i>					1	1
<i>Proctolaelaps fiseri</i>					6	6
<i>Schizostethus simulatrix</i>					10	10
<i>Trichouropoda polonica</i>					1	1
<i>Trichouropoda polytricha</i>		25	123	2	352	502
<i>Uroobovella ipidis</i>	1	93	17	1	78	190
<i>Uroobovella vinicolora</i>	1	3	1		24	29
<b>Celkem</b>	<b>2</b>	<b>121</b>	<b>141</b>	<b>250</b>	<b>478</b>	<b>992</b>

### 5.1.2 Druhové spektrum foretických roztočů u *Ips duplicatus*

Celkově bylo na obou lokalitách odebráno z feromonových lapačů 500 exemplářů druhu *Ips duplicatus*. Z jejich těl a sedimentu odběrových nádob bylo celkem odebráno 292 exemplářů roztočů z řádu Mesostigmata. Na lokalitě Pustá Polom bylo odebráno 250 exemplářů *I. duplicatus* a 190 exemplářů foretických roztočů z řádu Mesostigmata z jejich těl a odběrových nádob. Z celkového počtu odchycených brouků mělo 44 % na svém těle alespoň jednoho roztoče. Na lokalitě Bystřice bylo odebráno 250 exemplářů *I. duplicatus* a 102 exemplářů foretických roztočů z řádu Mesostigmata z jejich těl a odběrových nádob. Z celkového počtu odchycených brouků mělo 29 % na svém těle alespoň jednoho roztoče.

Procento brouků, kteří na svém těle nesou foretické roztoče (44 % Pustá Polom; 28,8 % Bystřice) se mezi lokalitami signifikantně liší ( $\chi^2 = 5.8349$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.05$ ). Stejně tak počet foretických roztočů se mezi lokalitami signifikantně liší (Wilcoxonův test,  $W = 24$ ,  $P < 0.05$ ) (Graf 4).



Graf 4: Počet foretických roztočů na jednoho brouka *Ips duplicatus* na dvou lokalitách ve východní části České republiky v roce 2012 (úsečka...medián, krabice...25% a 75% kvantil, tečkovaně...minimum a maximum).

Celkově byly nalezeny tři druhy foretických roztočů z řádu Mesostigmata. Lokality se od sebe lišily v počtu nalezených druhů (dva druhy na lokalitě Pustá Polom a tři druhy na lokalitě Bystřice), protože na lokalitě Pustá Polom nebyl nalezen druh *Uroobovella ipidis*. Nejpočetnějším druhem byl *Dendrolaelaps quadrisetus*, který představoval 83,9 % ze všech nalezených exemplářů foretických roztočů. Druhým nejpočetnějším druhem byla *Trichouropoda polytricha* (14,7 % z celkového počtu foretických roztočů). Posledním nalezeným druhem byla *Uroobovella ipidis* (1,4 % z celkového počtu foretických roztočů (Tab. 4,5)). U všech jedinců nalezených druhů se jednalo o nedospělá stádia deutonymfy.

Co se týká polohy na tělech brouků, se roztoči vyskytovali nejčastěji pod krovkami. Pod krovkami bylo nalezeno 83,9 %, druhým nejčastějším místem byla krovková prohlubeň (15,4 %) a zbytek jedinců byl nalezen v sedimentu odběrových nádob (1,7 %). Pod krovkami se vyskytoval pouze druh *D. quadrisetus*, na krovkové prohlubni byl dominantní druh *T. polytricha*.

Tab. 4: Počet foretických roztočů z lokality Pustá Polom a jejich poloha na těle (případně v sedimentu odběrové nádoby). Vysvětlivky: KP – krovková prohlubeň, PK – pod krovkami.

Druh roztoče	KP	PK	Sediment	Celkem
<i>Dendrolaelaps quadrisetus</i>		152	2	154
<i>Trichouropoda polytricha</i>	35		1	36
<b>Celkem</b>	35	152	3	190

Tab. 5: Počet foretických roztočů z lokality Bystřice a jejich poloha na těle (případně v sedimentu odběrové nádoby). Vysvětlivky: KP – krovková prohlubeň, PK – pod krovkami.

Druh roztoče	KP	PK	Sediment	Celkem
<i>Dendrolaelaps quadrisetus</i>		90	1	91
<i>Trichouropoda polytricha</i>	6		1	7
<i>Uroobovella ipidis</i>	4			4
<b>Celkem</b>	10	90	2	102

## 5.2 Vliv různých odchyťových metod na abundanci foretických roztočů

Celkově bylo pomocí obou metod odchyćeno 29 589 jedinců I. smrkového. Pomocí metody lapačů bylo odchyćeno 28 634 brouků a pomocí metody fotoeklektorů 955 brouků. Celkově bylo v lapačích za celou sezónu dvanáctkrát nalezeno víc než 200 brouků v jednom odběru a z těchto odběrů bylo tedy vyhodnoceno 2400 jedinců I. smrkového. Celkově bylo na tělech odchyćených brouků nalezeno 5805 jedinců foretických roztočů z řádu Mesostigmata. Z toho na broucích získaných z lapačů 2364 a z fotoeklektorů 3441 jedinců foretických roztočů (Tab. 6, 7).

Tab. 6: Počet foretických roztočů a jejich poloha na těle odchyćených pomocí feromonových lapačů. Vysvětlivky: NK – na krovkách, K – kyčle, KP – krovková prohlubeň, PK – pod krovkami.

Druh roztoče	NK	K	KP	PK	Celkem
<i>Dendrolaelaps quadrisetus</i>				1944	1944
<i>Pleuronectocelaeno austriaca</i>				5	5
<i>Trichouropoda polytricha</i>		19	178	2	199
<i>Trichouropoda ovalis</i>	1	1			2
<i>Uroobovella ipidis</i>	3	161	39		203
<i>Uroobovella vinicolora</i>	8	3			11
<b>Celkem</b>	12	184	217	1951	2364

Tab. 7: Počet foretických roztočů a jejich poloha na těle odchyćených pomocí fotoeklektorů. Vysvětlivky: NK – na krovkách, K – kyčle, KP – krovková prohlubeň, PK – pod krovkami.

Druh roztoče	NK	K	KP	PK	Celkem
<i>Dendrolaelaps quadrisetus</i>				2959	2959
<i>Proctolaelaps fiseri</i>				28	28
<i>Trichouropoda polytricha</i>		46	98	5	149
<i>Uroobovella ipidis</i>		218	75	12	305
<b>Celkem</b>		264	173	3004	3441

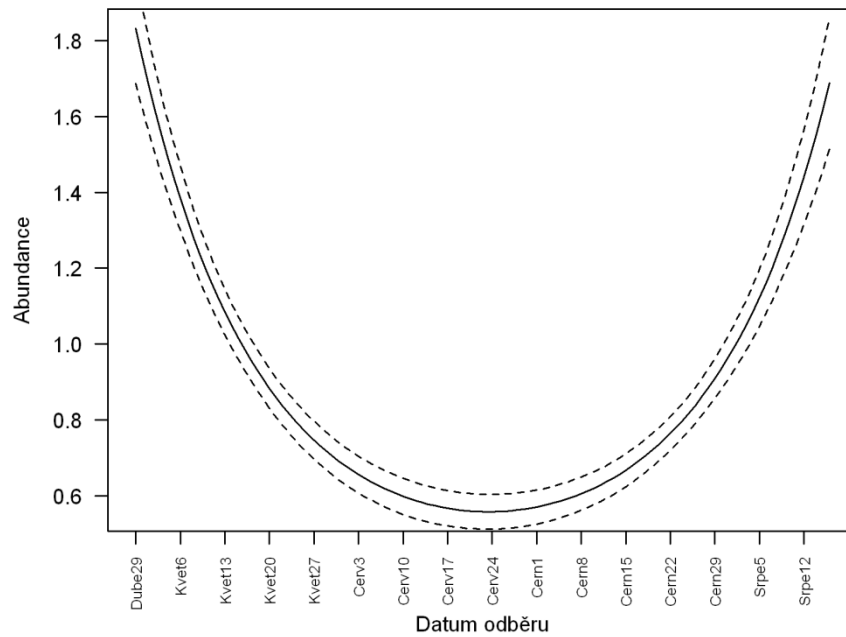
Nejpočetnějším druhem roztoče celkem byl *Dendrolaelaps quadrisetus* (84,5 %), druhým nejpočetnějším byla *Uroobovella ipidis* (8,8 %) a třetím *Trichouropoda polytricha* (6,0 %). Počet jedinců druhů *Proctolaelaps fiseri*, *Uroobovella vinicolora*, *Pleuronectocelaeno austriaca* a *Trichouropoda ovalis* (C. L. Koch, 1839) byla menší než 1 % z celkového počtu exemplářů.

Pomocí metody feromonových lapačů bylo odchyceno šest druhů foretických roztočů a pomocí metody fotoeklektorů čtyři druhy. U brouků odchycených pomocí fotoeklektorů nebyly nalezeny druhy *U. vinicolora*, *P. austriaca* a *T. ovalis* a u brouků odchycených pomocí feromonových lapačů nebyl nalezen druh *P. fiseri* (Tab. 6, 7).

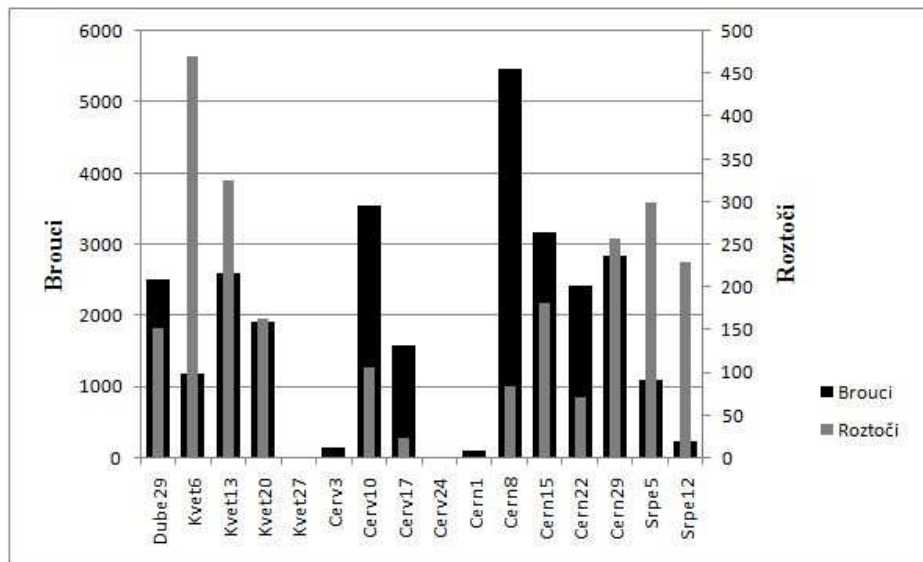
Pomocí metody GLM bylo průkazně otestováno, že se abundance foretických roztočů během sezóny mění, je tedy závislá na čase (Tab. 8). Z výsledků je patné, že tato závislost není lineární ale polynomická (Graf 5). Sezónní dynamika foretických roztočů zcela nekopíruje sezónní dynamiku jejich hostitele (Graf 6). Pomocí metody lineární regrese se nepodařilo ověřit lineární závislost mezi početnostmi odchycených brouků v lapačích a početností odebraných foretických roztočů ( $p > 0,05$ ).

Tab. 8: Výsledky testu GLM: závislost abundance foretických roztočů na čase. Hladiny významnosti: 0 ‘\*\*\*’.

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr (> F)
NULL			2399	6287,1		
poly(Datum, 2)	2	334,75	2397	5952,4	43,225	< 2.2e-16 ***

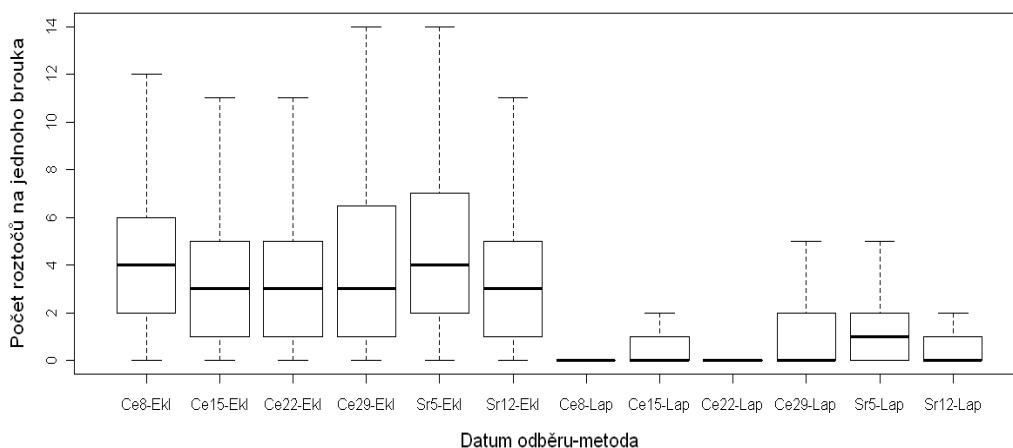


Graf 5: Závislost abundance foretických roztočů z řádu Mesostigmata odebraných z těl *I. typographus* na čase.



Graf 6: Sezónní dynamika brouků a foretických roztočů odchycených pomocí metody feromonových lapačů. Černě jsou značeni brouci a šedě roztoči. Vysvětlivky: Dube – duben, Kvet – květen, Cerv – červen, Cern – červenec, Srpe – srpen, čísla – dny v měsíci

Při srovnávání početnost foretických roztočů nalezených na jednoho brouka bylo zahrnuto 805 exemplářů l. smrkového a 3292 exemplářů foretických roztočů odchytených pomocí fotoeklektorů a 1200 exemplářů l. smrkového a 1122 exemplářů foretických roztočů odchytených pomocí feromonových lapačů. Metodou fotoeklektorů bylo odchyteno statisticky prokazatelně více foretických roztočů na jednoho brouka než pomocí metody feromonových lapačů (Kruskal-Wallis= 600.1019, df = 1, p-value<2.2e-16) (Graf 7).



Graf 7: Porovnání abundance foretických roztočů odchytených pomocí různých odchytových metod. Vysvětlivky: Ce – červenec, Sr – srpen, čísla – dny v měsíci, Ekl – metoda fotoeklektor, Lap – metoda feromonový lapač (úsečka...medián, krabice...25% a 75% kvantil, tečkovaně...minimum a maximum).



## 6. Diskuze

### 6.1 Druhové spektrum foretických roztočů u vybraných druhů lýkožroutů

#### 6.1.1 Druhové spektrum foretických roztočů u *Ips typographus*

Mezi jednotlivými lokalitami nacházejícími se v rozdílných nadmořských výškách nebyl prokázán statisticky významný rozdíl v podílu brouků, kteří na sobě nesou foretické roztoče. Nebyl prokázán ani statisticky významný rozdíl v celkové početnosti foretických roztočů na brouka mezi lokalitami. Rozdílné je druhové spektrum, které obecně obsahuje jen několik druhů, jak je známo z jiných lokalit (Moser, Bogenschütz, 1984; Moser et al. 1989; Gwiazdowicz et al. 2011).

Celkově nejpočetnějším druhem byl *D. quadrisetus* (54 %), který je nalézán ve spojení s l. smrkovým velmi často a bývá jedním s nejpočetnějších nalézáných druhů (Moser, Bogenschütz, 1984; Moser et al. 1989; Gwiazdowicz et al. 2011). Tento druh bývá také nalézán i u jiných druhů kůrovců (Pernek et al. 2008). Tento druh je považován také za predátora vajíček hostitelských kůrovců, protože bylo pozorováno, že jeho samice jsou schopné je vysávat jedno po druhém (Kielczewski, Balazy, 1966). Druh *T. polytricha* se také vyskytuje velice často a je často popisován jako foretický druh na l. smrkovém (Feketová 2011; Gwiazdowicz et al. 2012). Z výsledků je patrné, že v nižších polohách převažuje druh *D. quadrisetus*, zatímco v polohách vyšších převažuje druh *T. polytricha*. Je to způsobeno zřejmě tím, že tento druh obývá jehličnaté porosty převážně středních a vysokých poloh do 1200 m n. m. (Mašán, 2001). Tyto dva druhy bývají ve spojení s lýkožroutem nacházeny nejčastěji a na nejvíce lokalitách (Gwiazdowicz 2011; Vrabc et al. 2012). Druhy *D. quadrisetus* a *T. polytricha* jsou také běžně nalézány v požercích kůrovcovitých brouků mnoha zemí. Například Hirschmann, Wiśniewski, (1982) popisují druh *D. quadrisetus* z Evropy, stejně tak jako ze Severní Ameriky a také severní Afriky. Stejně tak Wiśniewski, Hirschmann, (1993) uvádějí druh *T. polytricha* v Evropě a střední Asii.

Dalšími druhy, které byly nalezeny i v jiných studiích jsou *U. ipidis* a *U. vinicolora* (Moser, Bogenschütz, 1984; Feketová, 2011), *P. austriaca*

(Gwiazdowicz et al. 2011), *P. fiseri* (Gwiazdowicz et al. 2011; Penttinen et al. 2013) a *T. polonica* (Gwiazdowicz et al. 2011). Námi zjištěný druh *S. simulatrix* nebyl doposud z podobných prací popisován. Je však možné, že dochází k záměně jedinců tohoto druhu za jiné zástupce podčeledi Parasitinae (Kalúz et al. 2003). Moser, Bogenschütz, (1984) a Moser et al. (1989) uvádějí *Vulgarogamasus* sp., ale pravděpodobně se jednalo právě o druh *S. simulatrix* (Kalúz et al. 2003). Tento druh by mohl být také považován za predátora vajíček svého hostitele, protože jemu velice blízký příbuzný druh *S. lyriformis* byl pozorován, jak se živí na vajíčkách a larvách druhu *Ips pini* (Say, 1826). Jeden den po té co samice brouků druhu *I. pini* nakladla první vajíčka, byli pozorováni dospělci druhu *S. lyriformis* jak propichují a živí se na vajíčkách tohoto druhu lýkožrouta. Každý roztoč si důrazně bránil svoji kořist a jedince svého druhu od ní odháněl. Naproti tomu jiné druhy roztočů, jako například *Trichouropoda australis*, nebyli od kořisti odháněni a přitom i tento druh byl pozorován, jak parazituje na vajíčkách druhu *I. pini* (Kinn, 1982). Jedinci druhu *S. lyriformis* byly také pozorovány, jak napadají larvy druhu *I. pini*, tak že je napichují pomocí svého ústního ústrojí pod hlavovou kapsulí ventrálně od larválních mandibul. Jednalo se však pouze o larvy prvního instaru, starší instary nebyly roztoči vůbec napadány (Hofstetter et al. 2009).

Pozice na tělech brouků, ve kterých byly nalezeny jednotlivé druhy, se nijak neliší od jiných dříve publikovaných prací (Moser, Bogenschütz, 1984; Feketová, 2011; Vrabc et al. 2012). Druh *D. quardisetus* je nejčastěji nalézán pod krovkami brouků, zatímco *T. polytricha*, *U. ipidis* a *U. vinicolora* bývají spíše na těle brouka nebo v sedimentu odběrových nádob (Moser, Bogenschütz, 1984; Feketová, 2011; Vrabc et al. 2012). Nejvíce roztočů, pokud byli nalezeni přímo na tělech brouků, bylo nalezeno pod jejich krovkami. Tato pozice na těle je velice frekventovaná a u druhu *Dendroctonus frontalis* (Moser, 1976) bylo nalezeno dokonce přes 99 % všech získaných exemplářů foretických roztočů z tohoto hostitele pouze pod jeho krovkami. Feketová, (2011) se ve své práci zaměřené na druhy ze skupiny Uropodina, které doprovází druh *I. typographus* věnuje i pozici jednotlivých druhů na tělech brouků a vyhodnocuje, že stejně tak jako v naší studii se druhy z této skupiny jako jsou *T. polytricha* a *U. ipidis* vyskytují nejčastěji na krovkové prohlubni a na kyčlích nohou. Ze studie Pernek et al (2008)

je patrné, že i u tří druhů rodu *Pytiokteines* sp. se roztoči nacházejí na svých hostitelích na stejných polohách jak je tomu u druhu *I. typographus*. Tento fakt je tedy zřejmě společný pro většinu kůrovcovitých brouků a roztočů, kteří se přidržují na jejich tělech. Jak uvádí Moser, (1976), mnoho roztočů může být z těla jejich hostitele odtrhnuto, když se brouci zavrtávají pod kůru stromů. Dále mohou být roztoči z těla odtrženi při pohybu brouků v jejich komůrkách. Hunter, Rosario, (1988) uvádějí, že i proto je jednou z nejčastějších poloh na těle kde můžeme u kůrovcovitých brouků nalézt foretické roztoče právě krovková prohlubeň, z které nemohou být pohybem svého hostitele odtrhnuti. To samé může potom platit o přítomnosti velkého množství roztočů pod krovkami brouků a na kyčlích nohou, jak napovídají i výsledky naší studie.

Na lokalitě Pustá Polom byl nalezen rozdíl v počtu foretických roztočů na brouka mezi jednotlivými generacemi brouků, přičemž početnost roztočů byla vyšší u přezimující generace ve srovnání s dceřinou generací. Tento výsledek je pravděpodobně důsledkem toho, že larvy lýkožroutů žerou izolovaně. Jejich larvální chodby se nekříží a zůstávají ucpané trusem a drtinkami. Pokud není početnost lýkožroutů vysoká, nedochází ani ke křížení chodeb během znalostního žíru brouků dceřiné generace s chodbami matečných brouků. Proto je přenos na dceřinou generaci náhodný a početnost roztočů na dceřiných broucích je nižší. Podobná zjištění jsou známa i u hlísticparazitujících na kůrovcích (Tenkáčová, Mítuch, 1987).

Všechny zjištěné druhy jsou běžně rozšířeny v různých částech areálu hostitele (Moser et al. 1997, Penttinen et al. 2013). Zdá se, že jejich areály jsou rozsáhlé a následují svého hostitele či “nositele“. Stejně tak jako v této studii tak i ostatních (Moser, Bogenschütz, 1984; Moser et al. 1989; Gwiazdowicz et al. 2011, 2012) není druhové spektrum foretických roztočů u l. smrkového příliš bohaté i přesto, že z jeho požerků bylo popsáno z Polska zhruba 60 druhů roztočů z řádu Mesostigmata (Gwiazdowicz, 2008). Stejně tak je tomu i u jiných druhů kůrovcovitých brouků. Moser, Roton, (1971) uvádějí 96 druhů roztočů z požerků druhu *Dendroctonus frontalis*, ale Kinn, (1976) jich ve svém klíči foretických roztočů tohoto druhu uvádí pouze 15. Zdá se, že početnosti roztočů jsou podobné a dochází k nahrazování druhů podle jejich ekologických nároků.

### 6.1.2 Druhové spektrum foretických roztočů u *Ips duplicatus*

Ve východní části České republiky byly na dvou lokalitách s dlouhodobě přemnoženými populacemi *I. duplicatus* nalezeny tři druhy foretických roztočů. Mezi lokalitami se signifikantně lišilo procento brouků, které na svých tělech nesou alespoň jednoho foretického roztoče, stejně tak se liší v počtu foretických roztočů na jednoho brouka. Zjištěné hodnoty se ovšem nijak neliší od těch, které byly nalezeny na dalších lokalitách ve východní části České republiky u druhu *I. typographus* (Čejka, Holuša, 2014).

Nejpočetnějším roztočem byl *D. quadrisetus*. Tento druh roztoče ještě nebyl u *I. duplicatus* popsán jako jeho foretik a nebyl ani znám z chodeb tohoto druhu. Jedná se však o druh, který je velice často a ve velkých abundancích popisován u druhu *I. typographus* (Moser, Bogenschütz, 1984; Gwiazdowicz et al. 2011) a byl nalezen i ve spojení s dalšími druhy kůrovců (Pernek et al. 2008). Jedná se o dravý druh roztoče, který může být považován za predátora vajíček a larev svého hostitele, protože v požercích *I. typographus* byly pozorovány samice *D. quadrisetus*, jak vysávají obsah vajíček tohoto druhu lýkožrouta (Kiełczewski, Bałazy, 1966) a také jak tento druh napadá larvy *Ips confusus* (Leconte, 1876) (Kinn, 1967).

Druhým nejpočetnějším druhem byla *T. polytricha*, který je však znám z požerků *I. duplicatus* (Michalski, Ratajczak, 1994). Z těla tohoto lýkožrouta byl popsán až v této práci. Běžně je ovšem popisován jako foretik *I. typographus* (Gwiazdowicz et al. 2011). Posledním nalezeným druhem byla *U. ipidis*. Tento druh roztoče nebyl doposud u *I. duplicatus* popsán jako jeho foretik, ale také bývá běžně nalézán u *I. typographus* (Moser, Bogenschütz, 1984). Druhové spektrum foretických roztočů u *I. duplicatus* se nijak neliší od druhového spektra, které je nalézáno u *I. typographus* a jedná se o tři nejčastěji nalézané druhy vůbec (Čejka, Holuša, 2014).

Námi nalezené druhové spektrum foretických roztočů z řádu Mesostigmata u druhu *I. duplicatus* není příliš početné v porovnání s dalšími druhy rodu *Ips*, u kterých bylo nalezeno alespoň pět respektive osm druhů foretických roztočů z řádu Mesostigmata (Levieux et al. 1989; Čejka, Holuša, 2014). Podobná situace

je i u druhového spektra roztočů z řádu Mesostigmata, které bylo nalezeno v požercích tohoto druhu lýkožrouta. Údaje z Polska uvádějí i zde pouze tři druhy roztočů, zatímco u druhu *I. typographus* je to 60 druhů (Gwiazdowicz, 2008).

Druh *D. quadrisetus* se vyskytoval nejčastěji pod krovkami brouků, jen několik jedinců bylo nalezeno v sedimentu odběrových nádob. Druhy *T. polytricha* a *U. ipidis* se vyskytovaly nejčastěji na tělech brouků a to na krovkové prohlubni. Pouze pár jedinců *T. polytricha* bylo nalezeno v sedimentu odběrových nádob. Na stejných polohách na těle můžeme tyto roztoče nalézt i u *I. typographus* (Moser, Bogenschütz, 1984; Vrabec et al. 2012).

Druhy *I. duplicatus* a *I. typographus* se vyskytují na stejné hostitelské dřevině (Pfeffer, 1989), kde *I. typographus* zahajuje nálet na rozhraní suchých a zelených větví, načež se šíří jednak směrem k oddenku, jednak směrem k vrcholu. Vršky pod 10 cm tloušťky většinou nenapadá (Skuhřavý, 2002). Oproti tomu *I. duplicatus* se vyvíjí pod kůrou středních a horních částí kmenů středně starých (40 až 70letých) smrků (Pfeffer, Knížek, 1995). Velmi často v důsledku konkurence s druhem *I. typographus* obsazuje druh *I. duplicatus* horní část kmenů (Schlyter, Anderbrandt, 1993). Protože velice pravděpodobné a z výsledků patrné, že druhová spektra foretických roztočů z řádu Mesostigamata, budou u těchto druhů velice podobná.

## **6.2 Vliv různých odchyťových metod na abundanci foretických roztočů**

Pomocí fotoeklektorů bylo odchyceno statisticky prokazatelně více foretických roztočů, než pomocí feromonových lapačů. Oproti tomu z brouků odebraných z feromonových lapačů bylo nalezeno více druhů roztočů. Bylo také prokázáno, že se abundance foretických roztočů během roku mění a je tedy závislá na čase. Početnost brouků odchycených do feromonových lapačů nemá signifikantní vliv na početnost foretických roztočů.

Pro studium druhového spektra a abundance foretických roztočů u kůrovcovitých jsou brouci získáváni pomocí různých odchyťových metod. Některé druhy lze odchytávat pomocí feromonových lapačů (Moser, Bogenschütz, 1984) a některé je potřeba odebírat pomocí jiných metod a to většinou tak, že jsou

brouci dochování v kůře nebo části stromu a při vylétávání se odchyťávají do připravených nádob (Pernek et al. 2008). Další metodou může být odběr brouků z připravených lapáků nebo použití lepových pastí. U druhu *I. typographus* je k odchytu brouků velice běžně využívána metoda feromonových lapačů různého typu, které bývají vybírány jednou týdně (Moser, Bogenschütz, 1984; Gwiazdowicz et al. 2011).

Moser, (1976) se ve své studii také zaměřuje na porovnání vhodnosti dvou různých odběrových metod brouků a na vliv těchto metod na abundanci a druhové spektrum foretických roztočů a to metody odebrání brouků z připravených lapáků v porovnání s lepovými pastmi umístěnými na kmeni stromu. Z jeho výsledků dochází k závěru že, lepové pasti jsou vhodnější metodou k odebrání foretických roztočů z těl druhu *D. frontalis*. Umožňují studovat mnoho, ne-li všechny roztoče, kteří jsou přichyceni na svém hostiteli na krytých místech nebo na takových, kde jsou těsně přichyceni k jeho tělu. Mnoho roztočů může být z těla jejich hostitele odtrhnuto, když se brouci zavrtávají pod kůru stromů, a proto tato technika může přispět k rozšíření seznamu druhů, které se u tohoto a dalších druhů kůrovců vyskytují.

Druhové spektrum roztočů, nalezených pomocí obou odběrových metod není příliš bohaté, ale počet nalezených druhů se nijak významně neliší od studií ze sousedních regionů (Moser, Bogenschütz, 1984; Gwiazdowicz et al. 2012) ani od předchozí studie ze stejné lokality (Čejka, Holuša, 20014). Nejpočetnějším druhem byl *D. quadrisetus*, který je u *I. typographus* nalézán velice běžně a ve velkých počtech (Moser, Bogenschütz, 1984; Gwiazdowicz et al. 2011). Byl také popsán u jiných druhů kůrovců (Pernek et al. 2008). Dalšími velmi početnými druhy byly *T. polytricha* a *U. ipidis*, kteří jsou také u tohoto druhu lýkožrouta popisováni (Moser, Bogenschütz, 1984; Feketová, 2011; Gwiazdowicz et al. 2012; Čejka, Holuša, 2014). Všechny další druhy byly také u *I. typographus* alespoň jednou nalezeny (Moser, Bogenschütz, 1984; Gwiazdowicz et al. 2012; Čejka, Holuša, 2014). Zjištěná poloha roztočů na tělech brouků odpovídá známým údajům (Moser, Bogenschütz, 1984; Moser et al. 1989, 1997; Feketová, 2011; Gwiazdowicz et al. 2011, 2012; Čejka, Holuša, 2014).

Rozdíly v druhovém spektru v materiálu získaných z obou metod jsou zřejmě způsobeny tím, že se vždy jedná o druhy, které jsou u tohoto druhu lýkožrouta nalézány ve velmi nízkých frekvencích a jejich početnost není tak vysoká, většinou se jedná pouze o jednotlivce nebo malý počet exemplářů, vzhledem k početnostem třech nejčastěji nalézáných druhů což jsou *D. quadrisetus*, *T. polytricha* a *U. ipidis* (Moser, Bogenschütz, 1984; Gwiazdowicz et al. 2012; Čejka, Holuša, 2014).

Početnost foretických roztočů se v průběhu sezóny měnila, což je známo i u jiné skupiny foretických roztočů a to u rodu *Tarsonemus* sp. z řádu Trombidiformes u druhu *Dendroctonus frontalis* Zimmerman 1868 (Hofstetter et al. 2006). Sezónní dynamika foretických roztočů u *I. typographus* odpovídá sezónní dynamice jejich hostitele, i když podle dosažených výsledků dochází zřejmě k jistému časovému posunu. V roce 2013 měl *I. typographus* na studované lokalitě dvě generace s výskytem sesterského rojení v půlce června, což je běžná situace (Lubojacký, Holuša, 2011). Z pohledu celé sezóny je zřejmé, že i u roztočů dochází k rozdělení výskytu do dvou časových period stejně tak, jak je to u jejich hostitele. Tento fakt zřejmě odpovídá délce vývoje jednotlivých druhů foretických roztočů. Jak bylo popsáno u zde nejpočetnějšího druhu, *D. quadrisetus*, jeho vývoj od doby kdy brouci napadnou strom do doby, než se objevují noví jedinci ve stádiu deutonymfy, ve kterém migrují na nová stanoviště, trvá 36 dní v laboratorních podmínkách (při 17-23°C) (21 dní po zakousání brouku pod kůru stromu, začne samice roztoče klást vajíčka (Kinn, 1967)). Vývoj *I. typographus* závisí na průběhu počasí a pohybuje se mezi 6-10 týdny (Wermelinger, 2004), což odpovídá vývoji *D. quadrisetus*. Populace roztočů je tedy opět ve stadiu deutonymfy, když dceřiná generace brouků opouští strom. Za jediný nesoulad je možno považovat početnější výskyt roztočů až ve druhé odběrové periodě, jedná se ovšem o data z jedné sezony a jedné lokality. Při sesterském rojení si s sebou brouci odnášejí pravděpodobně ještě stále nedospělé deutonymfy. Studie u druhů *Uropoda orbicularis* (Faasch, 1967) a *Parasitus coleopratorum* (Raap, 1959) ukazují, že foretické deutonymfy jsou mnohem více odolnější k vysychání než ostatní nedospělá stádia a více než čtyřikrát odolnější než dospělci.

Pomocí metody fotoeklektorů bylo prokazatelně odebráno více foretických roztočů z těl brouků než u metody feromonových lapačů. Toto je zřejmě způsobeno tím, že brouci, kteří se chytají do feromonových lapačů, mohou v této odchytné pasti strávit relativně dlouhou dobu v nevyhovujících podmínkách a roztoči tyto brouky opouštějí. Jak bylo popsáno u druhu *Cercoleipus coelonotus*, foretičtí roztoči opouštějí svého hostitele po jeho nalítnutí na hostitelský strom a pohybují se po kůře stromu, než vstoupí do požerků brouků. Toto probíhá velice rychle, protože se tyto roztoči živí na hlisticích a houbách a tyto hlistice se objevují v trusu brouků a houby se do požerků dostávají z těl brouků a proto se jako potravní zdroj objevují velice brzy (Kinn, 1971). Z našich vlastních pozorování je evidentní, že se roztoči snaží opouštět brouky odchycené do feromonových lapačů a lapače samotné, protože je nalézáme v hojných počtech na stěnách a na vrchní hraně odběrové nádoby.

U druhu *Dendroctonus ponderosae* se Mori et al. (2011) zaměřili na srovnání stejných odchytných metod jako my v našem experimentu, rozdíl byl v metodice, kdy jejich nařezané špalky byly do zařízení velmi podobných našim fotoeklektorům umístěny do laboratoře, nebyly tedy vystaveny venkovním výkyvům teplot. V jejich pokusu dospěli k velice podobným závěrům jako my a to že, většina brouků odchycených pomocí feromonových lapačů nenesla na svém těle foretické roztoče, oproti tomu většina brouků odebraných ze špalků v laboratoři na svém těle roztoče přenášela. Procento brouků, kteří na svém těle nesli roztoče, se mezi terénní a laboratorní studii významně lišilo. To může ukazovat na fakt, že laboratorní podmínky jsou vhodné pro vývoj roztočů nebo že roztoči odpadávají z těla svého hostitele během jeho letu. Tyto aspekty však mohou ovlivňovat jednotlivé druhy různě, protože proporce třech nejčastěji nalézáných druhů na *D. ponderosae* v Albertě odebraných v laboratoři a v terénu se významně liší.

Z množství publikovaných studií ohledně druhového spektra foretických roztočů u druhu *I. typographus* lze usuzovat, že tato problematika je již vcelku dobře známa (Moser, Bogenschütz, 1984; Moser et al. 1989, 1997; Feketová, 2011; Gwiazdowicz et al. 2011, 2012; Čejka, Holuša, 2014). Co se ovšem týká skutečné početnosti foretických roztočů u tohoto druhu lýkožrouta, bylo by



vzhledem k zde předkládaným výsledkům zřejmě vhodnější použití takových odchyťových metod, kde je možné odebírat brouky co nejdříve potom, co opustí strom.

## 7. Závěr

Tato práce přináší první ucelené informace o druhovém spektru a abundanci foretických roztočů z řádu Mesostigmata u dvou vybraných druhů lýkožroutů z území České republiky. Byla vytvořena literární rešerže o tomto řádu roztočů a jeho vztahu ke kůrovcovitým broukům. Dále byl vyhodnocen vliv dvou odchytových metod na abundanci a druhové spektrum foretických roztočů z řádu Mesostigmata.

U druhu *I. typographus* bylo nalezeno na dvou lokalitách v období let 2012 a 2013 celkem devět druhů foretických roztočů z řádu Mesostigmata. Nejběžnějším druhem byl *Dendrolaelaps quadrisetus*, dalšími velmi běžnými druhy jsou *Trichouropoda polytricha* a *Uroobovella ipidis*. Nejčastěji jsme našli roztoče pod krovkami brouků nebo na krovkové prohlubni a kyčlích nohou. Všechny nalezené druhy roztočů, byly již alespoň jednou u tohoto druhu lýkožrouta nalezeny. Nebyl nalezen významný rozdíl v druhovém spektru a abundanci foretických roztočů mezi jednotlivými lokalitami. Na jedné lokalitě byl nalezen rozdíl v abundanci a druhovém spektru foretických roztočů mezi jarní a letní generací brouků.

U druhu *I. duplicatus* bylo poprvé popsáno druhové spektrum foretických roztočů z řádu Mesostigmata, odebraných přímo z těl jednotlivých brouků. V období 2012 byly na dvou lokalitách nalezeny celkem tři druhy foretických roztočů z tohoto řádu. Nejběžnějším druhem byl *Dendrolaelaps quadrisetus*. Tento druh roztoče nebyl doposud u tohoto druhu lýkožrouta nalezen stejně jako *Uroobovella ipidis*. Roztoče jsme opět našli nejčastěji pod krovkami brouků a na krovkové prohlubni. Mezi lokalitami byl nalezen rozdíl v abundanci a početnosti foretických roztočů, ale výsledky se nijak zvlášť neodlišují od výsledků zjištěných u druhu *I. typographus*.

Při vyhodnocování vlivu dvou různých odchytových metod na abundanci a druhové spektrum foretických roztočů byl nalezen signifikantní rozdíl hlavně v abundanci foretických roztočů u brouků odchycených pomocí feromonových lapačů a fotoeklektorů. Metodou fotoeklektorů bylo získáno signifikantně více foretických roztočů z řádu Mesostigmata. Dále byla vyhodnocena sezónní

dynamika foretických roztočů u druhu *I. typographus*. Sezónní dynamika foretických roztočů odpovídá sezónní dynamice jejich hostitele. Je zde patrný posun v abundanci v druhé výletové periodě, ale jedná se pouze o data z jedné lokality a jedné sezóny.

Vzhledem k dosaženým výsledkům v této práci a k celkovému zpracování tohoto tématu celosvětově nelze zatím říci, zda by bylo někdy možné využít roztoče z řádu Mesostigmata k biologickému boji proti kůrovcům. Z předběžných výsledků je však patrné, že pokud chceme znát skutečné počty foretických roztočů, kteří se vyskytují na tělech kůrovcovitých brouků, měli by být jejich hostitelé odchyťováni co nejdříve potom, co opustí strom.

## Seznam literatury

- Baker, E. W., Wharton, G. W. 1952: An Introduction to Acarology. The Macmillan Co. of New York and Toronto, 465 s.
- Banks, N. 1904: A treatise on the Acarina, or mites. Proceedings of the United States National Museum, 28: 1-114.
- Bussler, H., Bense, U. 2003: Rote Liste gefährdeter Borkenkafer (Coleoptera: Scolytidae), Breittrussler (Anthribidae) und Kernkafer (Platypodidae) Bayerns. Bayer Landsamt für Umweltschutz, 166: 172–173.
- Canestrini, G. 1891: Abbozzo del sistema Acarologico. Atti del Reale Istituto Veneto di Scienze, 38: 699-725.
- Čejka, M., Holuša, J. 2014: Phoretic mites in uni-and bivoltine populations of *Ips typographus*: a 1-year case study. Turkish Journal of Zoology, 38: 569-574.
- De Jong, D. D., Morse, R. A., Eickwort, G. C. 1982: Mite Pests of Honey Bees. Annual Review of Entomology, 27: 229-252.
- Doreste, S. E. 1984: Acarologia. San Jose, Costa Rica: Inst. Interamericano de Cooperacion para la Agricultura, 391 s.
- Dugès, A. 1839: Recherches sur l'ordre des Acariens. Annales Des Sciences Naturelles comprenant la zoologie, 1:18-63.
- Eickwort, G. C. 1994: Evolution and life-history patterns of mites associated with bees. In: Houck, M. A. (ed.): Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns. New York, Chapman & Hall: 218–251.
- Erwin, T. L. 1991. How many species are there?: revisited. Conservation Biology, 5: 330-333.
- Evans, G. O. 1958: A revision of the British Aceosejinae (Acarina Mesostigmata). Proceedings of the Zoological Society of London, 131: 177-229.
- Evans, G. O. 1992: Principles of acarology. Wallingford, Oxon, UK: CAB International, 563 s.
- Faasch, H., 1967: Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodiden *Uroobovella marginata* (C. L. Koch 1839) und *Uropoda orbicularis* (O. F.

- Müller 1776) und experimentelle Analyse ihres Phoresieverhaltens. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tier, 94:521-608.
- Faccoli, M., 2002. Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps. Anz. Schädl. Journal of Pest Science, 75,62–68.
- Feketová, Z. 2011: Význam uropodných roztočov (Acari: Uropodina) v ekológii lykožrúta smrekového (*Ips typographus*). Entomofauna Carpathica, 23: 11–19.
- Forsse, E. 1987: Flight duration in *Ips typographus* L.: insensitivity to nematode infection. Journal of Applied Entomology, 104: 326-328.
- Gaston, K. J. 1991: The magnitude of global species richness. Conservation Biology, 5:283-296.
- Grégoire, J. C., Evans, H. F. 2007: Damage and control of bark borer organisms an overview. In: Lieutier, F., Day, K. R., Battisti, A., Gregoire, J. C., Evans, H. F. (eds.): Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. Dordrecht, Springer: 19-37.
- 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
- Gwiazdowicz, D. J. 2008: Mesostigmatid mites associated with Scolytidae in Poland. In: Gwiazdowicz, D. J. (ed): Selected problems of acarological research in forests. Poznań, Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu: 59–96.
- Gwiazdowicz, D. J., Kamczyk, J., Błoszyk, J. 2011: The diversity of phoretic Mesostigmata on *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytinae) caught in the Karkonosze forest. European Journal of Entomology, 108: 489–491.
- Gwiazdowicz, D. J., Kamczyk, J., Teodorowicz, E., Błoszyk, J. 2012: Mite communities (Acari, Mesostigmata) associated with *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in managed and natural Norway spruce stands in Central Europe. Central European Journal of Biology, 7: 910-916.

- Hajek, A. E., St. Leger, R. J. 1994: Interactions between fungal pathogens and insect hosts. *Annual Review of Entomology*, 39: 293-322.
- Hirschmann, W., Ruhm, W. 1953: Milben und Fadenwarmer als Symphoristen und Parasiten des Buch-druckers. *Mikrokosmos*, 431: 7-10.
- Hirschmann, W. 1960: Gangsystematik der Parasitiformes teil 3. Die gattung *Dendrolaelaps* Halbert 1915. *Acarologie*, 3: 1– 27.
- Hirschmann, W., Zirngiebl-Nicol, I. 1964: Gang-systematik der Parasitiformes. Teil 7. Das Gangsystem der Familie Uropodidae (Berlese 1892) Hirschmann and Zirngiebl-Nicol nov. comb. *Acarologie*, 6: 1-22.
- Hirschmann, W., Zirngiebl-Nicol, I. 1965: Gang-systematik der Parasitiformes. Teil 9. Uropodiden Bestimmungstabellen von 300 Uropodiden-Arten (Larven, Protonymphen, Deutonyphen, Weibchen, Mannchen). *Acarologie*, 8: 1-33.
- Hirschmann, W., Wiśniewski, J. 1982: Weltweite Revision der Gattungen *Dendrolaelaps* Halbert 1915 und *Longoseius* Chant 1961 (Parasitiformes). *Acarologie*. Nürnberg. 48 s.
- Hodgkin, L. K., Elgar, M. A., Symonds, M. R. E. 2010: Positive and negative effects of phoretic mites on the reproductive output of an invasive bark beetle. *Australian Journal of Zoology*, 58: 198–204.
- Hofstetter, R. W., Moser, J. C., McGuire R. 2009: Observations on the mite *Schizosthetus lyriformis* (Acari: Parasitidae) preying on bark beetle eggs and larvae. *Entomological News*, 120: 397–400.
- 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., Grodzki, W. 2008: Occurrence of *Ips duplicatus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) on pines (*Pinus* sp.) in the Czech Republic and southern Poland—Short communication. *Journal of Forest Science*, 54: 234–236.

- 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., Lubojacký, J., Knížek, M. 2010: Distribution of the double-spined spruce bark beetle *Ipsduplicatus* in the Czech Republic: spreading in 1997–2009. Phytoparasitica, 38: 435-443.
- Holuša, J., Zahradník, P., Knížek, M., Drápela, K. 2003: Seasonal flight activity of the double-spined spruce bark-beetle *Ips duplicatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in Silesia (Czech Republic). Section Zoology, 58: 3-9.
- Houck, M. A., Oconnor, B. M. 1991: Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. Annual Review of Entomology, 36: 611–636.
- Huck, K., Schwarz, H. H., Schmid-Hempel, P. 1998: Host choice in the phoretic mite *Parasitellus fucorum* (Mesostigmata: Parasitidae): which bumblebee caste is the best? Oecologia, 115: 385–390.
- Hughes, T. E. 1959: Mites or the Acari. London: Univ. London, Athlone Press, 225 s.
- Hunter, P. E., Rosario, R. M. T. 1988: Associations of Mesostigmata with other arthropods. Annual Review of Entomology, 33: 393–417.
- Christiansen, E., Solheim, H., Wang, S. 1983: Artificial inoculation with *Ips typographus* associated blue-stain fungi can kill healthy Norway spruce trees. Reports of the Norwegian Forest Research Institute. Norsk institutt for skogforskning. 20 s.
- Jacot, A. P. 1925: Phylogeny in the Oribatoidea. Bulletin of the American Museum of Natural History, 59: 272-79.
- Kalúz., S, Mašán, P., Moser, J. C. 2003: Morphology and ecology of *Schizosthetus simulatrix* (Acari, Mesostigmata) associated with galleries of bark beetles (Scolytidae). Biologia, 58:165-172.

- Karg, W., 1989: Acari (Acarina), Milben Unterordnung Parasitiformes (Anactinotrichaeta) Uropodina Kramer, Schildkrötenmilben. Die Tierwelt Deutschlands 67. Krefeld, Germany. Verlag Goecke & Evers, 203 s.
- Karg, W., 1993: Acari (Acarina), Milben. Parasitiformes (Anactinochaeta). Cohors Gamasina Leach. Raubmilben. (Second Edition). Die Tierwelt Deutschlands 59. Krefeld, Germany. Verlag Goecke & Evers, 523 s.
- Kaya, H. K. 1984: Nematode parasites of bark beetles. In: Nickle, W. R. (eds.): Plant and insect nematodes. New York, Marcel Dekker, Inc.: 727-754.
- Kenis, M., Wermelinger, B., Grégoire J. C. 2007: Parasitoids and Predators of Scolytidae. In: Lieutier, F., Day, K. R., Battisti, A., Gregoire, J. C., Evans, H. F. (eds.): Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. Dordrecht, Springer: 237-290.
- Kereselidze, M., Wegensteiner, R., Goginashvili, N., Tvaradze, M., Pilarska, D. 2010: Further studies on the occurrence of natural enemies of *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Georgia. Acta Zoologica Bulgarica, 62: 131-139.
- Kielczewski, B., Bałazy, S. 1966: Zagadanie drapieżnictwa roztoczy (Acarina) na jajach korników (Scolytidae, Coleoptera). Ekologia Polska, 12: 161–163.
- Kielczewski, B., Moser, J. C., Wiśniewski, J. 1983: Surveying the acarofauna associated with Polish Scolytidae. Bulletin de la Société des Amis des Science et des Lettres de Poznan, D, 22: 1–10.
- Kinn, D. N. 1967: Notes on the life cycle and habits of *Digamasellus quadrisetus* (Mesostigmata: Digamasellidae). Annals of the Entomological Society of America, 60:862–865.
- Kinn, D. N. 1971: The life cycle and behavior of *Cercoleipus coelonotus* (Acarina: Mesostigmata): including a survey of phoretic mite associates of California Scolytidae. University of California Press, 66 s.
- Kinn, D. N. 1976: Key to mites commonly associated with the southern pine beetle. New Orleans, USDA Forest Service: Research Note SO-214,11 s.



- Kinn, D. N. 1982: Seasonal distribution of three common mite associates of the southern pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) in Central Louisiana. *Florida Entomologist* 65: 185-187.
- Kinn, D. N. 1984: Life cycle of *Dendrolaelaps neodisetus* (Mesostigmata: Digamasellidae), a nematophagous mite associated with pine bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology*, 13: 1141-1144.
- Kinn, D. N., Witcosky, J. J. 1978: Variation in southern pine beetle attack height associated with phoretic uropodid mites. *Canadian Entomologist*, 110: 249–252.
- Knížek, M., Beaver, R. 2007: Systematics of Bark and Ambrosia Beetles. In: Lieutier, F., Day, K. R., Battisti, A., Gregoire, J. C., Evans, H. F. (eds.): *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Dordrecht, Springer: 41-54.
- Koch, C. L. 1842: *Übersicht des Arachnidensystems*. 5 vols. Fasc. 3. Nurnberg, C. H. Zeh: 566 s.
- Krantz, G. W. 1978: *A manual of acarology*. 2nd ed. Oregon State Univ. Bookstores, Corvallis, 509 s.
- Krantz, G. W., Walter, D. E. 2009: *A manual of acarology*. 3rd. ed. Lubbock, (TX), Texas Tech. University Press, 807 s.
- Křístek J., Urban J. 2004: *Lesnická entomologie*. Praha, Academia, 445 s.
- Latreille, P. A. 1806–1809. *Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplaribusque plurimis explicata*. Paris. Amand Koenig: Vol. 1 (1806): 302 s.; Vol. 2 (1807): 280 s.; Vol. 3 (1807): 258 s.; Vol. 4 (1809): 399 s.
- Leach, W. E. 1815: A tabular view of the external characters of four classes of animals which Linné arranged under Insecta. *The Linnean Society of London*, 11: 306-400.

- Levieux, J., Lieutier, F., Moser, J. C., Perry, T. J. 1989: Transportation of phytopathogenic fungi by the bark beetle *Ips sexdentatus* and associated mites. *Journal of Applied Entomology*, 108: 1–11.
- 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.
- Lubojacký, J., Holuša, J. 2011: Comparison of spruce bark beetle (*Ips typographus*) catches between treated trap logs and pheromone traps. *Šumarski list*, 135: 233-241.
- Mahr, D. L., Whitaker, P., Ridgway, N. 2008: *Biological Control of Insects and Mites: An Introduction to Beneficial Natural Enemies and Their Use in Pest Management*. University of Wisconsin, Cooperative Extension Publishing, 116 s.
- Mašán, P. 2001: Roztoče kohorty Uropodina (Acarina, Mesostigmata) Slovenska. *Annotationes Zoologicae et Botanicae.SNM- Prírodovedné múzeum* 223, 320 s.
- Michael, A. D. 1884: *British Oribatidae*. Vol. 1. London. Ray Society, 333 s.
- Michalski, J., Ratajczak, E. 1994: Korniki (Coleoptera: Scolytidae) wraz z fauną towarzyszącą w Roztoczańskim Parku Narodowym. *Fragmenta Faunistica*, 37: 291-313.
- Mori, B. A., Proctor, H. C., Walter, D. E., Evenden, M. L. 2011: Phoretic mite associates of mountain pine beetle at the leading edge of an infestation in northwestern Alberta, Canada. *The Canadian Entomologist*, 143: 44-55.
- Moser, J. C. 1976: Surveying Mites (Acarina) Phoretic On The Southern Pine Beetle (Coleoptera: Scolytidae) With Sticky Traps. *The Canadian Entomologist*, 108: 809-813.
- Moser, J. C., Roton, L. M. 1971: Mites associated with southern pine bark beetles in Allen Parish, Louisiana. *Canadian Entomologist*, 103: 1775-1798.

- Moser, J. C., Wilkinson, R. C., Clark, E. W. 1974: Mites associated with *Dendronctonusfrontalis* Zimmerman (Scolytidae: Coleoptera) in Central America and Mexico. *Turrialba*, 24:379–381.
- Moser, J. C., Bogenschütz, H. 1984: A key to the mites associated with flying *Ips typographus* in South Germany. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 97: 437–450.
- Moser, J. C., Eidmann, H. H., Regnander, J. R. 1989: The mites associated with *Ips typographus* in Sweden. *Annales Entomologici Fennici*, 55: 23–27.
- Moser, J. C., Perry, T. J., Frura, K. 1997: Phoretic mites and their hyperphoretic fungi associated with flying *Ips typographus japonicus* Nijima (Col., Scolytidae) in Japan. *Journal of Applied Entomology*, 121: 425–428.
- Moser, J. C., Konrad, H., Kiristis, T., Carta, L. K. 2005: Phoretic mites and nematodes associates of *Scolytus multistriatus* and *Scolytus pygmaeus* (Coleoptera: Scolytidae) in Austria. *Agricultural and Forest Entomology*, 7: 169–177.
- Moser, J. C., Konrad, H., Blomquist, S. R., Kirisits, T. 2010: Do mites phoretic on elm bark beetles contribute to the transmission of Dutch elm disease? *Naturwissenschaften*, 97: 219–227.
- Mrkva, R., 1994: Lýkožrout severský (*Ips duplicatus* Sahlberg), nový významný škůdce smrku. *Lesnická práce*, 73: 35-37
- Niemeyer, H., Schroder, T., Watzek, G. 1983: Eine neue Lockstoff-Falle zur Bekämpfung von Rinden- und Holzbrütenden Borkenkäfern. *Der Forst- und Holz-zwirt*, 38: 105-112.
- O'Donnell, A. E., Axtell, R. C. 1965: Predation by *Fuscouropoda vegetans* (Acari: Uropodidae) on the House Fly (*Musca domestica*). *Annals of the Entomological Society of America*, 58: 403–404.
- O'Donnell, A. E., Nelson, E. L. 1967: Predation by *Fuscouropoda vegetans* (Acari: Uropodidae) and *Macrocheles muscaedomesticae* (Acari: Macrochelidae) on the eggs of the Little House Fly (*Fannia canicularis*). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 40: 441–443.

- Oudemans, A. C. 1906: Nieuwe classificatie der Acari. Entomologische Berichten, 2:43-46.
- Penttinen, R., Viiri, H., Moser, J. C. 2013: The mites (acari) associated with bark beetles in the Koli National Park in Finland. *Acarologia*, 53: 3-15.
- Pernek, M., Hrasovec, B., Matosevic, D., Pilas, I., Kirisits, T., Moser, J. C. 2008: Phoretic mites of three bark beetles (*Pityokteinesspp.*) on Silver fir. *Journal of Pest Science*, 81: 35–42.
- Pfeffer, A. 1954: Kůrovec lýkožrout smrkový a boj proti němu. 2. vyd. Praha: SZN, 46 s.
- Pfeffer, A. 1989: Kůrovcovití Scolytidae a jádrohlodovití Platypodidae, Academia, Praha, 137 s.
- Pfeffer, A., Knížek, M., 1995: Expanze lýkožrouta *Ips duplicatus* (Sahlb.) ze severské tajgy. *Zpravodaj ochrany lesa* II:8-11.
- Plašil, P., Cudlín, P. 2005: Population dynamics of eight-toothed spruce bark beetle (*Ips typographus* (L.)) in the area of National Nature Reserve Praděd in 1998–2001. *Journal of Forest Science*, 51: 359-370.
- Rapp, A., 1959: Zur Biologie und Ethologie der Kafermilbe Parasitus coleoptorum L. 1758. Ein Beitrag zum Phoresie-Problem. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*, 86:303-366.
- 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.
- Ruiz-Cardenas, R., Baker, P. 2010: Life table of *Hypothenemus hampei*(Ferrari) in relation to coffee berry phenology under Colombianfield conditions. *Scientia Agricola*, 67: 658–668.
- Rühm, W. 1956: Die Nematoden der Ipiden. Mit 10 Tabellen im Text. Jena, Fischer: 437 s.

- Samšišák, K. 1960: Über einige Forstwirtschaftlich wichtige Milben der Gattung *Proctolaelaps* Berlese 1923. *Československá Parasitologie*, 7:297-307.
- Samšišák, K. 1991: Some relationships between mites and insects. Academia, Praha, 58 s.
- Sauvard, D. 2007: General Biology of Bark Beetles. In: Lieutier, F., Day, K. R., Battisti, A., Gregoire, J. C., Evans, H. F. (eds.): *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Dordrecht, Springer: 63-88.
- Schlyter, F., Cederholm, I. 1981: Separation of the sexes of living spruce bark beetles *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 92: 42-47.
- Schlyter, F., Anderbrant, O. 1993: Competition and niche separation between two bark beetles: existence and mechanisms. *Oikos*, 68: 437-447.
- Schroeder, L. M. 2001: Tree mortality by the bark beetle *Ips typographus* (L.) in storm disturbed stands. *Integrated Pest Management*, 6: 169–175.
- Skuhřavý, V., 2002: *Lýkožřout smrkový a jeho kalamity*. Agrospoj, Praha, 196 s.
- Smith, I. M., McNamara, D. G., Scott, P. R., Holderness, M. (Eds.). 1996: *Quarantine pests for Europe* (2nd ed.). Wallingford, UK: CAB International.
- Takov, D., Pilarska, D., Moser, J. 2009: Phoretic mites associated with spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Curculionidae: Scolytinae) from Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 61: 293–296.
- Turčáni, M., Csoka, G., Grodzki, W., Zahradník, P. 2001: Recent invasions of exotic forest insects in eastern Central Europe. In R. Alfaro, K. Day, S. Salom, K. S. S. Nair, H. Evans, A. Liebhold, et al. (Eds.) *Protection of world forests from insect pests: advances in research* (pp. 99–106). XXI IUFRO World Congress (2000, Kuala Lumpur, Malaysia).
- Vitzthum, H. 1923: *Acarologische Beobachtungen*. Reihe 7. Kommensalen der Ipiden. *Archiv für Naturgeschichte*, 89:97-181.

- Vitzthum, H. 1926: Acarials Commensalen von Ipiden. (Der Acarologischen Beobachtungen II. Reihe). In: Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik Ökologie und Geographie der Tiere, 52: 107–503.
- Vrabec, M., Kalúz, S., Ferenčík, J. 2012: Phoretic mites on bark beetles (*Ipstypographus* L.) on selected localities in High Tatras Mts. Entomofauna Carpathica, 24: 1-14.
- Walter, D. E., Hunt, E. T., Elliot, E. T. 1987: The influence of prey on the development and reproduction of some predatory soil mites. Pedobiologia, 30: 419–424.
- Walter, D. E., Hunt, E. T., Elliot, E. T. 1988: Guilds or functional groups? An analysis of predatory arthropods from a shortgrass prairie soil. Pedobiologia, 31: 247–260.
- Walter, D. E., Ikonen, E. K. 1989: Species, guilds and functional groups: taxonomy and behavior in nematophagous arthropods. Journal of Nematology, 21: 315–327.
- Walter, D. E., Lindquist, E. E. 1989: Life history and behaviour of ascid mites in the genus *Lasioseius* (Acari: Mesostigmata) from grassland soil in Colorado with taxonomic notes and a description of new species. Canadian Journal of Zoology, 67: 2797–2813.
- Walter, D. E., Oliver, J. 1990: *Geolaelaps oreithyiae*, n. sp. (Acari: Laelapidae), a thelytokous predator of arthropods and nematodes, and a discussion of clonal reproduction in the Mesostigmata. Acarologia, 30: 293–303.
- Walter, D. E., Proctor, H. C. 1999: Mites: ecology, evolution and behaviour. Sydney, University of NSW Press, 322 s.
- Wegensteiner, R. 2007: Pathogens in Bark Beetles. In: Lieutier, F., Day, K. R., Battisti, A., Gregoire, J. C., Evans, H. F. (eds.): Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. Dordrecht, Springer: 291-313.
- 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.

- 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.
- Wernz, J. G., Krantz, G. W. 1976: Studies on the function of the tritosternum in selected Gamasida (Acari). *Canadian Journal of Zoology*, 54: 202–213.
- Weygoldt, P. 1998: Evolution and systematics of the Chelicerata. *Proceedings EURAAC III Symposium, Amsterdam. Experimental and Applied Acarology*, 22: 63-79.
- Wingfield, M., Seifert, K. A., Webber, J. F. (eds.) 1993: *Ceratocystis and Ophiostoma: taxonomy, ecology and pathogenicity*. St. Paul, Minnesota, APS, 293 s.
- Wiśniewski, J., Hirschmann, W. 1993: Katalog der Ganggattungen, Untergattungen, Gruppen and Arten der Uropodiden der Erde (Taxonomie, Literatur, Grösse, Verbreitung, Vorkommen. *Acarologie*, Nürnberg. 220 s.
- Woodring, J. P., Galbraith, C. A. 1976: The anatomy of the adult uropodid *Fuscouropoda agitans* (Arachnida: Acari) with comparative observations on the Acari. *Journal of Morphology*, 150: 19–58.
- Zachvatkin, A. A., 1941: Tiroglifoidnye kleshchi (Tyroglyphoidea). *Fauna SSSR, Arachnoidea* 6 (1). Academy of Science of SSSR, Moscow, Leningrad, 475 s.
- Zumr, V. 1995: *Lýkožrout smrkový – biologie prevence a metody boje*. 1. vyd. Písek, Matice lesnická, 131 s.