Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie

Faktory ovlivňující výskyt antagonistů v populacích kůrovcovitých (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)

Disertační práce

Autor: Ing. Hana Vanická

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

2021

Czech University of Life Sciences Prague

Faculty of Forestry and Wwood Sciences

Department of Forest Protection and Entomology

Factors affecting the antagonists of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae)

Doctoral Dissertation

Author: Ing. Hana Vanická

Supervisor: prof. Ing. Bc. Jaroslav Holuša, Ph.D.

2021

"Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma Faktory ovlivňující výskyt antagonistů v populacích kůrovcovitých (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) vypracovala 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

Podpis autora

Poděkování

Touto cestou si dovoluji poděkovat všem spoluautorům odborných článků za jejich podíl na úspěšném přijetí rukopisů a nepřímou spoluúčast na vzniku této disertační práce. Ráda bych poděkovala svému školiteli prof. Ing. Bc. Jaroslavovi Holušovi, Ph.D. za odborné vedení disertační práce, věcné konzultace k metodice a pomoc při realizaci analýz. Velké díky patří mé rodině za celkovou podporu během studia.

Abstrakt

V posledních několika desetiletích se zvýšil výskyt větrných disturbancí. Přemnožení kůrovců na tyto disturbance navazují především proto, že fyziologicky oslabené nebo mechanicky poškozené stromy poskytují vhodné prostředí pro vývoj kůrovců na smrku.

Disertační práce se věnuje faktorům, které ovlivňují výskyt antagonistů v populacích kůrovcovitých. Celá práce je rozdělena na tři části. První dvě se věnují jednotlivým druhům – *Ips typographus, Ips duplicatus* a poslední část je věnována rodu *Trypodenddron*. U druhu *I. typographus* byla v rámci studované problematiky nejprve provedena meta–analýza ze zjištěných dat a následně na 4 lokalitách v Tatrách (Tatranský národný park, Tatrzański Park Narodowy) proběhl samotný terénní výzkum. Pro druh *I. duplicatus* a dřevokazy rodu *Trypodendron* bylo uskutečněno terénní šetření. Patogeny *I. duplicatus* byly studovány na 21 lokalitách; čtyři v České republice, pět v Rumunsku, osm v Polsku a čtyři ve Švédsku. Jednotlivé druhy dřevokazů byly sledovány na devíti lokalitách v České republice, pěti lokalitách v Polsku a jedné lokalitě v Rakousku. Za účelem analýzy patogenních organismů byla odchycená imaga pitvána. Střevní orgány dospělců byly prohlíženy pod světelným mikroskopem.

Intervence v lesních porostech byla dlouhodobě považována za jeden z významných faktorů vyvíjející tlak na populace a antagonisty lýkožrouta smrkového. Statistickým srovnáním jednotlivých lokalit bylo zjištěno, že většina běžných patogenů se skutečně vyskytuje ve vyšších infekčních hladinách na lokalitách bez intervence. V navazujícím terénním výzkumu bylo potvrzeno, že intervence v národních parcích ve Vysokých Tatrách významně neovlivnila populační hustoty *I. typographus*, úroveň parazitismu, infekční hladiny patogenů ani predace.

Bylo zjištěno, že infekční hladina *L. duplicati* u populace lýkožrouta severského klesá se zeměpisnou šířkou, kdy nejvyšší hladiny byly zjištěny v původním areálu v dlouhodobých ohniscích a nejnižší na jihu v nových gradačních oblastech, kde se lýkožrout začal vyskytovat a přemnožovat teprve nedávno.

U dřevokazů rodu *Trypodendron* jako druhů s odlišnou bionomií v porovnání s lýkožrouty bylo poprvé popsáno druhové spektrum patogenů. Předložené výsledky dokumentují velmi nízké úrovně infekční hladiny patogenů a hlístic ambrosiových kůrovců *Trypodendron lineatum, Trypodendron laeve* a *Trypodendron domesticum*.

Klíčová slova: *Ips, Trypodendron,* intervence, antagonisté

Abstract

In recent decades, the number of wind disturbances has risen. Bark beetle outbreaks follow up on wind disturbances as physiologically stressed or mechanically damaged individuals provide a suitable environment for bark beetle development on spruce.

Dissertation thesis is aimed at factors, which influence the presence of the bark beetles antagonists. The thesis is divided into three parts. First two are aimed at the species – *Ips typographus* and *Ips duplicatus*. The third part is dedicated to the *Trypodendron* genus. For the *I. typographus*, a meta–analysis of previously done research was the first priority, followed by field research on four locations in the Tatry mountains (Tatranský národný park, Tatrzański Park Narodowy). Field observation was concluded for *I. duplicatus* (on four sites in the Czech Republic, five in Romania, eight in Poland and four in Sweden) and *Trypodendron* was studied on nine sites in the Czech Republic, five in Poland and one in Austria. The intestines were inspected under the light microscope for analysis of the pathogens, obtained imagos were dissected, and the intestines were inspected.

For a long time, the intervention was considered a significant factor for creating pressure on the population of *I. typographus* and its antagonists. Statistical comparison of research sites showed that most common pathogens are present on higher infection levels on sites without intervention. Following field study showed no influence if intervention in Tatry mountains national parks on the population density of *I. typographus*, levels of parasites, pathogen infection nor predation.

Infection levels of *L. duplicati* decreased with latitude, where higher levels were observed on the original area of longterm focus points, and lowest was observed on the south in new outbreak areas, where *L. duplicati* started to appear to overpopulate only in recent years.

For the *Trypodendron* genus, as a species with different bionomy compared to the *Ips* genus, the pathogen spectrum was described for the first time. Presented results show low levels of infectious pathogens and nematodes of the ambrosia beetles *Trypodendron lineatum*, *Trypodendron laeve* a *Trypodendron domesticum*.

Key words: *Ips*, *Trypodendron*, intervention, antagonists

Obsah

Seznam tabulek 9
Seznam obrázků 10
1 Úvod 12
2 Cíle práce 14
3 Rozbor problematiky 15
3.1 Význam managementu lesa v populační dynamice kůrovců 16
3.2 Bionomie *Ips typographus* 17
3.3 Bionomie *Ips duplicatus* 20
3.4 Bionomie dřevokazů rodu *Trypodendron* 21
3.5 Antagonisté kůrovců 24
Patogeny 25
Predátoři 30
Parazitoidi 32
Paraziti 34
4 Metodika 36
4.1 Vliv managementu na antagonisty *Ips typographus* 36
Studijní lokality 44
Experiment I (TANAP) 45
Analýza dat experimentu I 46
Experiment II (TPN) 48
4.2 Mikrosporidie *Larssoniela duplicati* u *Ips duplicatus* 48
4.3 Hlístice a mikrosporidie u dřevokazů rodu *Trypodendron* 51
5 Výsledky 54
5.1 Vliv managementu na antagonisty *Ips typographus* 54
5.2 Mikrosporidie *Larssoniela duplicati* u *Ips duplicatus* 63
5.3 Hlístice a mikrosporidie u dřevokazů rodu *Trypodendron* 66

6 Diskuse 67
6.1 Vliv managementu na antagonisty *Ips typographus* 67
6.2 Mikrosporidie *Larssoniela duplicati* u *Ips duplicatus* 77
6.3 Hlístice a mikrosporidie u dřevokazů rodu *Trypodendron* 79
7 Závěr a doporučení pro praxi 82
8 Seznam literatury a použitých zdrojů 84
9 Seznam příloh 131
10 Přílohy 132
10.1 Infection levels of pathogens in the European spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) at managed and unmanaged forest locations: a meta–data analysis 132
10.2 Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe) 139
10.3 Infection levels of the microsporidium *Larssoniella duplicati* in populations of the invasive bark beetle *Ips duplicatus*: from native to new outbreak areas 155
10.4 Extremely low infection levels of pathogens and nematodes in *Trypodendron* spp. (Coleoptera: Curculionidae) 165

Seznam tabulek

Tab. 1 Studované lokality pro vliv managementu na patogeny *I. typographus.*

Tab. 2 Základní informace o patogenech *I. typographus*, počtu analyzovaných lokalit a zdrojích dat zahrnutých do meta–analýzy.

Tab. 3 Základní informace o vybraných lokalitách (TANAP – Tatranský národný park, TPN – Tatrzański Park Narodowy).

Tab. 4 Přehled proměnných použitých při analýze dat v experimentu I. (Parametry zaznamenané při analýze smrkových výřezů jsou vytučněny; It – *I. typographus*).

Tab. 5 Základní informace o studijních lokalitách, kde byli odebráni brouci *I. duplicatus* a studovány patogeny.

Tab. 6 Základní informace o dospělcích dřevokazů rodu *Trypodendron* spp., ve kterých byly studovány patogeny.

Tab. 7 Frekvence patogenů *I. typographus*, které nebyly zahrnuty do meta– analýzy, na jednotlivých lokalitách.

Tab. 8 Hustoty dalších druhů kůrovců na smrkových výřezech na studijních lokalitách TANAP (experiment I). Hodnoty jsou průměrné hodnoty (± SE).

Tab. 9 Antagonisti *I. typographus* na studijních lokalitách TANAP (experiment I). Hodnoty jsou průměry ± směrodatná odchylka (±SE) nebo bez rozptylu.

Tab. 10 Parametry populace *Ips typographus* a údaje o antagonistech v TNP v experimentu II (Neintervenční lokalita TPN Potok Kościeliski a intervenční lokalita TPN Kiry). Hodnoty jsou průměry ± směrodatná odchylka nebo bez rozptylu.

Tab. 11 Infekční hladiny patogenů a parazitů *I. duplicatus*. Zkratky zemí: Švédsko (SWE), Polsko (PL), Česká republika (CZ), Rumunsko (RO). *L. duplicati* (*L.d.*), *C. typographi* (*C.t.*), parazitismus střevními hlísticemi (I.n.) a hlístice v hemolymfě (h.n.).

Tab. 12 Statistiky pro analýzu prostorové autokorelace infekční hladiny *L. duplicati* u populací *I. duplicatus* na 21 lokalitách v Evropě.

Tab. 13 Výsledky pro regresní model popisující vztah mezi infekční hladinou *L. duplicati* v populacích *I. duplicatus* a jednotlivými proměnnými.

Tab. 14 Výsledky modelu, který nejlépe popsal (na základě delta AICc <2) vztah mezi infekční hladinou *L. duplicati* v populacích *I. duplicatus* (transformována odmocnina kořene arcsinu).

Tab. 15 Přehled infekčních hladin antagonistů *T. lineatum* na 15 lokalitách.

Seznam obrázků

Obr. 1 Studijní lokality ve dvou národních parcích: TANAP (Tatranský národní park) a TPN (Tatrzański Park Narodowy) se nacházejí v Tatrách na hranici Slovenska a Polska. Lokality: A – Vyšné Hágy (intervence), B – Tichá Dolina (bez intervence), C – Potok Kościeliski (bez intervence) a D – Kiry (intervence).

Obr. 2 Výskyt větrných disturbancí, kdy bylo poškozeno >20 000 m^3 dřeva (tečky), a přemnožení *I. typographus* (pásky) v TANAPu a TPN v letech 1897 až 1960 (horní časová linie) a v letech 1954 až 2018 (dolní časová linie).

Obr. 3 Historie disturbancí čtyř studijních lokalit (A, B, C a D) na základě snímků Landsat (2005–2014; horní řada), satelitních snímků ESRI s vysokým rozlišením (2014–2016; střední řada) a infračervených barev Snímků Sentinel 2 (2017; spodní řádek; zdravá vegetace je červeně, napadené stromy a holiny jsou šedé). Každý obrázek představuje oblast 1 x 1 km kolem vyznačené lokality studie. A a D jsou lokality s intervencí, B a C jsou lokality bez intervence. Umístění čtyř studijních lokalit je uvedeno na Obr. 1.

Obr. 4 Neintervenční (vlevo) a intervenční (vpravo) studijní lokality v TANAPu (Tatranský národní park, Slovensko) (nahoře) a TPN (Tatrzański Park Narodowy, Polsko) (dole): A – Tichá Dolina, B – Vyšné Hágy, C – Potok Kościeliski a D – Kiry.

Obr. 5 Studijní lokality (kroužky) v Evropě, kde byli v letech 2011–2015 odchytáváni lýkožrouti severští v lesích (zelená).

Obr. 6 Lokality, na kterých byly studovány patogeny u dřevokazů rodu *Trypodendron*.

Obr. 7 Infekční hladiny čtyř patogenů *I. typographus* na lokalitách s intervencí vs. bez intervence. (A) *G. typographi,* (B) *C. typographi,* (C) ItEPV a (D) *M. schwenkei*. Krabicové grafy ukazují střední hodnotu a 25–75 % kvartily. Horní a dolní odrážky jsou minima a maxima. Kroužky ukazují odlehlé hodnoty a hvězdičky označují extrémní hodnoty (Vanická et al., 2016).

Obr. 8 Hustota matečných chodeb na m^2 kůry, délka matečné chodby (mm), poměr pohlaví (samice/samec), počet vajíček na matečnou chodbu, počet vajíček na m^2 kůry, larvální chodby na matečnou chodbu, délka larválních chodeb (mm), produkce na m^2 kůry, reprodukční úspěch *I. typographus* ve smrkových výřezech rozmístěných na ploše A (lokalita s intervence, bílé rámečky) a ploše B (lokalita bez intervence, šedé rámečky) v TANAPu (experiment I).

Obr. 9 Virus ItEPV (A), stadium gamontů gregariny *G. typograph*i (B), hlístice *Contortylenchus diplogaster* (C) a spory neogregariny *M. schwenkei* (D) v experimentu I bar = 100 μm.

Obr. 10 T–hodnota biplotu redundantní analýzy experimentu I s výsledky regrese závislých proměnných na rok (vlevo) a typ managementu (vpravo).

Obr. 11 Objem dřeva vytěženého v rámci větrné disturbance (černý sloupec) (m^3) a kůrovcové dříví (bílý sloupce) (m^3), které bylo následně vytěženo v Tatranském národním parku (TANAP).

Obr. 12 Počet dospělých jedinců *Ips typographus* odchycených ve feromonových lapačích v TANAPu: V celém parku (bílé sloupce), na lokalitě s intervencí (Vyšné Hágy) (černé sloupce) a na lokalitě bez intervence (Tichá dolina) (šedé sloupce) (hodnoty + SD).

.

1 Úvod

Lesní ekosystémy po celém světě jsou poškozovány různými škodlivými činiteli, což má za následek odumírání jednotlivých stromů a někdy i rozpad celých lesních komplexů (Perry et al., 2008; Nikolov et al., 2014). Reakce lesních ekosystémů na měnící se klimatické podmínky nejsou jednotné a mohou se významně lišit podle věkové a druhové skladby (Kint et al., 2012).

Smrk ztepilý [*Picea abies* (L.) H. Karst.] je jedna z nejrozšířenějších dřevin ve střední a severní Evropě (Jönsson et al., 2012). V České republice zastoupení smrku stále dosahuje více než 50 %. V současné době se jeví jako jedna z nejvíce ohrožených dřevin v důsledku změny klimatu (Hanewinkel et al., 2013). Vzhledem k vysokému růstovému potenciálu, kvalitě a použitelnosti dřeva a poměrně nízkým požadavkům na kvalitu lokality se smrk stal jedním z hlavních komerčních dřevin ve střední Evropě (Yousefpour et al., 2010; Hanewinkel et al., 2013). Mnohé porosty byly vysázeny mimo přirozený areál, což je jeden z důvodů jeho nízké adaptace a odolnosti (Spiecker, 2000; Brosinger & Östreicher, 2009; Thiele et al., 2017).

V posledních několika desetiletích se zvýšil výskyt větrných disturbancí (Økland & Berryman, 2004; Wermelinger, 2004; Marini et al., 2013; Havašová, 2017) a prodloužení období srážkového deficitu a tyto dva jevy se staly hlavními spouštěči vzniku přemnožení kůrovců (Økland & Bjørnstad 2006). Přemnožení kůrovců na tyto disturbance navazují především proto, že fyziologicky oslabené nebo mechanicky poškozené (zlomené nebo vyvrácené) stromy poskytují vhodné prostředí pro vývoj kůrovců na smrku (Økland & Berryman, 2004; Wermelinger, 2004; Nikolov et al., 2014).

Lesnictví České republiky překonalo několik disturbančních period, jako například v letech 2006–2008, kdy se zpracovávaly následky větrných bouří Kyrill a Emma. I přes intenzivní zpracovávání takových událostí se od 70. let 20. století v evropských lesích zvýšil rozsah poškození porostů kůrovci až sedmkrát (Seidl et al., 2014; Dobor et al., 2020). Nejnovější výzkumy predikují, že budoucí změna klimatu bude dále evokovat vznik rozsáhlých přemnožení kůrovců (Jönsson et al., 2009; Seidl et al., 2017; Dobor et al., 2020), což může mít nepříznivé dopady na udržitelné poskytování ekosystémových služeb společnosti (Morris et al., 2018; Dobor et al., 2020). Dlouhé období sucha mezi lety 2015–2018 výrazně oslabilo lesní porosty a vedlo k dalšímu namnožení a šíření podkorního hmyzu (Zpráva o stavu lesa ČR v roce 2018).

V současnosti čelíme historicky největšímu přemnožení kůrovců na smrku, přičemž aktuálně dosahuje objem vytěženého kůrovcového smrkového dříví desítek miliónů kubíků ročně, a to pouze pro území České republiky (Zpráva o stavu lesa ČR v roce 2019).

Kůrovci (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) na smrku se obecně řadí mezi nejintenzivněji zkoumané druhy lesního hmyzu. Publikace se zabývají jak komplexní tématikou těchto druhů, tak i monografickými studiemi (např. Zumr, 1985, 1995; Skuhravý, 2002; Lieutier et al., 2004; Wermelinger, 2004; Grodzki, 2013; Fettig & Hilszczański, 2015; Hilszczański et al., 2017). Stále však existuje řada otázek souvisejících s dynamikou nebo druhovým složením antagonistů kůrovců.

V současné době je popsáno více než 7 000 druhů kůrovců (Bright & Skidmore, 2002; Némethy et al., 2018). Předložená disertační práce se věnuje nejvýznamnějším druhům kůrovců na smrku s různými bionomickými charakteristikami, kterými jsou: i) lýkožrout smrkový *Ips typographus* (Linnaeus, 1758), ii) lýkožrout severský *Ips duplicatus* (Sahlberg, 1836) a iii) dřevokazi rodu *Trypodendron.*

Zatímco lýkožrout smrkový je nejběžnějším druhem kůrovce v Eurasii s původními i novými přemnoženími a poměrně uceleně prozkoumaným komplexem přirozených nepřátel, stále nejsou jednoznačné důkazy na vliv lesnického managementu na tyto antagonisty a zároveň jejich vliv na populace lýkožroutů v lesních porostech s různými režimy (viz kapitola 3.5 Antagonisté kůrovců). Lýkožrout severský je na druhou stranu druh recentně přemnožený a na nová území šířící se druh, u něhož je sice známo, jaké druhy antagonistů jej napadají, ale není jasné, jak rychle se dokáží šířit a reagovat na nových územích. Třetím studovaným objektem byli ambrosioví dřevokazi rodu *Trypodendron*, kteří se na rozdíl od předešlých druhů vyvíjejí ve dřevě, živí se houbami a nebývají primárním faktorem způsobujícím odumření porostů. Také proto je jejich bioregulační komplex nejméně znám a chybí ucelená práce o složení jejich patogenních organismů.

2 Cíle práce

- Srovnat tlak antagonistů a parametry populace lýkožrouta smrkového na lokalitách s různým lesnickým managementem.
- Analyzovat infekční hladinu *Larssoniella duplicati* u *Ips duplicatus* v původním areálu a nových gradačních oblastech v Evropě.
- Analyzovat patogeny dřevokazů rodu *Trypodendron* ve střední Evropě.

3 Rozbor problematiky

Při náletu lýkožroutů na živé stromy jsou imaga a související mikroorganismy konfrontovány s různými mechanismy obrany stromů (Franceschi et al., 2005; Krokene, 2015; Schroeder & Cocos, 2018). K překonání obrany zdravých stromů je tedy nutné koordinované hromadné napadení mnoha jedinci (Berryman, 1982; Mulock & Christiansen, 1986; Schroeder & Cocos, 2018). Tento určitý počet imag je často označován jako kritický počet, který je nezbytný pro úspěšnou reprodukci (Berryman, 1982; Raffa & Berryman, 1983; Mulock & Christiansen, 1986; Schroeder & Cocos, 2018). Kritický počet je u jednotlivých druhů stromů odlišný v důsledku rozdílů jejich obranných vlastností a schopnosti lýkožroutů produkovat feromony (Löyttyniemi et al., 1979; Austarå et al., 1983; Schroeder & Cocos, 2018).

Vývoj kůrovců probíhá pod kůrou stromů, kde se vyskytují všechna vývojová stadia. V důsledku požírání lýka brouky a larvami dochází k narušení vodivých pletiv a hostitelské stromy postupně umírají (Lie & Bakke, 1981; Anderbrant et al., 1985; Capinera, 2004; Némethy et al., 2018).

Prostorová orientace u kůrovců je uskutečňována prostřednictvím složitých a specializovaných čichových signálů, kterými dokáží identifikovat vhodné stromy pro kolonizaci, jakož i stromy již zcela napadené (Schlyter & Birgersson, 1999; Byers, 2004; Byers & Zhang, 2012; Duduman, 2014). Těmito signály mohou být feromony a kairomony.

Primárními volatilními látkami jsou kairomony, které vydává strom. Sekundární látky jsou vylučovány samotným dospělcem, který po napadení hostitele vylučuje feromony obsahující terpenoidy syntetizované konverzí pryskyřicí (Rudinsky et al., 1971; Némethy et al., 2018). Agregační feromony mají největší význam při koordinaci náletu hmyzu na hostitelské stromy (Rudinsky, 1962; Wood, 1982; Blomquist et al., 2010; Duduman, 2014).

Tělesná teplota imag souvisí s okolními podmínkami. Délka vývoje jednotlivých stadií (vajíčko, larva, kukla, imago), začátek jarního rojení a velikost populace závisí na teplotě prostředí (Wermelinger & Seifert, 1998; Fleischer et al., 2016). Vývoj jednotlivých stadií v rámci populace lýkožroutů je ovlivněn rovněž také parazitoidy a přirozenými nepřáteli (Kenis et al., 2004; Wermelinger et al., 2013). Jaký vliv

a důsledky bude mít gradace na daný porost a lesní biodiverzitu záleží na počátečním stavu porostu, typu gradace a její intenzitě (Kulakowski, 2016).

Velké množství hmyzu v oblastech mírného pásma prochází během svého vývoje stavem diapauzy a kůrovci nejsou výjimkou. Diapauza nastává v období nepříznivých podmínek pro vývoj daného druhu. Během tohoto období dochází ke snížení metabolismu, jedinec je odolnější vůči chladu a zastavuje se jeho vývoj (Lees, 1956; Tauber & Tauber, 1976; Tauber et al., 1986; Danks, 1987; Denlinger, 2002; Košťál, 2006; Schebeck et al., 2017). Diapauza spolu s letní teplotou a nadmořskou výškou rozhoduje o počtu generací v daném roce. Počet generací za rok výrazně ovlivňuje růst a dynamiku populace daného druhu a s tím souvisí i vliv hmyzu na porost (Schroeder & Dalin, 2017).

Mezi klasické metody obrany proti kůrovcům se řadí sanitární kácení, lapáky, trojnožky, trinety a feromonové lapače, skrápění skládek či využití EDN. Tyto metody nezastaví gradaci, ale napomáhají zmírnění průběhu gradace (Grodzki et al., 2006; Zahradníková & Zahradník, 2015; Jakuš et al., 2015).

3.1 Význam managementu lesa v populační dynamice kůrovců

Pojem „Management“ (dále též intervence) v angličtině obsahuje více významů než jen kontrolu. Mezi hlavní činnosti a cíle spojené s tímto pojmem patří omezení vývoje hmyzu a zaměření se na snížení jeho dopadu na ekosystém (Hilszczański et al., 2017). Jednotlivé typy managementu lze jen velmi složitě odlišit. Liší se intenzitou a rozdíly v použitých metodách. Můžeme rozlišit dva krajní typy (Kulakowski et al., 2017):

- *pasivní management (=bez intervence)* je typický přirozenými procesy, které tvarují dynamiku lesa bez intenzivního zásahu. Jedná se tudíž o lesy, které nejsou lesnicky obhospodařované. Obvykle je v bezintervenčních oblastech více mrtvého dřeva než v oblastech s intervencí,
- *intenzivní aktivní management (=intervence)* znamená sanaci, kácení, těžbu dřeva a mnoho dalšího. Obecně lze tyto porosty hodnotit jako obhospodařované.

Oblasti smrkových porostů bez intervence a s intervencí spolu velmi často sousedí a mnohdy není jasná ostrá hranice, která by je oddělila ve větších vzdálenostech tak, aby dospělci nebyli schopni letovou aktivitou tyto vzdálenosti překonat (Grodzki et al., 2006; Montano et al., 2016; Havašová, 2017; Thorn et al., 2017).

Aktivní management, zaměřující se na udržení populací kůrovců na endemické úrovni, znamená rychlé odstranění stromů padlých větrem (záchranné práce) a odstraňování stromů napadených kůrovcem (sanitární těžba) (Stadelman et al., 2013; Mezei et al., 2017).

V případě propuknutí gradace se opatření zabývají včasným odhalením a odstraněním napadených stromů kůrovcem. Dále se využívají feromonové lapače, které slouží rovněž i pro kontrolu počtu kůrovců (Jakuš, 1998; Mezei et al., 2017).

V porostech bez intervence, v případě vzniku disturbance a následně gradace kůrovců, jsou napadené a polámané stromy v porostu ponechány jako mrtvé dřevo a kůrovci jsou považováni za keystone species = klíčové druhy (Müller et al., 2008; Wild et al., 2014; Bače et al., 2015; Macek et al., 2016; Mezei et al., 2017).

Porosty s aktivním managementem se liší od porostů s pasivním managementem v konstrukční složitosti, abiotických podmínkách a ekosystémové dynamice v tom smyslu, že rozmanitost typů přírodních stanovišť je výrazně omezená (Korpel, 1995; Bobiec, 2002; Lonsdale et al., 2008; Brunet et al., 2010; Floren et al., 2014). Vědecké modely, jak by měl vypadat management, nejsou mnohdy dostatečně propracovány, aby mohly být použity v lesnické praxi (Hanewinkel et al., 2010; Thiele et al., 2017).

V současné době se při stanovení nejvhodnějšího managementu usiluje o dva hlavní cíle (Thiele et al., 2017):

1) vytvořit systém, který by propojil další podsystémy, které jednotlivě popisují interakce např. mezi lesem a klimatem, půdou a podnebím, abiotickými a biotickými riziky, a ekonomické ocenění. Celkový systém by se nevěnoval pouze jednotlivým dílčím problémům, ale propojil by je a všechna rizika by se řešila komplexně,
2) prokázání schopnosti systému nabídnout ekonomicky vhodné možnosti plánování v rámci pěstování, těžby a ochrany lesů v rámci změny klimatu.

3.2 Bionomie *Ips typographus*

Lýkožrout smrkový *Ips typographus* je jedním z nejrozšířenějších a nejvýznamnějších kůrovců vázaných na *Picea abies* v Eurasii (Christiansen & Bakke, 1988; Holuša & Lukášová, 2017). Kontrola populace hromadným odchytem se provádí více než 200 let. Stromové lapáky byly jedny z prvních, které se používaly, byly však velmi

nákladné a v některých případech obtížně aplikovatelné (Bakke et al., 1983; Paraschiv et al., 2012). Protože bylo v minulosti zjištěno také složení agregačního feromonu (S-cis-verbenol, 2-metyl-3-buten-2-ol nebo ipsdienol) lýkožrouta smrkového, jsou v současné době hojně využívány feromonové pasti-lapače, které využívají odparníku obsahujícího agregační feromony k nalákání *I. typographus* (Hulcr, 2004; Reddemann & Schopf, 1996; Zhang et al., 1999).

Kolonizace stromu je zahájena samcem, který vykouše snubní komůrku. Jeden samec naláká a páří se s 2–3 samicemi. Jedna samice naklade až 80 vajíček (podobně jako u sesterského rojení) (Heidger, 1994; Wermelinger 2004). Larvy a tzv. žlutí jedinci (nedospělá imaga) se živí lýkem (Paynter et al., 1990).

Poměr pohlaví potomků závisí na fázi gradace. Podle dostupných studií je zjištěno, že na počátku vypuknutí gradace (prograde) se podíl samic zvýší o více než 50 % a znovu se přiblíží na úroveň 50 % ke konci gradačního cyklu (retrogradace) (Lobinger, 1996; Wermelinger, 2004). Z toho se odvíjí počet samic na jednoho samce. U vitálních jedinců byla rodina-harém jednoho samce většinou tvořena třemi samicemi, se kterými souvisí i odpovídající počet matečných chodeb. Samice ve vyšších nadmořských výškách produkují méně intenzivní sesterské rojení než ty v nižších nadmořských výškách (Netherer et al., 2001; Wermelinger, 2004).

Dospělci lýkožroutů nejsou schopni se vyhnout velké konkurenci na jednom stromě. Zvýšená hustota tak často vede ke snížení počtu vajíček nakladených jednou samicí (Beaver, 1967; Thomson & Sahota, 1981; Lekander, 1972; Ogibin, 1973; Anderbrant et al., 1985). Produkce vajíček závisí rovněž na teplotě. Lineární model má nižší teplotní práh 11,4 °C. U nelineárních modelů byla vypočtena optimální teplota 30,4 °C pro juvenilní vývoj a 28,9 °C pro reprodukci (Wermelinger & Seifert, 1998, 1999; Wermelinger, 2004). Tyto údaje jsou nezbytné pro vytvoření simulačních modelů dynamiky populace *I. typographus*.

Mortalita zaznamenaná v zimě může být přičítána jak biotickým, tak abiotickým činitelům. Míra mortality zhruba 50 % je způsobená ptáky, jelikož *I. typographus* přezimuje na padlých stromech, kdy se teplota vzduchu pohybuje do – 10 °C (Faccoli, 2002; Wermelinger, 2004). Nedospělá stadia mají vyšší mortalitu během přezimování než dospělí jedinci (Forsse, 1991; Wermelinger, 2004).

Klimatické podmínky (teplota) určují voltinismus *I. typographus* a mají rovněž vliv na letovou aktivitu a vývojovou rychlost (Jönsson et al., 2012). V oblastech s teplejším klimatem jsou obvyklé tři generace v rámci jedné aktivní sezony, naopak v chladnějších oblastech se vyskytuje pouze jedna generace (Jönsson & Bärring, 2011; Jönsson et al., 2011; Jönsson et al., 2012).

Denní letová aktivita probíhá přibližně od 9:00 do 21:00 hodin (Funke & Petershagen, 1991; Wermelinger, 2004). V ojedinělých případech se může odlišovat, jelikož závisí na teplotě. Minimální teplota vzduchu pro let je 16,5 °C a optimální teplota se pohybuje v rozmezí 22 °C až 26 °C (Funke & Petershagen, 1994; Lobinger, 1994; Wermelinger, 2004). Horní prahová hodnota je 30 °C (Lobinger, 1994; Wermelinger, 2004). Samci začínají létat dříve než samice, což je spojené s tím, že samci jakožto pionýři musí nalézt a kolonizovat vhodné stromy (Zuber & Benz, 1992; Wermelinger, 2004). Pro úspěšnou kolonizaci stromu jsou zapotřebí na jaře nejméně tři až čtyři teplé dny v řadě s teplotou nad úrovní prahu rojení (Weissbacher, 1999; Wermelinger, 2004). V opačném případě může let snížit pravděpodobnost úspěšného překonání obranných mechanismů živého stromu (Wermelinger, 2004).

O vzniku přemnožení rozhoduje informace o dostupnosti živých stromů, počáteční velikost populace a odhady reprodukčního úspěchu při různých hustotách napadení (Anderbrant et al., 1985; Anderbrant, 1990; Jönsson et al., 2012). Zvýšené letní teploty a dlouhá období sucha snižují obranyschopnost stromů a vzniká tak vyšší riziko napadení *I. typographus* (Rouault et al., 2006; Jönsson et al., 2012). Kombinací všech faktorů lze předvídat změny velikostí populace a možnost usmrcení stromů (Jönsson et al., 2012). Aktivita imag je vyšší i v zimním období, a to z důvodu zvýšených teplot. S tím je spojené i čerpání tukových zásob (Dworschak et al., 2014; Mezei et al., 2017).

V latentních podmínkách *I. typographus* (endemická populace) napadá zejména oslabené a stresované stromy, které se nedokáží dostatečně bránit (Chararas, 1962; Lindelöw et al., 1991; Sallé et al., 2005). V průběhu gradace, kdy je velmi vysoká populační úroveň, jsou dospělí jedinci schopni zaútočit i na zdravý strom (Mulock & Christiansen, 1986; Sallé et al., 2005; Jönsson et al., 2012). V případě nízké hustoty má početnost kladný vliv na přežití larev *I. typographus*. V opačném případě vzniká značná vnitrodruhová konkurence, která svým projevem může být hlavním faktorem regulace populace *I. typographus* (Økland & Berryman, 2004; Sallé et al., 2005). Vnitrodruhová konkurence má rovněž negativní vliv na velikost tukového tělesa

imag (Atkins, 1975; Botterweg, 1983; Anderbrant et al., 1985; Sauvard, 1989; Anderbrant, 1990; Amezaga & Garbisu, 2000; Sallé et al., 2005). Vysoké hustoty vedou ke kratším požerkům a u samic tak nastává redukce ovipozice (Anderbrant, 1990; Weslien, 1994; Wermelinger, 2004).

3.3 Bionomie *Ips duplicatus*

Lýkožrout severský *Ips duplicatus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) je jedním z nejzávažnějších škůdců smrku ztepilého (*P. abies*) v nadmořské výšce nižší než 1 000 m n.m. ve střední a jihovýchodní Evropě. V této oblasti je lokálně přemnožen zejména ve smrkových lesích, které jsou vysázeny mimo svůj přirozený areál (Knížek & Zahradník, 1996; Stanovský, 2002; Grodzki, 2003; Hrubík, 2007; Olenici et al., 2009; Duduman et al., 2011; Olenici et al., 2011; Duduman, 2014). *I. duplicatus* se nevyskytuje pouze v Evropě, ale má eurosibiřský areál, přičemž ho lze nalézt také v Mongolsku, kde je rovněž považován za hlavního škůdce smrku *Picea mongolica* W. D. Xu (Schlyter et al., 2001; Zhang et al., 2001; Duduman, 2014).

Původně byl *I. duplicatus* rozšířen v boreálních lesích Skandinávie a Sibiřské tajgy až po Kurilské ostrovy (Wood & Bright, 1992; Pfeffer & Knížek, 1995; Davídková & Doležal, 2019). Ve střední a jihovýchodní Evropě byl zaznamenán po roce 1920, kdy byl považován za invazní druh (Wanka, 1927; Zúbrik et al., 2006; Vakula et al., 2007; Daise, 2009; Duduman, 2014).

V Evropě je *I. duplicatus* spojován stejně jako *I. typographus* s *P. abies* jako se svým hlavním hostitelem. Velmi často jsou škody zanedbávány a pravděpodobně i podceňovány, jelikož má morfologické znaky a požerky velmi podobné s lýkožroutem smrkovým (Schlyter et al., 1992; Lakatos et al., 2007).

Mezi další hostitelské stromy se řadí smrk ajanský – *Picea jezoensis* (Siebold & Zucc) Carrière 1855, *Picea mongolica* a smrk sibiřský – *Picea obovata* (Ledeberg, 1833) (Escherich, 1923; Pfeffer, 1989; Mrkva, 1994, 1995; Zhang et al., 1995; Holuša & Grodzki, 2008; Kašák & Foit, 2015). Dále je pravidelně uváděn, i když mnohem méně často, na borovici lesní – *Pinus sylvestris* L. a borovici sibiřské – *Pinus sibirica* (Du Tour), jedli bělokoré – *Abies alba* Mill., jalovci – *Juniperus* sp. L., modřínu opadavém – *Larix decidua* Mill., modřínu dahurském – *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen., modřínu sibiřském – *Larix sibirica* Ledeb., borovici limbě – *Pinus cembra* L., borovici

korejské – *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. a borovici vejmutovce – *Pinus strobus* L. (Spessivtseff, 1921; Saalas, 1923; Mrkva, 1994; Holuša & Grodzki, 2008; Kašák & Foit, 2015).

Lýkožrout severský kolonizuje zejména horní části kmenů, ve většině případů jsou stromy napadeny rovněž lýkožroutem smrkovým (Karpiński, 1935). Společný výskyt obou druhů je regulován konkurenčními mechanismy a preferencí specifických nároků na lýko (Schlyter & Anderbrant, 1993) a v neposlední řadě semiochemickými mechanismy (Schlyter et al., 1992; Grodzki, 2012). Dosavadní studie potvrzují shodný životní cyklus *I. duplicatus,* který lze popsat fenologickým modelem podobným *I. typographus*. Letová aktivita obou druhů začíná současně a matematické modely, které počítají potenciální nebezpečí vzniku přemnožení, mohou být identické (Holuša et al., 2003; Holuša et al., 2012; Davídková & Doležal, 2019). Severní původ a menší tělesná velikost *I. duplicatus* však naznačují, že tepelné požadavky by měly být nižší než požadavky *I. typographus* (Holuša et al., 2012; Davídková & Doležal, 2019).

Podle již zjištěných výsledků se agregační feromon *I. duplicatus* skládá ze dvou hlavních složek: ipsdienol (Id) a E–myrcenol (EM) (Bakke, 1975; Schlyter et al., 1987, 1992; Byers et al., 1990; Zhang et al., 2007). Poměr těchto dvou složek není stejný ve všech regionech výskytu *I. duplicatus* (Schlyter et al., 2001; Zhang et al., 2007).

Správnou kontrolu a případně obranu proti *I. duplicatus* komplikuje několik faktorů. Za prvé dospělec napadá zejména korunovou část stromu, za druhé dokončuje většinou svůj vývojový cyklus dříve, než je patrné napadení, a za třetí pro monitoring nelze použít ležící lapáky, jelikož jsou jen zřídka napadány dospělci *I. duplicatus* a navíc nevytváří klasické přemnožení kůrovců – kůrovcová kola (Schnaider & Sierpinski, 1955; Grodzki, 1997; Knížek, 1998; Lubojacký & Holuša, 2013).

3.4 Bionomie dřevokazů rodu *Trypodendron*

V současné době je známo více než 3 400 ambrosiových brouků, kteří se řadí mezi kůrovce (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Kůrovci, stejně jako ambrosioví brouci, jsou rovněž často spojováni s houbovou symbiózou, kterou nejčastěji vytvářejí se skupinou hub Ascomycota a zřídka Basidiomycota (Hsiau et al., 2003; Harrington, 2005; Vega et al., 2015; You et al., 2015; Lehenberger, 2019).

Ambrosioví kůrovci jsou iniciátoři rozkladu dřeva a jejich funkce v lesních ekosystémech je velmi důležitá. Nejsou proto považováni za primární hrozbu pro životní prostředí (Shore, 1998; Livingston, 2010; Robideau et al., 2016). Z ekonomického pohledu se však jedná o perzistentní lesní škůdce, kteří způsobují poškození dřeva s následnou ztrátou kvality. V dýze zpracovaných kmenů nebo v řezivu vznikají tmavě zbarvené poškozené části (Reich et al., 2014; Robideau et al., 2016). Škody, způsobené těmito druhy, se vyskytují jak u jehličnatých, tak i listnatých stromů a u některých taxonů je známo, že napadají zdánlivě zdravé stromy, a proto se řadí mezi hospodářsky významné druhy (Borden, 1988; Kühnholz et al., 2001; Olenici et al., 2018).

V období jara, kdy teploty mohou dosáhnou 15,5 °C až 18,3 °C, začnou vylétávat přezimující dospělci z hrabanky (Lindgren, 1990). Dospělá imaga kolonizují nedávno odumřelé nebo umírající stromy, kde dochází k páření. Samice vytváří matečnou chodbu, která prochází skrz lýko až do dřeva, kam klade do jednotlivých kratších, kolmo na původní chodbu umístěných chodeb, jednotlivá vajíčka (Reich et al., 2014).

Nedospělá stadia získávají výživu z hub, které rostou v požercích. V požerku se může vyskytovat jeden, ale i více druhů hub (Francke – Grosmann, 1967; Kirkendall et al., 2015; Lehenberger, 2019). Houboví symbionti (tzv. ambrosiové houby) se opakovaně vyvinuli z nejméně pěti čeledí Ascomycota (Ophiostomataceae, Ceratocystidaceae, Nectriaceae, Bionectriaceae, Saccharomycetaceae) a dvou čeledí Basidiomycota (Peniophoraceae, Meruliaceae) (Hulcr & Stelinski, 2017). Zatímco dřívější hypotéza předpokládala úzkou koevoluci a druhovou specificitu mezi brouky a houbami, současné údaje naznačují, že houbové linie se mění mezi liniemi brouků (např. Vanderpool et al., 2017) a že těsnost asociace závisí na druhu kůrovce (Francke – Grosmann, 1967; Mueller et al., 2005; Kostovcik et al., 2014; Mayers et al., 2015; Lehenberger, 2019).

Dospělci transportují inokulum specifických mykotických symbiontů z jejich původních požerků do nově založených (vertikální přenos), a to díky uložení v mykangiích (Francke – Grosmann, 1956; Batra, 1963; Six, 2003; Hulcr & Cognato, 2010; You et al., 2015; Lehenberger, 2019). Poloha a morfologie mykangií se liší podle určitého druhu. Rozeznává se například preorální, mandibulární, elytrální, mezotorakální a mnoho dalších (Six, 2003; You et al., 2015; Hulcr & Stelinski, 2017; Lehenberger, 2019). V současné době je potvrzena u ambrosiových brouků symbióza pouze

se skupinou hub Ascomycota (Ascomycota: Sordariomycetes), které jsou přenášeny jako pučící kvasinkové pseudo–mycelium nebo konidie (Beaver, 1989; You et al., 2015).

Druhy žijící na jehličnanech rozpoznávají své hostitele podle emitovaných monoterpenů, zejména alfa–pinenu (α−pinen) (Bauer & Vité, 1975; Nijholt & Shonherr, 1976; Kohnle, 1985; Olenici et al., 2018). Těkavé látky však intenzivně nepřitahují jedince rodu *Trypodendron*, z toho důvodu bývají pro monitoring použity agregační feromony (lineatin) (Nijholt & Shonherr, 1976; Borden et al., 1982; Byers, 1992; Robideau et al., 2016).

Rod *Trypodendron* tvoří čtrnáct popsaných druhů, které se liší mírou škod, které způsobují hostitelským stromům, areálem a šíří druhového spektra hostitelských dřevin. V Evropě se vyskytují čtyři druhy, *Trypodendron domesticum* (Linnaeus, 1758), dřevokaz bukový – *Trypodendron signatum,* (Fabricius, 1787), dřevokaz čárkovaný – *Trypodendron lineatum* (Olivier, 1795) a *Trypodendron laeve* (Eggers, 1939) (Knížek, 2011; Olenici et al., 2018). U všech významných druhů vyskytujících se v Evropě je vyvinut velmi výrazný pohlavní dimorfismus. Samice mají hlavu při pohledu shora zaoblenou, zatímco samci mají přední část hlavy rovnou (Moeck, 1968).

Jak *T. domesticum,* tak *T. lineatum* se běžně vyskytují v jehličnatých, listnatých a smíšených lesích, mají překrývající se doby letu a reagují na stejný agregační feromon a těkavé látky uvolňující se z hostitelů (Salom & McLean, 1990; Petercord, 2006; Humble, 2009; Robideau et al., 2016).

Trypodendron domesticum se vyvíjí v celé řadě tvrdých listnatých dřevin. Je rozšířen po celé Evropě a západním Rusku (Dobesberger, 2004; Robideau et al., 2016). Mezi jeho hlavní hostitele patří buk lesní – *Fagus sylvatica* L., dub letní – *Quercus robur* L., habr obecný – *Carpinus betulus* L., bříza bělokorá – *Betula pendula* Roth. (Franjević, 2013). Tento druh má pouze jednu generaci ročně. Přezimuje ve stadiu imaga v zemi nebo pod kůrou stromů (Kovačević, 1956; Franjević, 2013). Dospělí jedinci jsou zespoda celí černí, štít je rovněž černý a často na spodním okraji žlutý. Tykadlová palička je špičatá (Pfeffer, 1955).

Trypodendron lineatum je na rozdíl od *T. domesticum* významným škůdcem jehličnanů a nenapadá tvrdé listnaté dřeviny (Borden et al., 1997; Robideau et al., 2016). Obecně je známo, že napadá jehličnaté stromy rodu *Picea, Pinus* a *Abies* zejména rok

nebo dva po odumření stromů (Dyer & Chapman, 1965; Park & Reid, 2007). Primárně napadá smrk (*P. abies)*, ale například v Severní Americe preferuje douglasku tisolistou – *Pseudotsuga menziesii* (Tommergts & Mustaparta, 1989). Je původem z Evropy, Sibiře, Turecka, severní Afriky a Severní Ameriky (Oranen, 2013; Robideau et al., 2016). Dospělci mají rezavé první dva páry stehen**,** krovky jsou tmavé se světlými pruhy (Pffefer, 1955).

Zatímco výše uvedené druhy, které se vyskytují v Evropě, jsou poměrně dobře prostudovány, ***Trypodendron laeve*** je velmi málo známý, jelikož jeho taxonomický status byl objasněn teprve nedávno. Nejprve byl popsán v Japonsku a o několik let později rovněž v Norsku, ale pod jiným jménem – *Trypodendron piceum* (A. Strand, 1946) (Eggers, 1939; Strand, 1946; Olenici et al., 2018). Později je však nebylo možno detekovat, protože standardní taxonomická literatura a identifikační klíče, jako např. Balachowsky (1949), Stark (1952), Nunberg (1954), Pfeffer (1955), nezahrnovaly *T. laeve* nebo *T. piceum* (Olenici et al., 2018). Hostitelské stromy *T. laeve* nejsou přesně známé, jelikož byl nalezen v polomech nebo mrtvých stromech *P. abies, P. sylvestris, P. obovata*, *P. jezoensis* (Strand, 1946; Holzschuh, 1990 a; Martikainen, 2000; Olenici et al., 2018). Dospělci se vyznačují černými prvními 2 páry stehen (mohou být jen u báze), krovky mají jednolitou barvu (Bussler & Schmidt, 2008).

3.5 Antagonisté kůrovců

Nejdůležitějšími antagonisty kůrovců jsou ptáci, draví členovci, parazitoidi a houby (Keller et al., 2004; Wegensteiner et al., 2007; Wermelinger et al., 2012). Další méně významní přirození nepřátelé jsou entomopatogeny, mezi které se řadí například viry a mikrosporidie (Wegensteiner & Weiser, 1996; Reeve, 1997; Gilbert & Grégoire, 2003; Hedgren, 2004; Kenis et al., 2004; Hilszczanski et al., 2007; Holuša & Lukášová, 2017). Podle zjištěných studií antagonisté kolonizují stromy později než jejich kořist a zároveň stromy opouštějí rovněž později (Weslien & Regnander, 1992; Wermelinger, 2004). Některé v minulosti publikované výsledky Reeve (1997), stejně jako současné výzkumy naznačují, že antagonisté nezmenšují přemnožení kůrovců. Dynamika kůrovců je ovlivněna odolností stromů, a tudíž antagonisté mají jen nepatrný vliv na urychlení a eliminaci populací kůrovců (Holuša & Lukášová, 2017). Jejich přesný vliv na kůrovce není dosud přesně znám, jelikož se může u jednotlivých skupin lišit a je závislý na dalších ukazatelích (Reeve, 1997; Wermelinger, 2004; Wermelinger et al., 2013).

Patogeny

Komplex patogenů je v poslední době intenzivně studován, jelikož jsou kůrovci skupinou brouků s velkým ekonomickým významem a mohou způsobit, jak již bylo výše popsáno, hromadné škody na jehličnatých lesních porostech. Studium rozmanitosti a úlohy patogenů hmyzích škůdců souvisí s vývojem metod šetrných k životnímu prostředí za účelem udržení nízké hustoty škůdců v lesích a snížení škod (Takov et al., 2012).

V současné době je v Evropě známo několik patogenů kůrovců (Wegensteiner, 2004; Holuša et al., 2009; Holuša & Lukášová, 2017). Ačkoli druhové spektrum bylo intenzivně studováno, vliv na dynamiku populace kůrovců nebo jejich využití jako potencionálních nástrojů biologické kontroly kůrovců není přesně známo (Händel et al., 2003; Takov et al., 2011; Holuša & Lukášová, 2017). Dosavadní studie ukazují, že infekční hladina patogenu závisí na faktorech, jako jsou např. charakteristiky patogenu, jeho životní cyklus, hustota a imunita hostitele, vývojové zvláštnosti hostitele a další faktory (Wegensteiner, 2004; Takov et al., 2011).

První studie patogenů kůrovců byly zahájeny na počátku 20. století, kdy Fuchs (1915) popsal první prvoky, *Gregarina typographi* (Fuchs, 1915) vázané na *I. typographus* (Takov et al., 2011). Později několik dalších autorů studovalo patogeny kůrovců, např. Händel et al. (2003), Wegensteiner (2004), Yaman (2007) či Holuša et al. (2009).

U mikrobiálních chorob hmyzu patogeny napadnou jedince, množí se uvnitř těla a infikují dalšího jedince. Patogeny mohou být přenášeny horizontálně (kontaktem, pomocí vektoru) a vertikálně (od rodičů na potomky – přenos přes vajíčko) (Wegensteiner, 2004). Vývojový cyklus patogenů je často synchronizován s cyklem hostitele, což zajišťuje další úspěšné šíření (Massey, 1956; Rühm, 1956; Thong & Webster, 1973; Takov et al., 2011).

Patogeny mohou být nebuněčné i buněčné infekční organismy (Wegensteiner, 2004). Nová generace kůrovců se obvykle živí v požercích, kde dochází ke kontaktu s patogeny. Schopnost patogenů infikovat hostitele je druhově specifická. Virulentní patogeny zabíjejí svého hostitele velmi rychle po infekci. Infekce má lokální charakter a obvykle jen málo hostitelů přežije a slouží k přenosu infekce do nových požerků. Proto během studia velkého počtu živých hostitelů je prevalence patogenů nízká, s výjimkou případů, kdy jsou nalezena infekční ložiska. V tomto případě je míra infekce vyšší,

ale z důvodu mortality se prevalence patogenů v živých dospělcích snižuje (Takov et al., 2011).

Dlouhodobě se studuje vliv managementu na populaci lýkožrouta smrkového a s ním spojené patogeny. Předpokládá se, že intervence v lesních porostech je z dlouhodobého hlediska považována za jeden z významných faktorů vyvíjející tlak na populace *I. typographus*, kdy se patogeny nemají šanci příliš namnožit. Jak to ve skutečnosti přesně je, a jak velký vliv má management na patogeny kůrovců, není přesně potvrzeno.

Viry

Doposud jediný známý virus u *I. typographus* je ***Entomopoxvirus typographi*** (Poxviridae, Entomopoxvirinae), který se řadí do samostatného (E–typu) „seskupení" poxvirů (Weiser & Wegensteiner, 1994; Wegensteiner & Weiser, 1995; Wegensteiner, 2004). Onemocnění se rozvíjí pouze u dospělých jedinců, a to bez rozdílu pohlaví. Nezralé virové částice jsou oválné vezikuly uzavřené v husté dvojvrstvé membráně (Žižka et al., 2000). Zralé virové částice jsou oválné a obsahují obdélníkovou oblast jádra s elektronovým jádrem obsahující nukleoproteinová vlákna. Vyskytují se ve středním epitelu. Virové částice se uvolňují spolu s trusem, který zůstává v požerku, a tak se dostanou do kontaktu s dalšími dospělci (Weiser et al., 2000). Infekční hladina se pohybuje kolem 30 % (Weiser, 2002).

Houby

Většina entomopatogenních hub roste na povrchu svých hostitelů, kde se vytváří konidie. Jejich růst a vývoj je omezen vnějšími podmínkami prostředí a zejména vysokou vlhkostí nebo teplotou, která je důležitá pro sporulaci a klíčení spor.

Vývoj hub lze rozdělit do tří fází (Wegensteiner, 2004):

1) adheze a klíčení spor na povrchu hmyzu,
2) pronikání pokožkou do hemocoelu,
3) vývoj houby, který má obecně za následek mortalitu hmyzu, končící sporulací na povrchu jedince.

Hostitelská specifita entomopatogenních hub se značně liší, některé z nich infikují široké spektrum hmyzích hostitelů [např. *Beauveria bassiana* (Balsamo. – Criv.) infikuje až 100 různých druhů hmyzu] (Wegensteiner, 2004).

Beauveria bassiana (Ascomycota, Hypocreales) (Bałazy, 1962) je přirozeně se vyskytující a široce rozšířený přírodní patogen různých druhů škůdců (Gottwald & Tedders, 1983; Khan & Selman, 1984, 1987, 1988; Rodrigez & Pratissoli, 1990; Ardan, 1994; Padin et al., 1997). Konidie mohou vyvolat infekci buď prostřednictvím středního střeva hostitele, zažívacího traktu nebo dýchacího systému (Boucias & Pendland, 1998). Houba poté napadne tělo dospělce, replikuje se v hemocoelu hostitele a vytvoří vnější konidiospory (Shapiro–Ilan et al., 2003). Kromě toho má *B. bassiana* potenciál přetrvávat v prostředí a přenáší se horizontálně mezi dospělci (Godonou et al., 2000; Meikle et al., 2001; Trudel et al., 2007). Infekční hladina se pohybuje kolem 30 % (Grodzki & Kosibowicz, 2015).

Metschnikowia typographi (Ascomycota, Metschnikowiaceae) (Weiser, Wegensteiner, Händel, Žižka, 2003) byla popsána u dvou druhů kůrovců *I. typographus* a *I. amitinus* (Eichhoff, 1871) (Kleespies et al., 2017). Vřecka tohoto druhu byla popsána ze střední části střeva (Weiser et al., 2003; Kleespies et al., 2017). Tento druh není kultivovatelný na žádném médiu. *M. typographi* napadá především střední část střeva a vajíčka (Lachance, 2011; Kleespies et al., 2017). Mechanismus přenosu kvasinek není u kůrovců jasný, ale pravděpodobně dochází k přenosu orálním požitím spor (Kleespies et al., 2017). Infekční hladina se pohybuje kolem 10 % (Kleespies et al., 2017).

Podle nové taxonomie se mezi houby řadí také mikrosporidie. Jedná se o intracelulární eukaryotní parazity prakticky všech organismů. Vyznačují se výraznou strukturou spor s vychlípitelným vláknem sloužícím k šíření infekce a vysokou mírou genetické mutace (Vávra & Lukeš, 2013; Corradi, 2015; Han & Weiss, 2017; Corsaro et al., 2019). Mikrosporidie jsou vysoce závislé na svém hostiteli, zejména pokud se jedná o metabolické procesy či zásobní energii (Katinka et al., 2001; Williams et al., 2002; Keeling et al., 2010; Cuomo et al., 2012; Corsaro et al., 2019). U kůrovců jsou zastoupeny čtyři druhy mikrosporidií, jedná se o *Chytridiopsis typographi* (Weiser, 1954), *Larssoniella duplicati* (Weiser, Holuša, Žižka, 2006), *Nosema typographi* (Weiser, 1955) a *Unikaryon montanum* (Weiser, Wegensteiner, Žižka, 1998).

Chytridiopsis typographi (Microsporidia, Chytridiopsida) je široce rozšířena po celé Evropě (Purrini & Weiser, 1985; Wegensteiner & Weiser, 1996; Wegensteiner et al., 2015; Corsaro et al., 2019). Vyznačuje se tlustostěnnými kulovitými cystami naplněnými 16 nebo více kulovými sporami, které infikují epitel buněk středního střeva (Weiser, 1954a, b; Purrini & Weiser, 1984; Wegensteiner 2004). *C. typographi* má pravděpodobně vliv na délku života a letovou aktivitu kůrovců (Marden & Cobb, 2004; Wegensteiner et al., 2010). K nákaze jedince dochází pozřením spor spolu s potravou (Weiser, 1954a, b). Infekční hladina se pohybuje kolem 10 % (Purrini & Weiser, 1985; Wegensteiner & Weiser, 2004; Holuša, Weiser & Žižka, 2009).

Larssoniella duplicati (Microsporidia, Unikaryonidae) se nachází ve střevě, v Malpighických trubicích a ve vaječnících *I. duplicatus*. Ve středním střevě je patogenní infekce lokalizována v podélných a kruhových svalových vláknech po celé délce střeva. Infikováni jsou bez rozdílu samci i samice. Spory a vegetativní fáze se vyskytují v souvislých skupinkách v centrální části střeva. Infekce se šíří z tělní dutiny, v epitelu kolonizovaných buněk nejsou žádná infekční centra. Na infikovaných místech se spolu vyskytují jak zralé a zrající spory, tak i vegetativní stadia. V Malpighických trubicích se objevují malá vředovitá centra a spory infekce. Spory z infikovaných buněk epitelu opouštějí trávicí trakt spolu s trusem. Ve vaječníku najdeme ovarioly s nepatrnými skupinami spor, které dozrávají z choroboplodných zárodků (Weiser et al., 2006). Infekční hladina se pohybuje kolem 10–30 % (Lukášová & Holuša, 2013).

Nosema typographi (Microsporidia, Nosematidae) s dvoujadernými sporami se vyskytuje převážně v tukovém tělesu a Malpighických trubicích (Wegensteiner, 2004). Spory jsou vejčité s jednou vakuolou na jedné straně a s jádrem uprostřed (Weiser, 1955). Infekční hladina je nízká a většinou nepřekračuje 2 % (Wegensteiner & Weiser, 1996; Händel et al., 2003; Lukášová & Holuša, 2012).

Unikaryon montanum (Microsporidia, Unikaryonidae) se vyznačuje jednotlivými sporami, především v buňkách epitelu střeva, Malpighických trubicích a ovariích dospělců (Wegensteiner, 2004). Infekční hladina se pohybuje kolem 1 % (Weiser, 2002).

Prvoci

Entomopatogenní prvoci jsou jednobuněčné organismy, které se rozdělují na kmeny Rhizopoda, Apicomplexa, Microspora, Zoomastigina a Ciliophora. Vysoce patogenní formy se vyskytují u kmenu Microspora, které napadají hemocoel, různé tkáně a šíří

se intracelulárně. Většina prvoků nakazí svého hostitele přes trávicí trakt. Infekčním stadiem je obecně spora nebo cysta. Některé druhy zůstanou v zažívacím traktu a připojí se ke střední části epitelu nebo se spojí s trávicím traktem (např. gregariny). Jiné druhy pronikají do hemocoel a rozvíjejí se v buňkách různých tkání a orgánů (např. Apicomplexa a Microspora) (Wegensteiner, 2004).

Gregarina typographi (Eugregarinorida, Gregarinidae) (Fuchs, 1915) se vyskytuje ve střední části epitelu *I. typographus* (Wegensteiner, 2004). Vývojový cyklus trvá 10 – 11 dní a vývojová stadia trofozoit a gamont se vyvíjejí extracelulárně v trávicím traktu svého hostitele. Nejprve se sporozoiti přichytí a začnou se vyživovat. Sporozoit se skládá ze tří částí; epimerit, protomerit a deutomerit. Jakmile dojde k nasycení, pustí se část sporozoitu (protomerit a deutomerit) a odpadne. Vznikne tak gamont, dva gamonti se začnou pomalu spojovat, až vznikne syzygie, jednotlivé gamonty se úplně rozpustí a spojí se jejich DNA. Vznikne gametocysta, která je vyloučí spolu s trusem. Po vzniku nové generace potomstva (tedy cca 2 měsíce, ačkoli gametocysty mohou rovněž přezimovat), jsou gametocysty pozřené vhodným hostitelem a cyklus se opakuje (Weiser, 1954a, b; Tanada & Kaya, 1993; Wegensteiner et al., 2010). Nákaza jedince vzniká pozřením spor společně s potravou (Weiser, 1954a). Infekční hladina závisí na délce společného pobytu ve snubní komůrce, pohybuje se kolem 20 % (Lukášová & Holuša, 2015).

Životní cyklus ***Malamoeba scolyti*** (Amoebidae, Sarcomastigophora) (Purrini, 1980) probíhá ve dvou vývojových fázích. První fáze se vyvíjí ve střevě (kde se vyskytují velké améby) a vytváří trofozoity, kteří jsou kulatí, kuloví nebo široce elipsoidní. Trofozoiti ve střevě jsou jednojaderní, dvojjaderní a tetranuklidoví. Druhá parazitická fáze vytváří cysty v Malpighických trubicích, které jsou oválné a široce navikulární. Infekční hladina se pohybuje kolem 2 % (Purrini & Žižka, 1983).

Mattesia schwenkei (Apicomplexa, Neogregarinida) (Purrini, 1970) infikuje tukové těleso kůrovců. Vyskytuje se v podobě okrouhlých cyst s větším počtem jader, které se v průběhu svého vývoje dělí na jednotlivé kulovité buňky s jedním jádrem (Weiser, 1966). K přenosu *M. schwenkei* mezi jednotlivci dochází pouze kanibalismem nebo požitím části zemřelého infikovaného hostitele v místech žíru (Wegensteiner, 2004; Lukášová & Holuša, 2012). Mortalita *I. typographus* způsobená *M. schwenkei* se vyskytuje nejčastěji během období přezimování (Lukášová & Holuša, 2012). Infekční

hladina se na lokalitách výskytu tohoto patogenu pohybuje kolem 30 % (Lukášová et. al., 2012).

Menzbieria chalcographi (Apicomplexa, Neogregarinida) (Weiser, 1955) se na počátku vývojového cyklu vyskytuje jako kulovitá cysta obsahující 30 spor. Cysty napadají tukové těleso, v němž se rozpadají na protáhle vejčité až článkovité spory (Weiser et al., 2000; Weiser, 2002). Infekční hladina se pohybuje kolem 1 % (Yaman & Radek, 2012).

Predátoři

Mezi predátory kůrovců, kteří způsobují vysokou mortalitu se řadí mouchy (Dolichopodidae, Medeterinae) a draví brouci. Z řádu brouků mezi ně patří zástupci čeledi Nitidulidae – lesknáčkovití (*Epurea laeviuscula* Gyllenhal, 1827, *Epuraea angustula* Sturm, 1844), Tenebrionidae – potemníkovití (*Hypophloeus castaneus* Fabricius, 1790), Cleridae – pestrokrovečníkovití (*T. formicarius* Linnaeus, 1758), Rhizophagidae (*Rhizophagus depressus* Fabricius, 1792), Staphylinidae – drabčíkovití (*Placusa tachyporoides* Waltl, 1838, *Phloeonomus pussilus* Gravenhorst, 1806) a Histeridae – mršníkovití (*Plegaderus saucius* Erichson, 1834, *Plegaderus vulneratus* Panzer, 1797) (Christiansen & Bakke, 1988; Weslien, 1994; Lawson et al., 1997; Wermelinger, 2002, 2004; Kenis et al., 2004; Økland & Berryman, 2004; Fayta et al., 2005; Ryall & Fahrig, 2005; Feicht, 2006; Hulcr et al., 2006; Økland & Bjørnstad, 2006; Warzee et al., 2006; Hedgren, 2007; Hilszczanski et al., 2007; Johansson et al., 2007; Holuša & Lukášová, 2017).

Predátoři mají obecně širší spektrum druhů kořisti než parazitoidi. Mohou být efektivními antagonisty, protože mnoho druhů je v zimě mobilnějších a aktivnějších než jejich kořist. Stejně jako u parazitoidů je známo, že mnoho predátorů lokalizuje svou kořist pomocí semiochemikálií, tj. feromonů kůrovců (Kenis et al., 2004).

Biologie většiny predátorů je poměrně dobře zdokumentována (např. Eck, 1990a, b; Weslien & Regnander, 1992). Podle zjištěných studií se zdá, že přirození nepřátelé výrazně snižují šíření populací kůrovců (Weslien, 1992; Wermelinger et al., 2012). Interakce mezi kůrovci a přirozenými nepřáteli jsou však velmi složité (Seitner, 1924; Wermelinger et al., 2012).

Jako nejčastější predátoři jsou uváděni pestrokrovečníci, pestrokrovečník mravenčí – *Thanasimus formicarius* a *Thanasimus femoralis* (Bakke & Kvamme, 1981).

Oba druhy se živí jak larvami, tak dospělci kůrovců (Mills, 1985; Weslien, 1994; Hulcr et al., 2006). Podle zjištěných studií larvy *Thanasimus* spp. zkonzumují průměrně 47 (44–57) larev kůrovců (Gauss, 1954; Mills, 1985; Heidger, 1994; Herard & Mercadier, 1996; Dippel et al., 1997; Holuša & Lukášová, 2017). Experimentální studie ukázaly, že *T. formicarius* může redukovat populaci *I. typographus* o 18 % (Mills, 1985).

Nejvýznamnějším rodem predátorů u lupicovitých - Dolichopodidae je *Medetera*. Vliv lupicovitých na přežití hostitelů je kontroverzní. Bylo zjištěno, že úmrtnost kůrovců způsobená rodem *Medetera* je menší (Mills, 1986) a je nezávislá na hustotě těchto predátorů (Mills, 1985). Jejich hustota pod kůrou může dosáhnout až 10 larev na 100 cm^2 (Dippel et al., 1997) a způsobit 70–90 % mortalitu kořisti (Hopping, 1947; Nuorteva, 1959). Ze zástupců čeledi Lonchaeidae žije subkorticky pouze rod *Lonchaea* (Morge, 1963). Některé druhy čeledi Lonchaeidae, vyskytující se u jehličnanů, jsou obligatorními predátory, vyskytujícími se ve velkém počtu. Mohou se živit všemi vývojovými stadii kůrovců (Morge, 1967).

Larvy much zkonzumují průměrně 6 (5–10) larev kůrovců (Hopping, 1947; Nuorteva, 1959; Herard & Mercadier, 1996; Dippel et al., 1997). Dravé mouchy a brouci se vyskytují v sezóně později než kůrovci, nezávisle na jejich voltinismu a období letu (Wemelinger et al., 2012).

Vliv predátorů na kůrovce je obtížné kvantifikovat. Kvantifikace množství potravy predátorů v terénu je obtížná, protože predátoři mohou predovat nejen na studovaném kůrovci, ale také na jiných druzích podkorního hmyzu, včetně predátorů a parazitoidů (Mendel et al., 1990), čímž se snižuje celkový dopad přirozených nepřátel na populaci kůrovců. Predátoři vykazují pozitivní závislost na hustotě při nízkých hustotách kůrovců, ale při vyšších hustotách se stávají závislými na hustotě inverzně. Pro posouzení důležitosti přírodních nepřátel jako regulačních faktorů a vypracování strategií ke zvýšení jejich účinků je zapotřebí další studie (Kenis et al., 2004).

Fora et al. (2014) a Wermelinger et al. (2013) nezaznamenali žádné rozdíly v početnostech predátorů v závislosti na managementu. Několik autorů dospělo k závěru, že přirození nepřátelé nemají význam při regulaci populací kůrovců (např. Sachtleben, 1952; Bombosch, 1954; Faccoli, 2001), ale jiní tvrdí opak (např. Mendel, 1987).

Vliv managementu na predátory není v současné době intenzivně studován a nejsou známy jednoznačné dopady. Předpokládá se, že v porostech bez managementu je predátorů více než v managovaných porostech.

Parazitoidi

Většinu parazitoidů *I. typographus* reprezentují ektoparazitoidi larvální. Majoritní část larválních parazitoidů patří do řádu Hymenoptera, především čeledi Braconidae a Pteromalidae, ale také Ichneumonidae, Eurytomidae, Torymidae a Eupelmidae (Nuorteva, 1957; Hedqvist, 1963; Mills, 1983; Hedqvist, 1998). Nejběžnějším parazitoidem je polyfágní *Roptrocerus xylophagorum* (Ratzeburg) (Hedqvist, 1963; Samson, 1984; Sullivan et al., 1999; Pettersson et al., 2000). Dalšími běžnými larválními parazitoidy lýkožrouta smrkového jsou *Coeloides bostrichorum* (Giraud, 1872) *Rhopalicus tutela* (Walker, 1836) a *Dendrosoter middendorffii* (Ratzeburg 1848) (Bombosch, 1954; Krüger & Mills, 1990; Hougardy & Grégoire, 2001). Z blanokřídlého hmyzu lze mezi přirozené nepřátele zařadit parazitoidy čeledi Chalcididae (*Perniphora robusta* Ruschka, 1923) (Sokanowsky, 1936; Wichmann, 1954; Bouček, 1957; Prebble & Graham, 1957; Novák, 1960).

Druhová skladba parazitoidů závisí na druhu hostitelského stromu a na struktuře borky (Lawson et al., 1996; Wermelinger, 2004). Jak je všeobecně známo, parazitoidi naleznou svého hostitele pomocí optických, hmatových, vibračních, tepelných nebo čichových podnětů a jsou velmi citliví na změny teploty (Mills et al., 1991; Wermelinger, 2004; Wemelinger et al., 2012). Nejprve znehybní larvy nebo kukly vstříknutím jedu pomocí kladélka a posléze nakladou jedno vajíčko na paralyzovaného hostitele (Kenis et al., 2004).

Tomicobia seitneri (Ruschka, 1924) je častým endoparazitoidem dospělců *I. typographus*. Samice klade vajíčka do imag, ale i přesto se parazitovaní brouci dokáží zavrtávat pod kůru stromů a klást vajíčka. Plodnost se však v průměru sníží o 30 % (Sachtleben, 1952). Vysokou specificitu parazitoidů napadajících vajíčka a dospělce lze vysvětlit skutečností, že samice vosiček pravděpodobně lokalizují svého hostitele agregačním feromonem, jak bylo zjištěno u *T. seitneri* (Mills & Schlup, 1989; Faccoli, 2000). Zdá se, že druh *T. seitneri* je přítomen ve většině populací *I. typographus* a míra parazitismu se pohybuje od 20 do 100 % (Faccoli, 2000).

Ektoparazitoidi prokazují závislost na hustotě kůrovců pouze nad určitou hustotou hostitele. Studium vlivu všech přirozených nepřátel brouků v terénu je náročné. Parazitoidi jsou pravděpodobně ovlivněni lesnickým managementem, protože jsou specialisty na vysoké trofické úrovni (Weslien & Schroeder, 1999; Shaw & Hochberg, 2001; Hilszczański et al., 2005). Tento závěr však není obecně uznáván a uváděné výsledky jsou nejednoznačné nebo dokonce protichůdné. Například Bałazy (1966) uvádí, že lesnické zásahy snížily počet přirozených nepřátel *I. typographus* ve smíšeném lese, ale následující studie ve stejném regionu zjistila, že zásahy neovlivnily hustotu *I. typographus* (Mazur et al., 1996). Navíc v neintervenční zóně neovlivnili přirození nepřátelé reprodukční úspěch kůrovců (Komonen et al., 2011). Feicht (2004) zjistil, že infekční hladina parazitismu byla vysoká jak v lesích s intervencí, tak v přirozených lesích. Wermelinger et al. (2013) uvedli, že parazitoidi *I. typographus* byli v oblastech zasažených větrnou disturbancí hojnější než v oblastech bez disturbance.

Protichůdné výsledky mohou pocházet z rozdílných fází gradace *I. typographus*, tzn. zda se populace kůrovců vyvíjí na stromech stresovaných či se již posunula k napadání zdravých stromů. Početnost parazitoidů v lesích s intervencí či bez intervence také může záviset na dostupnosti doplňkových zdrojů potravy. Navzdory snížené diverzitě kvetoucích rostlin ve smrkových plantážích vyšších věkových tříd je i přesto přítomno několik druhů rostlin, které mohou během vegetačního období parazitoidům *I. typographus* poskytovat nektar a pyl. V těchto porostech je také na jehličnanech produkováno velkého množství medovice, kterou parazitoidi mohou rovněž konzumovat (Hougardy & Grégoire, 2000).

Existuje pouze jedna studie, která podporuje hypotézu, že přirození nepřátelé jsou v komerčních lesích s intervencí méně hojní než v lesích bez intervence (Weslien & Schroeder, 1999). Některé metody v této studii jsou však nejasné, a proto je daným výsledkům obtížné důvěřovat.

Podíl kůrovců a parazitoidů v porostech s intervencí a bez intervence byl podle studie Wermelinger et al. (2013) stejný. Podobně jsou známy studie, které dokazují, že sanační kácení napadených, ale ještě stále živých stromů, má jen velmi malý vliv. Je však nutno připustit, že načasování zásahu může snížit dopad antagonistů (Feicht, 2004; Hilszczanski et al., 2007; Wermelinger et al., 2012; Wermelinger et al., 2013).

Paraziti

Hlístice jsou hlavní skupinou parazitů kůrovců, ale mohou vytvářet i další typy vzájemných vztahů jako např. ektoparazitismus, endoparazitismus, komenzalismus či predace (Tenkáčová & Mituch, 1987). Nejčastěji vyskytujícími druhy hlístic vázaných na lýkožrouty rodu *Ips* jsou zástupci z řádů Diplogasterida, Rhabditida a Tylenchida. (Grucmanová et al., 2014). Velké množství hlístic má synonymní názvy, a to je jeden z problémů jejich dohledávání a popisování. Přestože byly hlístice studovány jako potencionální prostředek biologického boje proti hmyzím škůdcům, neexistuje mnoho publikací o hlísticích spojených s kůrovci v Evropě (Rühm, 1956, 1960; Bałazy 1966, 1968; Tenkáčová & Mituch, 1986, 1987, 1991; Takov et al., 2006; Nedelchev et al., 2008; Grucmanová et al., 2014).

Nejstarší popsaná hlístice, která napadá kůrovce je *Contortylenchus diplogaster* (v. Linstow, 1890). Hlístice vyskytující se na povrchu těla dospělců ve střední Evropě jsou např. *Bursaphelenchus eidmanni* (Ruhm, 1956), *Ektaphelenchus typographi* (Fuchs, 1930) nebo *Micoletzkya buetschlii* (Fuchs, 1915). Endoparazitické hlístice vyskytující se na území střední Evropy jsou zejména *Contortylenchus diplogaster* (v. Linstow, 1890, hemolymfa), *Cryptaphelenchus macrogaster* (Fuchs, 1937, Malpighické trubice), *Parasitorhabditis obtusa* (Fuchs, 1915, střevo) (Grucmanová & Holuša, 2013).

Hlístice, vyvíjející se uvnitř dospělců, se vyživují tělními tekutinami a můžeme je nalézt až u 50 % jedinců (Burjanadze & Goginashvili, 2009). Hlístice, vyskytující se na povrchu těla dospělců, lze zaznamenat mezi jednotlivými články těla, na křídlech a pod krovkami, kde se nachází ve shlucích. Ektoparazitické hlístice se vyživují zejména bakteriemi, houbami a dalšími mikroorganismy, které jsou na povrchu těla jedince (Cardoza et al., 2006).

Vývojový cyklus ektoparazitických hlístic probíhá v požercích kůrovců. Dospělci se zde spáří, nakladou vajíčka a líhnoucí se larvy poté vyhledají hostitele. Po dosažení dospělosti hostitele opouští, aby se mohli opět pářit.

Juvenilní stadium endoparazitických hlístic se nachází v požerku, kde se dospělci spáří a oplozená samice si vyhledává sama svého hostitele. Samice proniká do dospělce přes kutikulu a vývojový cyklus probíhá v tělní dutině imag. Vývojový cyklus hlístic a počet generací je s kůrovci synchronizován (Rühm, 1956; Massey, 1974; Thong & Webster, 1975; Grucmanová et al., 2014).

Při výskytu hlístic se předpokládá vliv na vývoj, plodnost, přežití a letovou aktivitu kůrovců (Nickle, 1963; Lieutier, 1981; Kaya, 1984; Tenkáčová & Mituch, 1986, Holuša & Lukášová, 2017). Endoparazitické hlístice navíc mechanicky poškozují orgány, tkáně a mění složení hemolymfy (Slankis, 1967; Thong & Webster, 1972, 1975).

Vliv lesnického managementu na entomopatogenní hlístice není znám.

4 Metodika

Celá práce je rozdělena na tři části podle studovaného druhu či rodu kůrovce/ů. U druhu *I. typographus* byla provedena nejdříve meta–analýza již zjištěných informací v rámci studované problematiky a poté byl proveden samotný terénní výzkum. Pro *I. duplicatus* a dřevokazy rodu *Trypodendron* bylo provedeno pouze terénní a laboratorní studium.

4.1 Vliv managementu na antagonisty *Ips typographus*

Meta–analýza

Vědecké studie o patogenech *I. typographus* byly získány prohledáváním databází Web of Science, Scopus, Google Scholar a dalších regionálních časopisů. Vyhledávání bylo provedeno pomocí klíčových slov „*Ips typographus*“, „management“, „pathogen“ a jejich kombinací. Z publikovaných rukopisů byly získány informace o nadmořské výšce, druhu lesního hospodářství, druhovém spektru patogenů a infekční hladině (Vanická et al., 2016).

Tab. 1 Studované lokality pro vliv managementu na patogeny *I. typographus*

Studované lokality	Management*	GPS souřadnice	Stát
Aigen–Schlägl	Ano	48,665 N, 13,973 E	AUT
Białowieża I	Ano	52,701 N, 23,886 E	POL
Białowieża II	Ano	52,739 N, 23,786 E	POL
Białowieża III	Ano	52,704 N, 23,899 E	POL
Białowieża IV	Ano	52,666 N, 23,759 E	POL
Białowieża V	Ano	52,670 N, 23,770 E	POL
Białowieża VI	Ano	52,727 N, 23,842 E	POL
Białowieża VII	Ano	52,683 N, 23,785 E	POL
Białowieża VIII	Ano	52,730 N, 23,831 E	POL
Block N71	Ne	41,860 N, 43,234 E	GEO
Block N78	Ne	41,839 N, 43,283 E	GEO
Block N79	Ne	41,873 N, 43,334 E	GEO
Borjomi	Ano	41,782 N, 43,494 E	GEO
Bystřice na Olší	Ano	49,601 N, 18,717 E	CZE
Combloux	Ano	46,470 N, 07,054 E	CHE
Edelwies	Ne	47,759 N, 15,056 E	AUT
Forêt de la Haute–Joux	Ano	47,157 N, 06,106 E	FRA
Grünau	Ano	47,767 N, 13,933 E	AUT
Horní Maršov	Ano	50,670 N, 15,813 E	CZE
Hubhof	Ano	48,392 N, 15,353 E	AUT
Hundsau I	Ne	47,779 N, 15,043 E	AUT

Studované lokality	Management*	GPS souřadnice	Stát
Hundsau II	Ne	47,778 N, 15,042 E	AUT
Hundsau III	Ne	47,777 N, 15,042 E	AUT
Chaux–des–Crotenay	Ano	47,098 N, 06,569 E	FRA
Jánské Koupele	Ano	49,733 N, 17,717 E	CZE
Kechkhobi	Ano	41,782 N, 43,469 E	GEO
Keprník	N	50,181 N, 17,116 E	CZE
Kobernaußer Wald I	Ano	48,088 N, 13,381 E	AUT
Kobernaußer Wald II	Ano	48,087 N, 13,381 E	AUT
Kobernaußer Wald III	Ano	48,088 N, 13,382 E	AUT
Kobernaußer Wald IV	Ano	48,088 N, 13,380 E	AUT
Kozlov	Ano	49,633 N, 17,504 E	CZE
Kreisbach	Ano	48,097 N, 15,629 E	AUT
Kremsmünster	Ano	48,086 N, 14,132 E	AUT
Lacelle	Ano	46,063 N, 02,400 E	FRA
Lambach	Ano	48,101 N, 13,872 E	AUT
Les Tenelles	Ano	46,024 N, 01,622 E	FRA
Libani	Ano	41,784 N, 43,462 E	GEO
Melk	Ano	48,240 N, 15,393 E	AUT
Millevaches	Ano	46,079 N, 02,144 E	FRA
Na Ztraceném, Ptačí potok	Ano	48,986 N, 13,502 E	CZE
Nasswald	Ano	47,737 N, 15,664 E	AUT
Nová Pec	Ne	48,784 N, 13,951 E	CZE
Ossiach	Ano	46,677 N, 14,003 E	AUT
Pec pod Sněžkou	Ne	50,703 N, 15,730 E	CZE
Prášily	Ne	49,107 N, 13,371 E	CZE
Pustá Polom	Ano	49,868 N, 18,006 E	CZE
Puy de Montchal	Ano	45,822 N, 03,476 E	FRA
Rothenburg	Ne	47,101 N, 08,233 E	CHE
Rothenburg Wald	Ano	47,113 N, 08,284 E	CHE
Rothwald	Ne	47,749 N, 15,084 E	AUT
Siedlce	Ano	52,188 N, 22,163 E	POL
Smrk Mt.	Ne	49,505 N, 18,378 E	CZE
St. Georgen/ Lavanttal	Ano	46,724 N, 14,954 E	AUT
Staré Oldřůvky	Ano	49,717 N, 17,609 E	CZE
Tamsweg	Ano	47,117 N, 13,629 E	AUT
Tamsweg, Salzburg	Ano	47,115 N, 13,849 E	AUT
Tösstock	Ne	47,306 N, 08,962 E	CHE
Treffen	Ano	46,674 N, 13,862 E	AUT
Tsagveri	Ano	41,794 N, 43,484 E	GEO
Václavovice	Ano	49,733 N, 18,350 E	CZE

Data, u kterých nebyl definován typ managementu lesních porostů, byla z analýz vyloučena. Pokud ve zdrojových datech chyběly informace, jako je např. nadmořská

výška, byly tyto informace získány na základě názvů studijních lokalit a souřadnic GPS (Tab. 1) (Vanická et al., 2016).

V počáteční analýze bylo shromážděno 219 rukopisů z databáze Scopus a 183 z databáze Web of Science. Po vyřazení článků, které postrádaly informace o typu managementu na studovaných lokalitách (management vs. bez managementu), bylo pro následnou analýzu využito pouze 10 publikací (Haidler et al., 2003; Händel et al., 2003; Wegensteiner et al., 2007, 2014, 2015; Holuša et al., 2009; Kereselidze et al., 2010; Lukášová et al., 2012, 2013; Lukášová & Holuša, 2015) (Tab. 2).

Do analýzy byly zahrnuty pouze údaje týkající se živých imag z lapačů, lapáků a stojících stromů. Lokality s managementem představovaly hospodářské lesní porosty, kde byla aplikována intenzivní a pravidelná sanace kácením stromů napadených kůrovci. Lokality bez managementu byly oblasti bez sanitárního kácení nebo jiných preventivních opatření proti kůrovcům. Na jedné lokalitě byly vybrány pouze kůrovcové stromy (přítomnost závrtových otvorů, drtinky, pryskyřice na kůře) (Lukášová et al., 2012). Oblasti bez managementu se běžně vyskytovaly v oblastech se striktním přístupem ochrany přírody, např. v národních parcích a přírodních rezervacích (Vanická et al., 2016).

Tab. 2 Základní informace o patogenech *I. typographus*, počtu analyzovaných lokalit a zdrojích dat zahrnutých do meta–analýzy.

Patogen	**Počet lokalit**		**Nadmořská výška**		**Celkový počet**	**Zdrojová**
	Management	Bez managementu	>600 m n.m.	≤600 m n.m.	**vypitvaných jedinců**	**data**
ItEPV	39	12	28	23	25 366	1, 2, 5, 6, 7, 9, 10
Gregarina typographi	48	16	35	29	30 854	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10
Chytridiopsis typographi	46	17	34	29	30 680	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10
Mattesia schwenkei	32	8	20	20	20 952	2, 6, 9, 10

[1] Haidler et al., 2003, [2] Händel et al., 2003, [3] Holuša et al., 2009, [4] Kereselidze et al., 2010, [5] Lukášová & Holuša, 2015, [6] Lukášová et al., 2012, [7] Lukášová et al., 2013, [8] Wegensteiner et al., 2007, [9] Wegensteiner et al., 2014, [10] Wegensteiner et al., 2015.

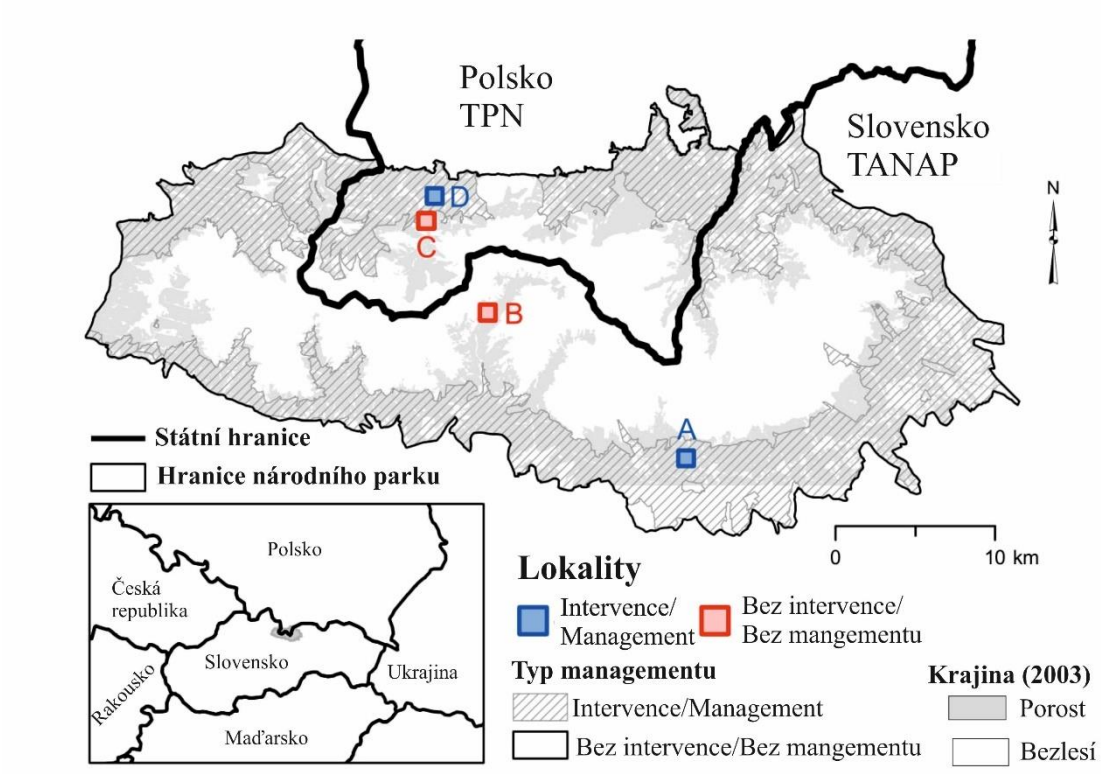
Z důvodu malého počtu lokalit a nízké infekční hladiny byly následující patogeny z analýz vyloučeny: *M. chalcographi*, *M. scolyti*, *N. typographi* a *U. montanum*. Analýza patogenů byla zaměřena na druhy s vyšší infekční hladinou, a proto byly zahrnuty pouze čtyři druhy: virus *ItEPV*, mikrosporidie *C. typographi*, gregarina *G. typographi* a neogregarina *M. schwenkei*. Pokud daná studie představovala víceletý výzkum, byly vypočteny průměrné infekční hladiny (Vanická et al., 2016).

Jelikož data o patogenech neměly normální rozdělení (stanoveno Shapiro–Wilkovým testem), byly v programu STATISTICA 12.0 provedeny neparametrické testy (Kruskal–Wallisův test). V rámci testů byly srovnány rozdíly v infekčních hladinách sledovaných patogenů *I. typographus* mezi smrkovými porosty s managementem a bez managementu (Vanická et al., 2016).

Vlastní výzkum

Vlastní výzkum byl proveden v národních parcích (TANAP, TPN) ve Vysokých Tatrách. Vysoké Tatry leží na hranici Slovenska (73 058 ha, tj. 77,6 % oblasti Vysokých Tater) a Polska (21 076 ha, tj. 22,4 % Vysokých Tater) (Grodzki et al., 2003). Oblast je nejvyšší částí Karpat a mnoho vrcholů přesahuje 2 000 m n.m. Nejdelší hřeben je dlouhý 26 km, ale vysokohorská vegetace zabírá pouze 341 km^2 (~40 % lokality). Přestože je oblast ovlivněna lidskou činností více než 100 let, přírodní lesy (bez zásahu) stále pokrývají přibližně 400 km^2 (Fleischer et al., 2017). Dominance smrku se pohybuje od 81 % v nízkých nadmořských výškách do 98 % ve středních nadmořských výškách (Bodziarczyk et al., 2019). V TANAPu (Tatranský národný park) se v posledních letech zastoupení smrku dramaticky snížilo a pohybuje se od ~25 % v nízkých až po ~40 % ve vysokých nadmořských výškách jako důsledek nedávných velkoplošných disturbancí (Konôpka et al., 2019).

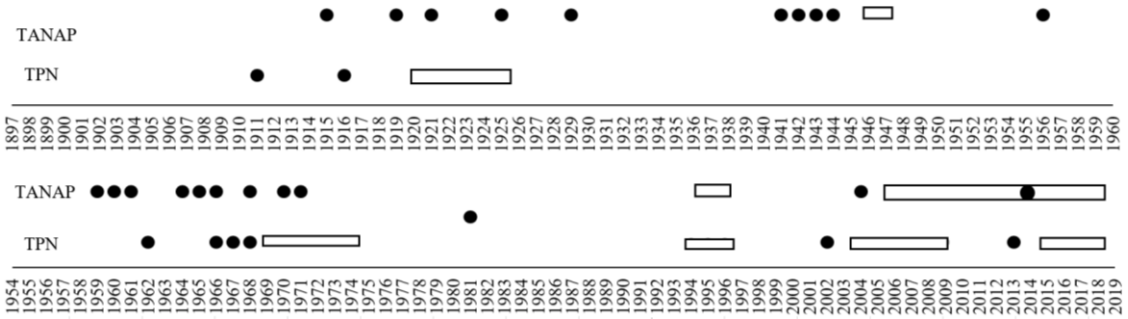
Oba národní parky byly v posledních 100 letech ovlivněny řadou velkých polomů (tj. poškození > 20 000 m^3 dřeva) a po některých z nich došlo k nárůstu populační hustoty *I. typographus* (Grodzki & Guzik, 2009; Koreň, 2015; Holeksa et al., 2016; Fleischer et al., 2017; Grodzki & Gąsienica Fronek, 2018), zejména za posledních 20 let. Protože TANAP leží na jižních svazích a TPN (Tatrzański Park Narodowy) leží na severních svazích pohoří, jsou oba parky ovlivněny různými větrnými událostmi (Obr. 1).



Obr. 1 Studijní lokality ve dvou národních parcích: TANAP (Tatranský národní park) a TPN (Tatrzański Park Narodowy) se nacházejí v Tatrách na hranici Slovenska a Polska. Lokality: A – Vyšné Hágy (intervence), B – Tichá Dolina (bez intervence), C – Potok Kościeliski (bez intervence) a D – Kiry (intervence).

Přemnožení smrkových kůrovců v TANAPu

Smrkové lesy v Tatrách byly v posledních 20 letech zasaženy dvěma hlavními událostmi spojenými s větrem a vedoucími k dlouhodobému přemnožení *I. typographus*. Větrná smršť Alžběta (listopad 2004) poškodila více než 2 500 000 m^3 lesa (hlavně smrkových lesů) a 12 600 ha v TANAPu (Némethy et al., 2018) (Obr. 2). Po této neočekávané události následovalo bezprecedentní namnožení *I. typographus*, během nichž se mortalita stromů vyvolaná kůrovcem rozšířila k hranici lesa (1 500 – 1 650 m n.m., Potterf et al., 2019) a zasáhla/narušila více než 70 km^2 dospělého, většinou přírodního smrkového lesa (*P. abies*) i modřínu (*L. decidua*) (Fleischer et al., 2016). Kůrovcová gradace trvá již více než 10 let (Obr. 2), přičemž během této doby bylo zpracováno až 19 milionů m^3 dřeva.



Obr. 2 Výskyt větrných disturbancí, kdy bylo poškozeno >20 000 m^3 dřeva (tečky), a přemnožení *I. typographus* (pásky) v TANAPu a TPN v letech 1897 až 1960 (horní časová linie) a v letech 1954 až 2018 (dolní časová linie).

V květnu 2014 zasáhla větrná bouře Žofia Vysoké Tatry (Gubka et al., 2014; Kunca et al., 2014). Objem poškozeného dřeva byl odhadnut na 5 milionů m^3, přičemž 67 % škod bylo rozptýleno po celém regionu a 33 % škod bylo soustředěno ve velkých plochách (Kunca et al., 2014). Vítr v letech 2004 a 2014 spolu s přemnožením *I. typographus* způsobily 90% pokles lesnaté plochy, tj. 90 % bývalé zalesněné oblasti TANAP je v současné době odlesněno nebo je pokryto lesními porosty mladšími než 10 let (Gubka et al., 2014; Konôpka et al., 2015). Jak naznačuje rostoucí množství vytěženého dřeva spolu se zvyšujícím se počtem dospělců *I. typographus* odchycených ve feromonových lapačích v intervenční i neintervenční zóně v celém TANAPu, vítr v roce 2014 opětovně nastartoval gradaci *I. typographus* (Obr. 2).

Přemnožení I. typographus v TPN

V říjnu a listopadu 2002 silný vítr poškodil v TPN ~45 000 m^3 smrkových porostů na ploše více něž 3 000 ha. Více než 350 ha smrkových lesů bylo zcela zničeno. Rozlámání nebo vyvrácení stromů poskytlo dostatek vhodného materiálu pro *I. typographus* ve východní části TPN. Rozsáhlá mortalita stromů vyvolaná kůrovcem začala v roce 2004 (Grodzki et al., 2010; Sproull et al., 2017) a byla umocněna po větrném polomu v roce 2007 (Grodzki & Guzik, 2009).

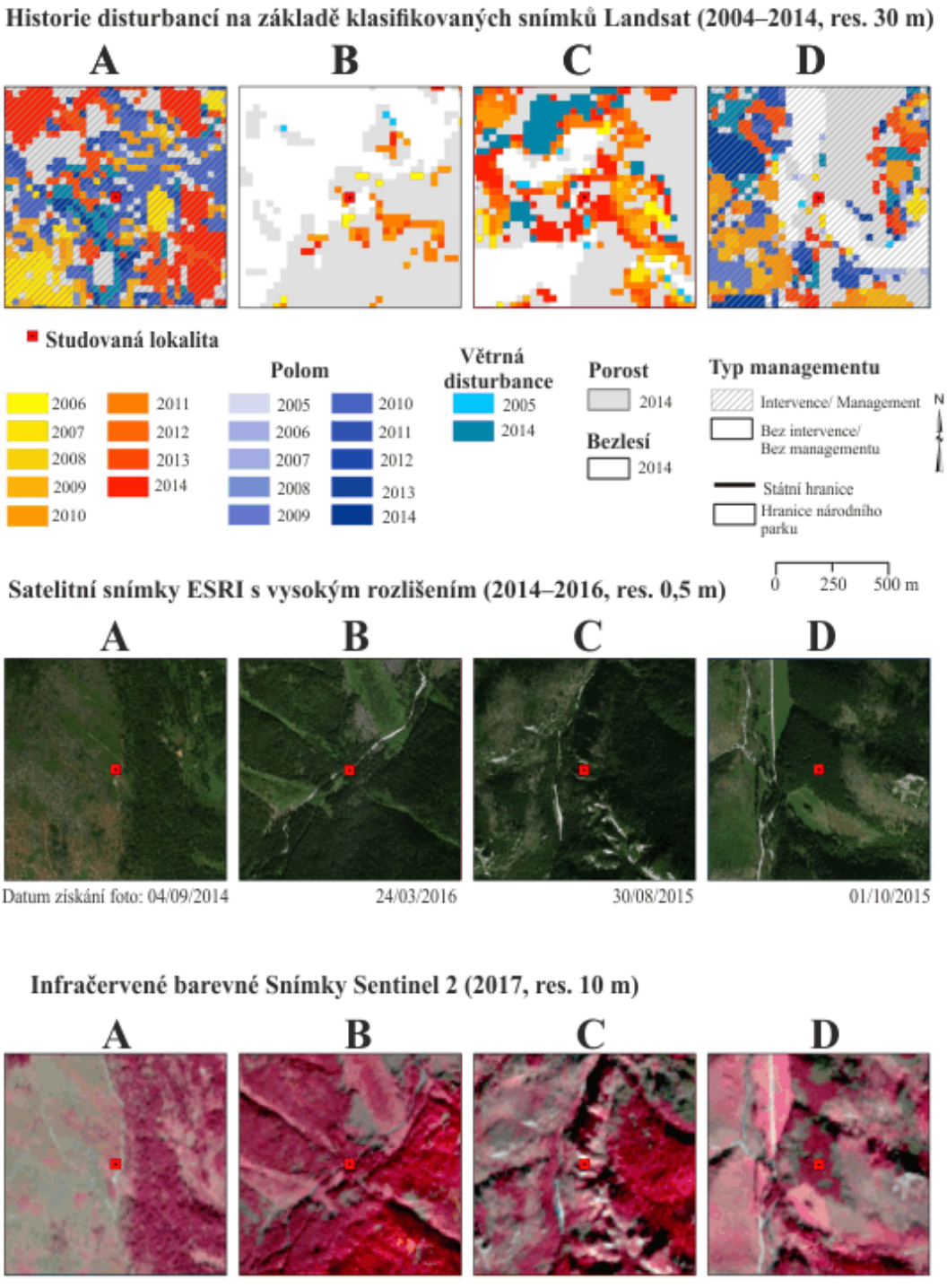
Koncem roku 2013 zasáhla Kościeliskou dolinu větrná disturbance, která zasáhla jak intervenční, tak neintervenční zóny lesů. Padlé a zlomené stromy byly v roce 2014 odstraněny ze zásahové zóny, ale nikoliv z neintervenční zóny. Od roku 2015 se počet stromů napadených *I. typographus* v intervenční zóně zdvojnásobil a v neintervenční zóně ztrojnásobil (Grodzki & Gąsienica Fronek, 2017, 2018).

Historie přístupů k obhospodařování lesů

Zřízení národních parků (TANAP v roce 1949 a TPN v roce 1954) vedlo k zásadním změnám ve využívání krajiny v krajinném měřítku. Způsob lesnického hospodaření a zonace intervenčních zón se v posledních desetiletích také několikrát změnil. Tyto změny ovlivnily rekreační hodnoty, cestovní ruch, vodní režimy, ochranu stanovišť, těžbu dřeva a mnoho souvisejících ekosystémových služeb (Fleischer et al., 2017).

Od poloviny 90. let 20. století se na přibližně 30 % lesů TANAP aplikuje přístup bez intervence (Koreň, 2015). Do roku 2012 byla však povolena výjimečná opatření na kontrolu škůdců s různou intenzitou, kdy byla v několika částech zakázána těžba (Ministerstvo životního prostředí Slovenské republiky, 2012; Havašová et al., 2017). Od roku 2004 (Obr. 3) jsou v intervenční oblasti (ale nikoliv v oblasti bez intervence) evidovány napadené kůrovcové stromy, což v oblasti intervence vytvořilo rozsáhlé holiny. Od roku 2012 byly povoleny feromonové lapače pro monitorování počtu imag *I. typographus,* nikoliv však pro obranu.

Na celkem 71 % TPN je důsledně dodržován bezzásahový režim (Obr. 3) a povoleno je pouze monitorování škůdců (Grodzki & Gąsienica Fronek, 2017). Na zbývající části TPN je částečně zasahováno, což umožňuje sanitární těžbu a rozmístění feromonových lapačů, ale je zakázáno použití insekticidů (Grodzki et al., 2003; Grodzki et al., 2006). Po roce 2013 byla velká část lesů, včetně lesů ve studované oblasti, definována jako oblast bez intervence, bez ohledu na správu jednotlivých oblastí (Grodzki & Gąsienica Fronek, 2017, 2019).



Obr. 3 Historie disturbancí čtyř studijních lokalit (A, B, C a D) na základě snímků Landsat (2005–2014; horní řada), satelitních snímků ESRI s vysokým rozlišením (2014–2016; střední řada) a infračervených barev Snímků Sentinel 2 (2017; spodní řádek; zdravá vegetace je červeně, napadené stromy a holiny jsou šedé). Každý obrázek představuje oblast 1 x 1 km kolem vyznačené lokality studie. A a D jsou lokality s intervencí, B a C jsou lokality bez intervence. Umístění čtyř studijních lokalit je uvedeno na Obr. 1.

Studijní lokality

Výzkum byl proveden v Tatrách v letech 2014–2017. V každém ze dvou národních parků byly vybrány čtyři studijní lokality, jedna v oblasti intervence a druhá v oblasti bez intervence (Obr. 4, Tab. 3). V TANAPu (Slovensko) byla lokalita bez intervence umístěna v centru oblasti bez zásahu, tj. 6 km od intervenční oblasti a studované lokality. V TPN (Polsko) byly lokality s intervencí a bez intervence 2 km od sebe (Obr. 1, Obr. 3, Tab. 3).

Tab. 3 Základní informace o vybraných lokalitách (TANAP – Tatranský národný park, TPN – Tatrzański Park Narodowy).

Název lokality	Národní park	Typ řízení	Nadmořská výška (m n.m.)	Souřadnice
Vyšné Hágy	TANAP, Slovensko	Intervence (management)	1 305	49,1255N, 20,1005E
Tichá Dolina	TANAP, Slovensko	Bez intervence (bez managementu)	1 115	49,2007N, 19,9244E
Potok Kościeliski	TPN, Polsko	Bez intervence (bez managementu)	1 100	49,2497N, 19,8650E
Kiry	TPN, Polsko	zásah*	980	49,2639N, 19,8709E

* intervence byla použita až v roce 2014.

Vybrané lesní porosty byly starší >100 let se zastoupením smrku *P. abies* (> 90 % základní lokality) (Obr. 4). Věkové složení a složení dřevin bylo u všech čtyř lokalit podobné.

Historie disturbancí všech čtyř lokalit je znázorněna na Obr. 2. Neintervenční lokality [Obr. 4 A – Tichá Dolina (bez intervence), C – Potok Kościeliski (bez intervence)] jsou charakterizovány větrnými disturbancemi (2004, 2014) a gradací *I. typographus* počínaje rokem 2006, na lokalitách bez intervence nebyla provedena žádná těžba dřeva ani sanitární těžba. Naproti tomu na lokalitách s intervencí [Obr. 4 B – Vyšné Hágy (intervence), a D – Kiry (intervence)] byly větrné polomy napadené kůrovcem postupně asanovány. Po roce 2014 se oblast napadená kůrovci rozšířila i na studijních lokalitách (šedá oblast v B, C a D ve spodním řádku na Obr. 3). V rámci výzkumu byly provedeny dva experimenty, jeden v TANAPu a jeden v TPN, experimenty se lišily, protože zákonná omezení nejsou v obou parcích jednotná.

Obr. 4 Neintervenční (vlevo) a intervenční (vpravo) studijní lokality v TANAPu (Tatranský národní park, Slovensko) (nahoře) a TPN (Tatrzański Park Narodowy, Polsko) (dole): A – Tichá Dolina, B – Vyšné Hágy, C – Potok Kościeliski a D – Kiry.

Experiment I (TANAP)

Z důvodu zákazu těžby napadených kůrovcových stromů na lokalitě bez intervence byly pro studium vztahů mezi početností, vývojem a přirozenými nepřáteli *I. typographus* použity smrkové výřezy. Výřezy byly každý rok vytvořeny ze čtyř smrkových stromů podobných rozměrů, byly zdravé, bez napadení *I. typographus* a pocházely z nejbližšího zdravého porostu v intervenční zóně (49,1280 N, 19,8970 E). Výřezy měly průměr 30,5 cm ± 6,2 cm (průměr ± SE) a délku 1 m. Jednotlivé řezy byly namazány voskem, aby se zabránilo vysychání.

Každoročně v letech 2014–2017 bylo na každé lokalitě [Vyšné Hágy (intervence), Tichá Dolina (bez intervence)] umístěno 10 nových smrkových výřezů (s rozestupy 10 m). Aby byl vyloučen vliv mikrohabitatu na parazitoidy (Feicht, 2004; Hilszczański et al., 2007), byly výřezy umístěny na otevřené ploše ~30 m stromů napadených

I. typographus. Výřezy byly rozmístěny každý rok v polovině dubna před letovou aktivitou *I. typographus* a hodnocení probíhalo vždy v polovině srpna.

K vyhodnocení vývoje *I. typographus* a jeho antagonistů byly použity nože a sekery, kterými byly smrkové výřezy odkorněny. U *I. typographus* byl zaznamenán počet a délka matečných chodeb, počet vajíček nakladených jednou samicí a počet jedinců v každé vývojové fázi (vajíčka, larvy 1. až 3. instaru, kukly, žlutí brouci, imaga). Rovněž byl zaznamenán počet larev, kukel nebo zámotků zástupců čeledí Braconidae a Pteromalidae a počty larev a dospělců much (Diptera: Lonchaidae, Dolichopodidae), pestrokrovečníků rodu *Thanasimus* (Coleoptera) a počty dalších predátorů. Zaznamenány byly také všechny ostatní druhy kůrovců nalezené na studovaných lokalitách (Tab. 4). Pro detekci patogenů byla studována všechna nalezená imaga matečných brouků *I. typographus,* kteří byli umístěni do zkumavek typu Eppendorf obsahujících mokrou gázu (pro udržení 100 % relativní vlhkosti) a byly skladovány při –4°C.

Za účelem analýzy patogenních organismů byli dospělci lýkožroutů pitváni pomocí chirurgických pinzet. Střevní orgány dospělců byly prohlíženy pod světelným mikroskopem Nikon Eclipse–Ci při zvětšení 100–400x.

Analýza dat experimentu I

Pro analýzu populací *I. typographus* byly použity pouze údaje s výskytem stadia larev 3. instaru v požerku. Požerky s ranými stadii (vajíčka a jedinci L1, L2) patřily pravděpodobně k přerojené populaci (Fleischer et al., 2016). Tyto výsledky by ovlivňovaly analýzy, protože by snižovaly procenta parazitace a zvyšovaly populační hustoty. V Tab. 4 jsou uvedeny zjištěné parametry populace a proměnné použité v dalších analýzách.

Tab. 4 Přehled proměnných použitých při analýze dat v experimentu I. (Parametry zaznamenané při analýze smrkových výřezů jsou vytučněny; It – *I. typographus*).

Proměnná	Popis výpočtu	Použito pro analýzu RDA
Reprodukční úspěch *I. typographus*	počet nově vylíhlých samic na matku (tj. na matečnou chodbu), celkový počet potomků byl rozdělen na půl, protože se předpokládal poměr pohlaví 1: 1 (Annila, 1971)	Ano
***Dryocetes* sp. (m^2)**	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ne**

Proměnná	Popis výpočtu	Použito pro analýzu RDA
Vajíčka nakladená jednou samicí	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ne**
G. typographi (%)	procento počtu infikovaných na jednu lokalitu	Ano
C. typographi (%)	procento počtu infikovaných na jednu lokalitu	Ano
ItEPV (%)	procento počtu infikovaných na jednu lokalitu	Ano
M. schwenkei (%)	procento počtu infikovaných na jednu lokalitu	Ano
***I. amitinus* na m^2**	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Délka larválních chodeb (mm)	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Délka matečných chodeb *I. typographus* (mm)	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Hlístice – mimostřevní (%)	procento počtu infikovaných na jednu lokalitu	Ano
Hlístice – střevní (%)	procento počtu infikovaných na jednu lokalitu	Ne
Počet vajíček *I. typographus* na m^2	vypočteno jako průměr na smrkový výřez	Ano
Počet vajíček v požerku *I. typographus*	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Počet matečných chodeb *I. typographus* na m^2 kůry	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Počet larev *Thanasimus* na m^2	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Počet larválních chodeb na počet matečných chodeb	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Další predátoři Coleoptera (Histeridae, Monotomidae, Nitidulidae, Staphylinidae)	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Parazitismus (%)	vypočteno jako procento dospělců *I. typographus* ve všech stadiích s parazitoidy, tj. parazitoidními larvami na larvách kůrovce nebo mimo něj a parazitoidními kokony, kukly a dospělci jako průměr	Ano
***Pityogenes chalcographus* na m^2**	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ne**
Počet larev Diptera na m^2	**vypočteno jako průměr na smrkový výřez**	**Ano**
Produkce *I. typographus* na m^2 kůry	počet *I.t.* uniklých přirozeným nepřátelů, nebo vnitrodruhové konkurenci	Ano
Produkce na m^2 kůry	počet *I.t.* uniklých přirozeným nepřátelů, nebo vnitrodruhové konkurenci na smrkový výřez	Ne
Larvy *Raphidioptera* (m^2)	**vypočteno jako průměr (± SE)**	**Ne**
Poměr pohlaví *I. typographus*	poměr počtu matečných chodeb a počtu rodin na smrkový výřez	Ano
***Tetropium* sp. (m^2)**	**vypočteno jako průměr (± SE)**	**Ne**

Jelikož data neměla normální rozdělení (Shapiro Wilkův test), byl pro porovnání proměnných mezi roky a lokalitami použit Kruskal–Wallisův test v programu Statistica 12.0 (proměnné jsou uvedeny v Tab. 4).

Variabilita závislých proměnných ve vztahu ke dvěma vysvětlujícím proměnným (rok a typ managementu: intervence nebo bez intervence) byla vypočtena analýzou redundance (RDA) v Canoco 5.0 (Ter Braak & Šmilauer, 2012) (Tab. 4). Data byla log–transformována, vycentrována a standardizována. Statistická významnost byla vyhodnocena permutačními testy Monte Carlo (s 499 permutacemi). Následně byly použity biploty *t*– hodnoty se samostatnými nezávislými proměnnými pro ilustraci významných závislostí.

Experiment II (TPN)

Experiment II byl podobný experimentu I, ale smrkové výřezy v tomto případě použity nebyly, jelikož nebyly v TPN povoleny. Byly proto využity přirozeně vyvrácené nebo zlomené stromy [pouze jeden za rok na každé ze dvou lokalit, tj. na lokalitách Potok Kościeliski (bez intervence) a Kiry (intervence) Obr. 4]. Pro každý vyvrácený strom (DBH: 31,57 cm ± SE 10,77) byly analyzovány čtyři sekce. Šířka sekce (podél podélné osy stromu) byla ~0,5 m a délka byla rovna jedné polovině obvodu kmene. Sekce byly umístěny (1) 0,5 m od paty kmene stromu; (2) uprostřed mezi patou a spodní částí koruny; (3) u základny koruny a (4) ve středu koruny (Grodzki, 2007). Z důvodu analýzy pouze čtyř stromů z různých částí studované lokality je součástí výzkumu pouze popisná statistika bez statistické analýzy (Tab. 10). Počty brouků *I. typographus*, počet predátorů a výskyt patogenů byly hodnoceny podle experimentu I.

4.2 Mikrosporidie *Larssoniela duplicati* u *Ips duplicatus*

Patogeny *I. duplicatus* byly studovány na 21 lokalitách; čtyři v České republice, pět v Rumunsku, osm v Polsku a čtyři ve Švédsku. Nadmořská výška studovaných lokalit se pohybovala mezi 229 a 1 009 m n.m. (Tab. 5). Dospělci byli v letech 2011–2016 odchytáváni pomocí feromonových lapačů Theysohn® (Theyson Kunststoff. GmbH, Německo), Intercept® (pouze v Rumunsku) a byly navnaděny feromonovými odparníky ID Ecolure® (FYTOFARM Group s.r.o., Slovensko), Pheagr IDU® (Sci– Tech, s.r.o., Česká republika), Duplodor® (Chemipan, Polsko) nebo experimentální návnadou

(Rumunsko) (Duduman, 2014) (Tab. 5). Ve všech použitých feromonech byl hlavní složkou vždy E–myrcenol, hlavní složka agregačního feromonu *I. duplicatus* (Byers et al., 1990). Feromonové odparníky se měnily po 10 týdnech. Brouci byli z každé lokality odebráni pouze v jednom nebo dvou letech (Zimová et al., 2019).

Tab. 5 Základní informace o studijních lokalitách, kde byli odebráni brouci *I. duplicatus* a studovány patogeny. Země jsou označeny následovně: Švédsko (SWE), Polsko (PL), Česká republika (CZ), Rumunsko (RO). V lapači byly použity různé feromonové odparníky: ID Ecolure®, Duplodor®, Pheagr IDU® a v Rumunsku experimentální odparník (exp. návnada) (Duduman, 2014).

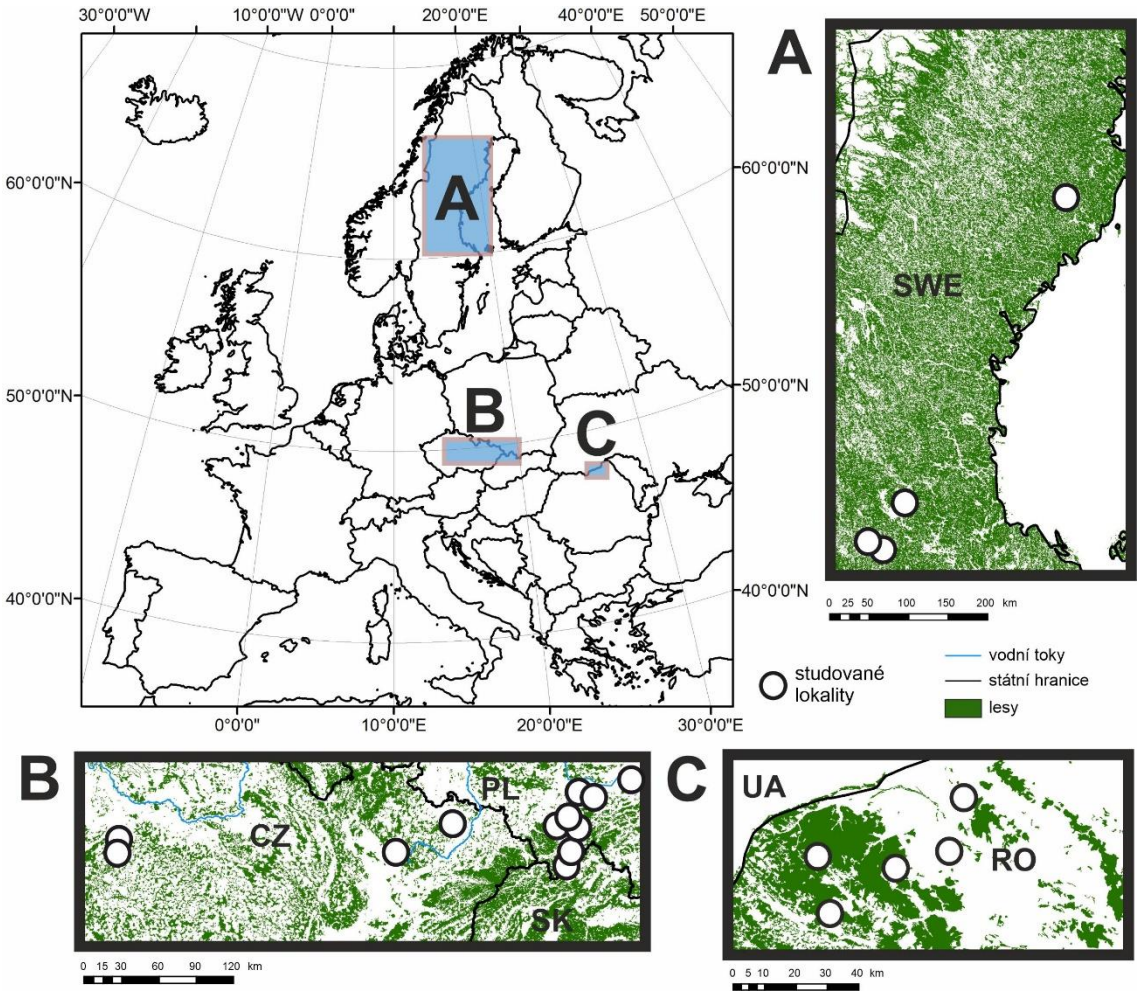
Lokalita	Stát	GPS souřadnice		Rok sběru	Typ feromonu	Nadmořská výška (m n.m.)
		N	E			
Nås	SWE	60,467	14,500	2014	ID Ecolure	232
Siljansfors	SWE	60,973	15,057	2014	ID Ecolure	324
Vansbro	SWE	60,522	14,238	2014	ID Ecolure	229
Vindeln	SWE	64,200	19,783	2014	ID Ecolure	291
Petkówka	PL	49,733	19,233	2015; 2016	Duplodor	668
Rajcza	PL	49,766	19,233	2015; 2016	Duplodor	646
Romanka Górna I	PL	49,580	19,224	2016	Duplodor	829
Romanka Górna II	PL	49,933	19,398	2015	ID Ecolure	1 009
Sopotnia Dolna	PL	49,935	19,466	2015	ID Ecolure	953
Tokarnia	PL	49,983	19,983	2015	ID Ecolure	688
Ujsoły	PL	49,750	19,200	2015; 2016	Duplodor	859
Złatna	PL	49,483	19,166	2015	ID Ecolure	638
Hlubočky	CZ	49,692	17,414	2013	ID Ecolure	382
Jílové u Prahy I	CZ	49,886	14,505	2016	Pheagr IDU	354
Jílové u Prahy II	CZ	49,916	14,507	2016	Pheagr IDU	457
Pustá Polom	CZ	49,851	18,024	2014	ID Ecolure	454
Calafindești	RO	47,851	26,145	2011	exp. lure	497
Ionu	RO	47,613	25,481	2013	exp. lure	1 080
Solca	RO	47,700	25,796	2013	exp. lure	625
Sucevița	RO	47,776	25,481	2013	exp. lure	605
Todirești	RO	47,712	26,032	2013	exp. lure	415

Dospělci byli odebíráni od začátku května do konce srpna. Na každé studované lokalitě byly feromonové lapače umístěny 1,5 m nad zemí a přibližně 15–20 m od smrkového porostu, který byl starší 30 let. Všechny lesní porosty na studijních lokalitách byly tvořeny mozaikou stromů všech věkových skupin (Zimová et al., 2019).

Odchycená imaga byla umístěna do zkumavek Eppendorf s kouskem vlhké gázy k zachování vlhkosti. Zkumavky byly uchovávány zmražené, dokud nebyli dospělci vypitváni (Zimová et al., 2019).

Každý dospělec byl identifikován do druhu (Brus et al., 2012) a poté byli pitváni všichni zástupci *I. duplicatus* (bylo sledováno střevo, Malpighické trubice, gonády a tukové těleso). Získané tkáně byly prohlíženy pod světelným mikroskopem (Nikon Eclipse 50 Ni, Nikon Instruments Inc., Melville, NY, USA) při zvětšení 40 × až 400 × pro stanovení přítomnosti *L. duplicati* (oválné spory dvou velikostí 3–3,5 × 1,5–2 × a 2–2,5 × 1,5 ve střevní svalovině) a dalších patogenů a hlístic.

Údaje týkající se rozšíření jehličnatých lesů na studijních lokalitách byly získány z publikace Brus et al. (2012) a upraveny pomocí Corine Land Cover. Program ArcMap 10.0 (ESRI, Redlands, CA, USA) byl použit k vytvoření Obr. 5, který ukazuje rozmístění studovaných lokalit (Zimová et al., 2019).



Obr. 5 Studijní lokality (kroužky) v Evropě, kde byli v letech 2011–2015 odchytáváni lýkožrouti severští v lesích (zelená).

Základní statistické analýzy byly provedeny v programu Statistica 13.1 (software Dell, Austin, TX, USA). Pro stanovení normality infekčních hladin byl použit Shapiro Wilkův test. Wilcoxonův párový test byl vybrán ke srovnání infekční hladiny mezi pohlavími (procenta infikovaných samců vs. samic) (Zimová et al., 2019).

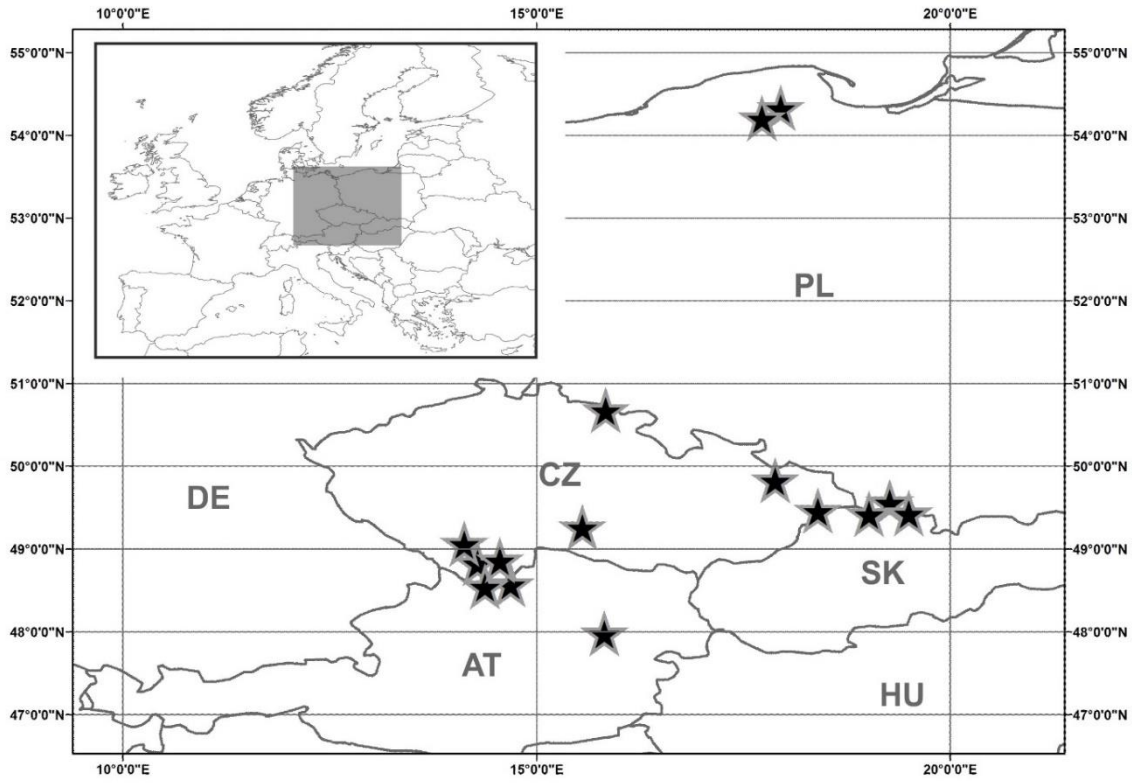
Podrobné analýzy byly provedeny v programu SAM 4.0 (Rangel et al., 2010), vypočítáno bylo Moranovo I, pro vyhodnocení prostorové autokorelace závislé proměnné (infekční hladiny *L. duplicati*) (Zimová et al., 2019).

Posuzovaly se vztahy mezi infekční hladinou *L. duplicati* a následujícími nezávislými proměnnými: nadmořská výška, zeměpisná šířka (severo–jižní gradient), zeměpisná délka (východo–západní gradient), infekční hladiny patogenu *C. typographi* a parazitismu hlístic uvnitř střeva a v hemolymfě, počet odchycených a vypitvaných imag lýkožroutů severských a rok (doba sběru imag). Pro regresní analýzu závislosti infekční hladiny na nezávislých proměnných byly infekční hladiny transformovány na arcsin druhou odmocninu, aby bylo dosaženo normality. Analýzy interakce mezi studovanými nezávislými proměnnými ukázaly multikolinearitu pro zeměpisnou délku (VIF = rozptylný inflační faktor > 2), což byla proměnná, která popisovala gradient východ–západ v oblasti přemnožení *I. duplicatus*. Zeměpisná délka tedy nebyla dále analyzována.

Některé nezávislé proměnné nebyly významné, proto do konečného modelu byly vybrány proměnné na základě AICc (Akaike informační kritérium s korekcí pro malé velikosti vzorku), jak bylo implementováno v SAM. V dalších analýzách *L. duplicati* bylo použito sedm nezávislých proměnných: zeměpisná šířka (gradient sever–jih), infekční hladiny mikrosporidie *C. typographi*, parazitismus střevními hlísticemi, parazitismus hlísticemi v hemolymfě, nadmořská výška lokality, počet odchycených a vypitvaných dospělců *I. duplicatus* na lokalitě a rok sběru imag (Zimová et al., 2019).

4.3 Hlístice a mikrosporidie u dřevokazů rodu *Trypodendron*

Jednotlivé druhy dřevokazů byly studovány na devíti lokalitách v České republice, pěti lokalitách v Polsku a jedné lokalitě v Rakousku (Obr. 6). Dospělci byli odchyceni pomocí feromonových lapačů Theysohn® navnaděných odparníky Linoprax®, Trypodor® nebo XL Ecolure® (Tab. 6).



Obr. 6 Lokality, na kterých byly studovány patogeny u dřevokazů rodu *Trypodendron*.

Lapače byly umístěny do lesních porostů nebo, jako na rakouské lokalitě, poblíž lesního porostu počátkem března a byly kontrolovány v týdenních intervalech do konce června v letech 1998, 2010 a 2011. Získaní dospělci byli po jednom umístěni do mikrotestovacích zkumavek Eppendorf s kouskem mokré gázy pro udržení 100% relativní vlhkosti. Imaga ze všech lokalit kromě Rakouska, byla okamžitě zmrazena a skladována při –10 °C, dokud nebyla pitvána. Dospělci z lokality v Rakousku byli pitváni bezprostředně po sběru nebo byli skladováni maximálně 8 dnů při 4 °C (Wegensteiner et al., 2016).

Každý dospělec byl determinován do druhu a pitván odstraněním celého střeva spolu s částmi svalů, tukového tělesa, Malpighických trubic a gonád (Wegensteiner et al., 1996). Tkáň byla poté prohlížena pod světelným mikroskopem při 40 až 400násobném zvětšení (Wegensteiner et al., 2016).

Tab. 6 Základní informace o dospělcích dřevokazů rodu *Trypodendron* spp., ve kterých byly studovány patogeny. A = Rakousko; CZ = Česká republika; PL = Polsko; *T. la*, *T. li*. a *T. do* = počet *T. laeve, T. lineatum a T. domesticum*.

Lokality	**GPS souřadnice**		**rok**	***T. la***	***T. li***	***T. do***	**Typ feromonu**
	N	**E**					
Dubová (CZ)	48,750	14,383	2011	5	20	–	XL Ecolure
Hainfeld/Ramsau (A)	47,983	15,816	1998	–	31	–	Linoprax
Hněvanov (CZ)	48,683	14,416	2011	12	17	3	XL Ecolure
Horní Maršov (CZ)	50,683	15,833	2011	–	208	4	XL Ecolure
Hradec nad Moravicí (CZ)	49,833	17,883	2011	–	1 220	114	XL Ecolure
Jaronín (CZ)	48,966	14,216	2011	–	2	–	XL Ecolure
Jeleśnia (PL)	49,566	19,266	2011	–	161	12	Trypodor
Kartuzy (PL)	54,333	17,950	2011	–	270	15	Trypodor
Lazec (CZ)	48,833	14,283	2011	–	21	–	XL Ecolure
Lipusz (PL)	54,233	17,783	2011	–	28	–	Trypodor
Otín (CZ)	49,266	15,550	2011	–	16	–	XL Ecolure
Staré Hamry (CZ)	49,466	18,400	2011	–	42	–	XL Ecolure
Tichá (CZ)	48,633	14,550	2010	–	12	–	XL Ecolure
Węgierska Górka I. (PL)	49,533	19,183	2011	–	66	13	Trypodor
Węgierska Górka II. (PL)	49,533	19,233	2011	–	325	10	Trypodor

5 Výsledky

Výsledky byly publikovány v jednotlivých tématicky zaměřených článcích, které jsou citovány u každého výsledku a uvedeny v přílohách disertační práce.

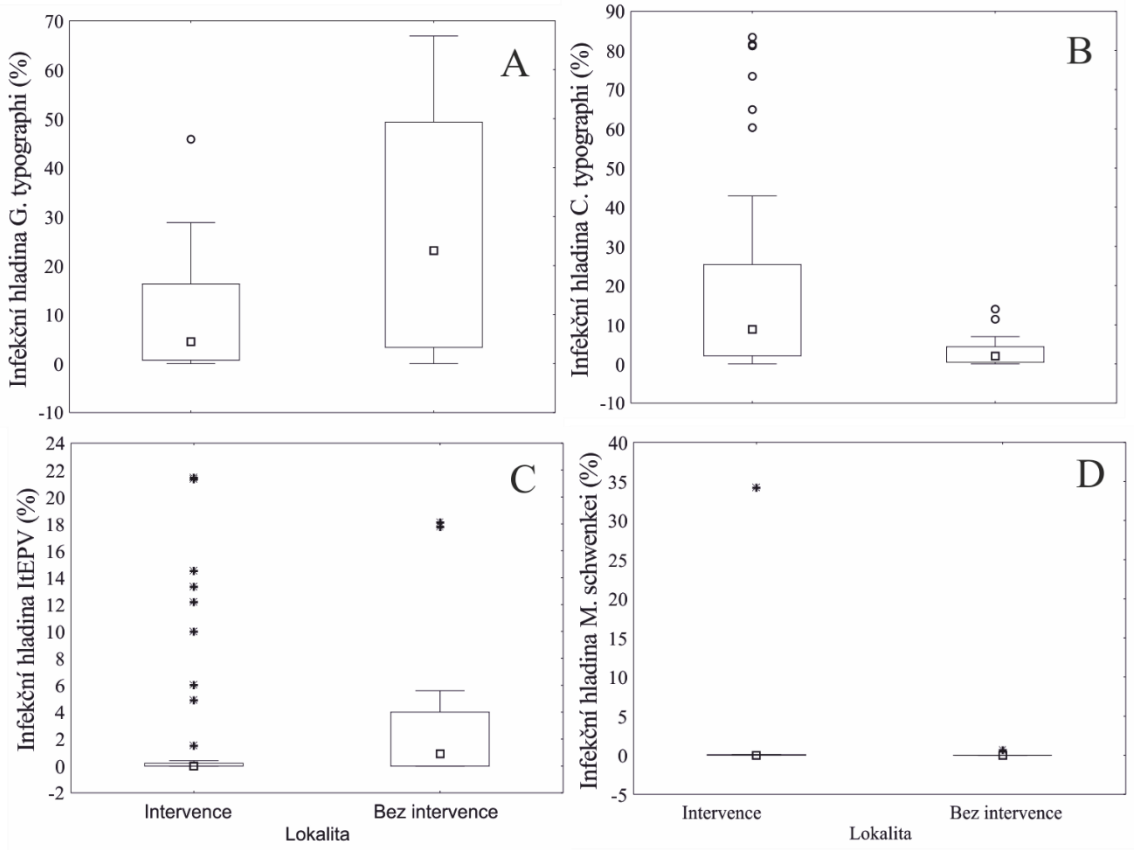
5.1 Vliv managementu na antagonisty *Ips typographus*

Meta – analýza

Celkem 10 publikací, které byly zahrnuty do meta–analýzy, obsahovalo data ze 45 lokalit s intervencí a 16 lokalit bez intervence. (Tab. 7) (Vanická et al., 2016).

Na lokalitách bez intervence byla infekční hladina gregariny *G. typographi* vyšší než na lokalitách s intervencí (Shapiro–Wilkův test: W = 0,54, p <0,0001; Kruskal–Wallisův test: H (1; 64) = 8,75, p <0,01; Obr. 7). Průměrná infekční hladina *G. typographi* (± SD) na lokalitách bez intervence byla 13,7 ± 17,0 %. Průměrná infekční hladina *C. typographi* (+ SD) na lokalitách s intervencí dosahovala v průměru 14,5 ± 21,9 % a byla signifikantně vyšší než na lokalitách bez intervence (Shapiro – Wilkův test: W = 0,55, p <0,0001; Kruskal–Wallisův test: H (1; 63) = 5,64, p <0,01; Obr. 7) (Vanická et al., 2016).

Průměrná infekční hladina *ItEPV* se pohybovala okolo 2,7 ± 5,4 %, v případě *M. schwenkei* okolo 0,9 ± 5,3 %. U obou těchto patogenů byly infekční hladiny vyšší na lokalitách bez intervence: *ItEPV* – Shapiro–Wilkův test: W = 0,53, p <0,0001; Kruskal–Wallisův test: H (1; 51) = 5,71, p <0,01 (Obr. 7); *M. schwenkei* – Shapiro–Wilkův test: W = 0,49, p <0,0001; Kruskal–Wallisův test: H (1; 40) = 7,98, p <0,01 (Obr. 7) (Vanická et al., 2016).



Obr. 7 Infekční hladiny čtyř patogenů *I. typographus* na lokalitách s intervencí vs. Bez intervence. (A) *G. typographi*, (B) *C. typographi*, (C) ItEPV a (D) *M. schwenkei*. Krabicové grafy ukazují střední hodnotu a 25–75 % kvartily. Horní a dolní odrážky jsou minima a maxima. Kroužky ukazují odlehlé hodnoty a hvězdičky označují extrémní hodnoty (Vanická et al., 2016).

Některé patogeny byly ze statistické analýzy vyloučeny vzhledem k nedostatečným údajům, tj. typ managementu nebyl specifikován nebo počet nenulových hodnot nebyl dostatečný pro statistické vyhodnocení. Jednalo se o následující patogeny s průměrnou infekční hladinou: *N. typographi:* 0,2 ± 0,5 %, *U. montanum:* 1,8 ± 3,6 %, *M. scolyti:* 0,1 ± 0,1 % a *M. chalcographi:* 0,001 ± 0,001 %. Pokud jde o četnost výskytu těchto patogenů na 45 lokalitách s intervencí, byla frekvence nejvyšší u *U. montanum* (32 lokalit) a nejnižší u *M. chalcographi* (4 lokality). Na 16 lokalitách bez intervence byla frekvence nejvyšší u *N. typographi* (8 lokalit) a nejnižší u *M. chalcographi* (0 lokalit) (Tab. 7) (Vanická et al., 2016).

Tab. 7 Frekvence patogenů *I. typographus*, které nebyly zahrnuty do meta–analýzy, na jednotlivých lokalitách.

Pathogen	Lokality		Nadmořská výška		N	Zdrojová data
	Intervence	Bez intervence	>600 m n. m	≤600 m n. m		
M. scolyti	9	4	6	7	17 193	1, 5
M. chalcographi	4	0	4	0	1 368	2
N. typographi	18	8	12	14	21 821	1, 2, 3, 4, 5
U. montanum	32	7	19	20	20 724	1, 5, 6

[1] Händel et al., 2003, [2] Holuša et al., 2009, [3] Lukášová & Holuša, 2015, [4] Lukášová et al., 2013, [5]Wegensteiner et al., 2014, [6] Wegensteiner et al., 2015; N = počet analyzovaných jedinců.

Terénní experiment

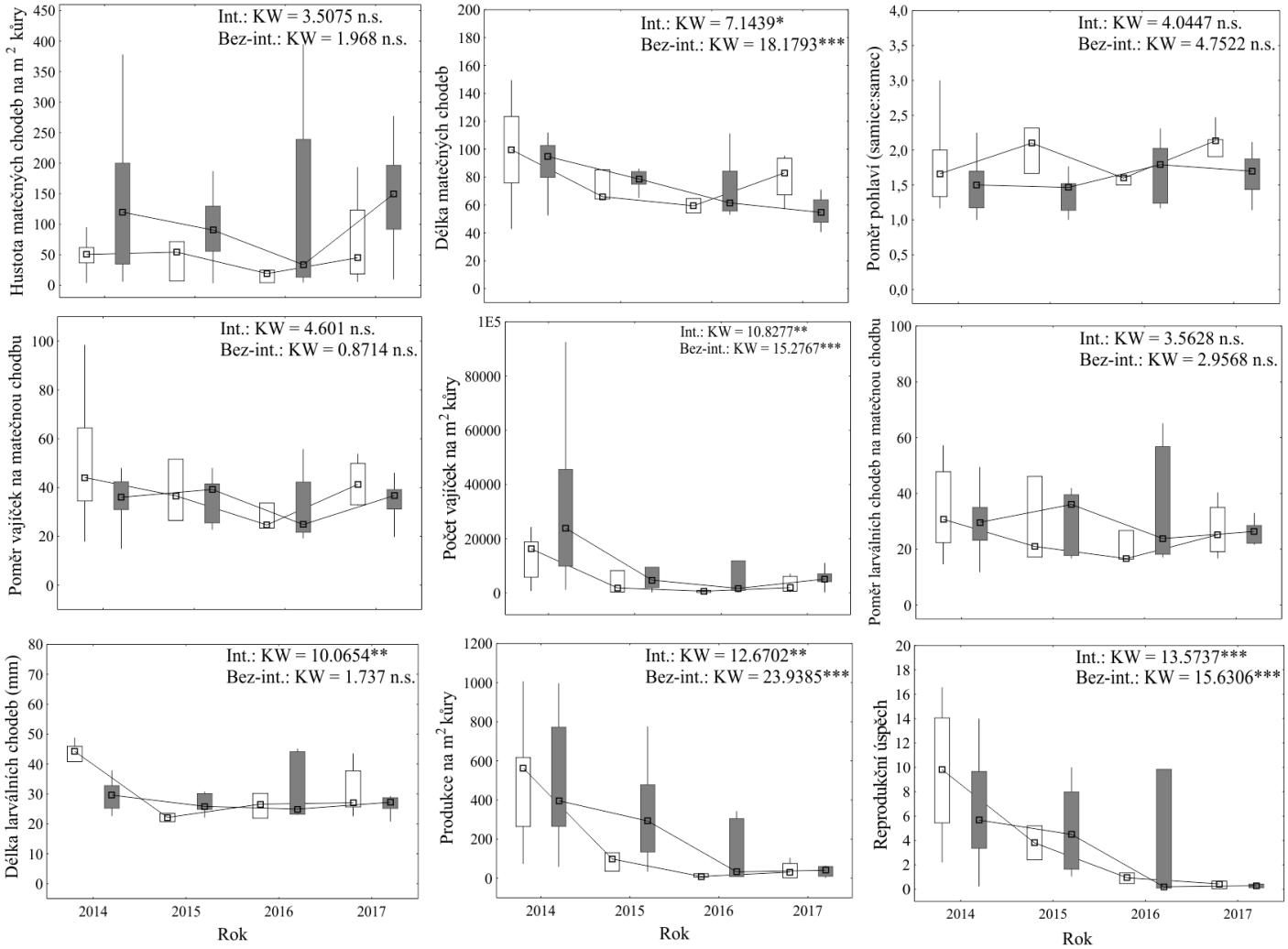
Experiment I

Počet matečných chodeb *I. typographus* (50 až 300 na m^2) a poměr pohlaví (od 1,0 do 2,5 samice/samec) se nelišil v letech na obou studovaných lokalitách (Obr. 8).

Ips typographus byl zjištěn na všech zkoumaných smrkových výřezech v Tatrách. Druhy *I. amitinus* a *P. chalcographus* (Linnaeus, 1758) byli zjištěni na 9,1 %, respektive 17,5 % smrkových výřezů (Tab.8).

Tab. 8 Hustoty dalších druhů kůrovců na smrkových výřezech na studijních lokalitách TANAP (experiment I). Hodnoty jsou průměrné hodnoty (± SE).

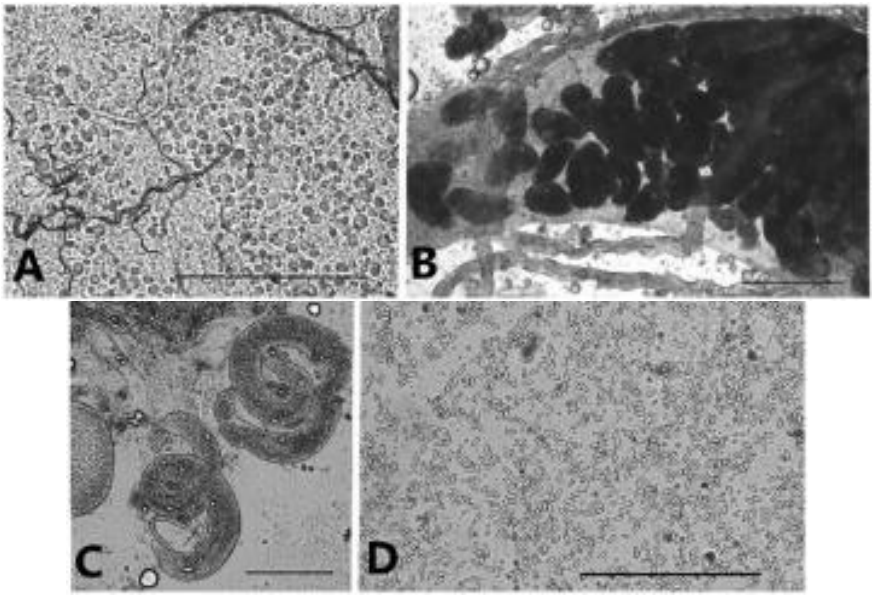
Rok	2014	2015	2016	2017	2014	2015	2016	2017
Studijní lokalita	A	A	A	A	B	B	B	B
Intervence	Ano	Ano	Ano	Ano	Ne	Ne	Ne	Ne
Ips amitinus na m^2	1,7 ± 0	30,7 ± 0	652,7 ± 55,3	0 ± 0	0,5 ± 0	6,0 ± 14,7	18,9 ± 31,3	0 ± 0
Pityogenes chalcographus na m^2	9,2 ± 0	186,2 ± 149,5	185,5 ± 87,6	57,4 ± 66,2	1,4 ± 4,9	169,0 ± 144,1	30,6 ± 35,8	0 ± 0
Tetropium sp. (m^2)	0 ± 0	0 ± 0	0,5 ± 0,7	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	6,9 ± 8,2	9,3 ± 7,9
Dryocetes sp. (m^2)	0 ± 0	0 ± 0	1,5 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0



Obr. 8 Hustota matečných chodeb na m^2 kůry, délka matečné chodby (mm), poměr pohlaví (samice/samec), počet vajíček na matečnou chodbu, počet vajíček na m^2 kůry, larvální chodby na matečnou chodbu, délka larválních chodeb (mm), produkce na m^2 kůry, reprodukční úspěch *I. typographus* ve smrkových výřezech rozmístěných na ploše A (lokalita s intervence, bílé rámečky) a ploše B (lokalita bez intervence, šedé rámečky) v TANAPu (experiment I): Malý kruh – medián, box – 25% a 75% kvartil, odchylky – minimální a maximální). Ke srovnání let byl použit Kruskal Wallisův test (KW); *, **, *** a ns označují p <0,05, <0,01, <0,001.

Hodnoty analyzovaných proměnných se s časem snižovaly, ale tento pokles byl významný pouze u délky matečných chodeb, počet vajíček na m^2 kůry, produkci na m^2 kůry a reprodukční úspěch *I. typographus* (Obr. 8). Reprodukční úspěch *I. typographus* klesl z 9,9 (lokalita s intervencí) a 5,9 (lokalita bez intervence) dceřiných dospělců na samici v roce 2014 na téměř nulu na obou lokalitách v roce 2017.

Od roku 2014 do roku 2016 se parazitace lýkožrouta smrkového pohybovala mezi 14,3 a 31,3 % na lokalitě s intervencí a mezi 1,3 a 4,8 % na lokalitě bez intervence. V roce 2017 nebyla parazitace zjištěna vůbec. Počty predátorů dvoukřídlých, larev rodu *Thanasimus* a dalších predátorů se v jednotlivých letech pohybovaly v rozmezí od 0 do 20 jedinců na 1 m^2. V průběhu času se početnost tesaříků rodu *Tetropium* zvýšila na lokalitě bez intervence. Zástupci *Dryocetes* spp. a dlouhošíjek se vyskytovali pouze příležitostně (Tab. 8, Tab. 9).

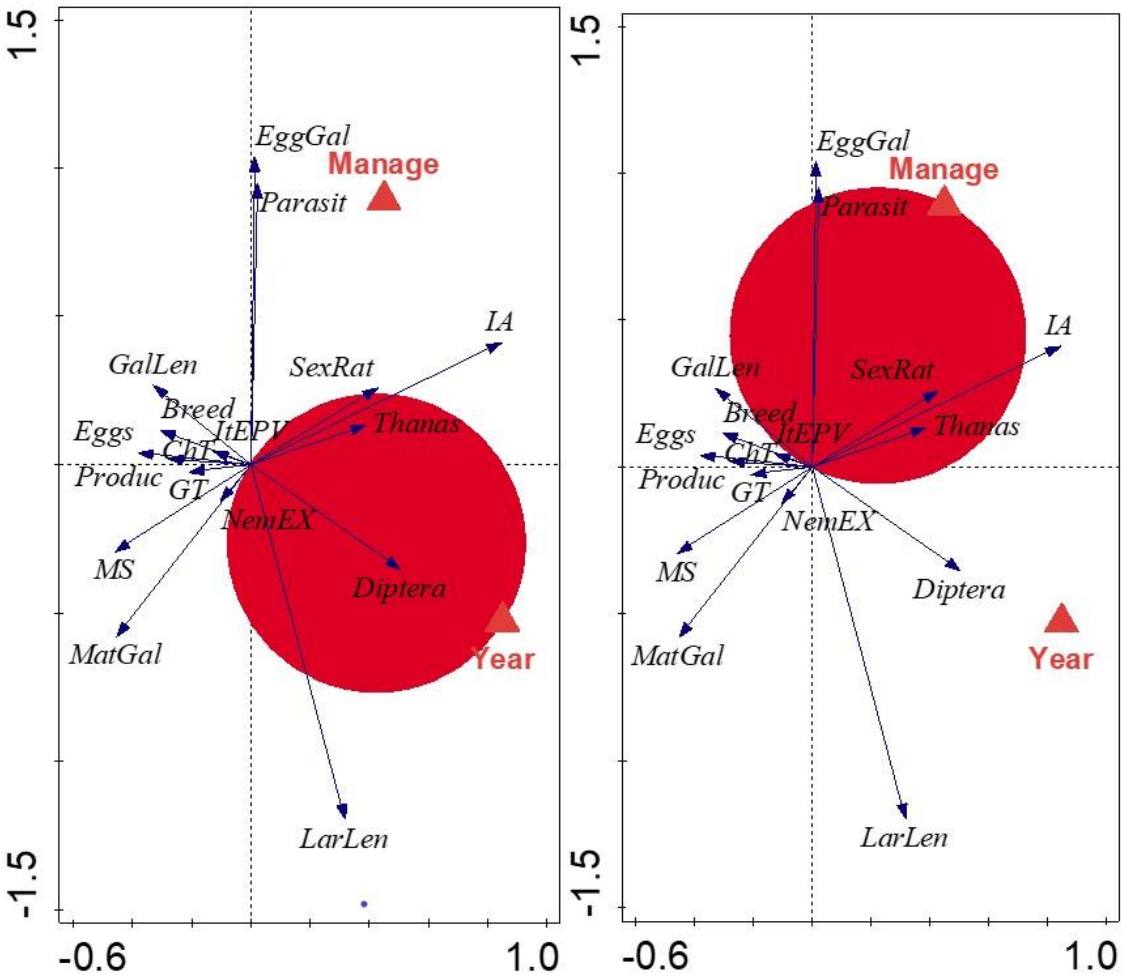


Obr. 9 Virus ItEPV (A), stadium gamontů gregariny *G. typograph*i (B), hlístice *Contortylenchus diplogaster* (C) a spory neogregariny *M. schwenkei* (D) v experimentu I bar = 100 μm.

Tab. 9 Antagonisti *I. typographus* na studijních lokalitách TANAP (experiment I). Hodnoty jsou průměry ± směrodatná odchylka (±SE) nebo bez rozptylu.

Rok	**2014**	**2015**	**2016**	**2017**	**2014**	**2015**	**2016**	**2017**
Studijní lokalita	**Vyšné Hágy**	**Vyšné Hágy**	**Vyšné Hágy**	**Vyšné Hágy**	**Tichá Dolina**	**Tichá Dolina**	**Tichá Dolina**	**Tichá Dolina**
Zásah	**Ano**	**Ano**	**Ano**	**Ano**	**Ne**	**Ne**	**Ne**	**Ne**
Parazitismus (%)	14,3 ± 2,6	31,3 ± 3,0	28,0 ± 6,3	–	2,8 ± 1,0	1,3 ± 1,4	4,8 ± 1,8	–
počet larev *Thanasimus* na m^2	–	3,9 ± 2,2	9,4 ± 1,5	3,1 ± 3,5	–	1,6 ± 1,6	–	0,7 ± 0
další predátoři *Coleoptera* (*Histeridae*, Monotomidae, *Nitidulidae*, *Staphylinidae*) (m^2)	10,0 ± 0	12,0 ± 0,5	20,0 ± 0	10,1 ± 0	10,1 ± 0	8,2 ± 0,3	20,4 ± 0	10,6 ± 0
Larvy Diptera na m^2	–	0,9 ± 1,2	3,1 ± 1,1	2,6 ± 2,5	2,6 ± 1,6	0,1 ± 0	–	6,1 ± 4,4
Larvy *Raphidioptera* (m^2)	–	–	3,6 ± 2,0	–	–	0,1 ± 0,4	–	–
Hlístice – střevní (%)	3	11	33	9	9	25	63	1
Hlístice – mimostřevní (%)	3	16	–	4	18	23	13	12
G. typograph (%)	–	–	–	–	2	–	–	–
C. typographi (%)	–	–	–	–	1	–	–	–
I. typographus ItEPV (%)	3	–	–	–	5	–	–	–
M. schwenkei (%)	–	–	17	2	12	1	–	3
Počet imag *I. typographus*	240	319	260	247	346	722	180	119

Celkem bylo v TANAPu studováno 2 433 matečných brouků *I. typographus*. Střevní a mimostřevní hlístice byly nalezeny u 0 až 33 % imag na lokalitě s intervencí a u 1 až 63 % na lokalitě bez intervence. Více než 99 % těchto hlístic bylo invazivních larev, a proto bylo velmi obtížné je identifikovat (Obr. 9). U dospělců *I. typographus* nebyly detekovány téměř žádné patogeny během období studie (Tab. 9). Na lokalitách bez intervence byly v roce 2014 nalezeny v dospělcích pouze mikrosporidie *C. typographi* (2 %), gregarina *G. typographi* (1 %) a virus *ItEPV* (5 %). Nejběžnějším patogenem byla *M. schwenkei* (Obr. 9), která byla zjištěna na obou studijních lokalitách v několika letech, a to až u 17 % imag.



Obr. 10 T–hodnota biplotu redundantní analýzy experimentu I s výsledky regrese závislých proměnných na rok (vlevo) a typ managementu (vpravo). Breed = reprodukční úspěch *I. typographus*, CHT = C. *typographi* (%), Diptera = dravé larvy dvoukřídlých na m^2, Eggs = počet vajíček *I. typographus* na m^2, EggGal = počet vajíček na požerek *I. typographus*, Gallen = počet larválních chodeb na počet matečných chodeb,

GT = *G. typographi* (%), IA = *I. amitinus* na m^2, ItEPV = *I. typographus* Entomopoxvirus (%), LarLen = délka larválních chodeb (mm), Manage = typ intervence, MatGal = délka matečných chodeb *I. typographus* na m^2 kůry, MS = *M. schwenkei* (%), NemEX = Hlístice – mimostřevní (%), Parasit = Parazitismus (%), Produc = Produkce *I. typographus* na m^2 kůry, SexRat = poměr pohlaví *I. typographus*, Thanas = počet larev *Thanasimus* na m^2, (šipky významných faktorů nepřesahují červený kruh).

Bylo zjištěno několik silných pozitivních a negativních korelací mezi závislými proměnnými. Počet vajíček na požerek byl pozitivně korelován s parazitismem a počet vajíček nakladený jednou samicí i parazitismus byl negativně korelován s délkou matečné chodby. Infekční hladina *M. schwenkei* byla pozitivně korelována s počtem matečných chodeb na m^2 a negativně korelována s početností *I. amitinus*. Poměr pohlaví u *I. typographus* byl pozitivně korelován s početností larev rodu *Thanasimus* (Obr. 10).

Experiment II

Na obou lokalitách TNP v celém sledovaném období nalétal lýkožrout smrkový na 97 % všech zkoumaných sekcí. Protože byl zkoumán pouze jeden strom (se čtyřmi sekcemi) na lokalitě za rok, jednotlivé vzorky nebyly statisticky srovnány. Místo toho je poskytnuto shrnutí parametrů populace *I. typographus* (Tab. 10).

Parazitismus larev *I. typographus* se pohyboval mezi 1 a 21 %. Počty predátorů larev dvoukřídlých a larev *Thanasimus* se pohybovaly v rozmezí od 2 do 15 na 1 m^2 v každém roce. Celkem bylo zkontrolováno 524 imag. *ItEPV* byl detekován pouze u pěti dospělců *I. typographus*. Hlístice byly detekovány u více než 10 % imag pouze jednu sezónu na 2 lokalitách (Tab. 10).

Tab. 10 Parametry populace *Ips typographus* a údaje o antagonistech v TNP v experimentu II (Neintervenční lokalita TPN Potok Kościeliski a intervenční lokalita TPN Kiry). Hodnoty jsou průměry ± směrodatná odchylka nebo bez rozptylu.

Rok	**2014**	**2015**	**2016**	**2017**	**2014**	**2015**	**2016**	**2017**
Studijní lokalita	**Kiry**	**Kiry**	**Kiry**	**Kiry**	**Potok Kościeliski**	**Potok Kościeliski**	**Potok Kościeliski**	**Potok Kościeliski**
Intervence	**Ano**	**Ne**	**Ne**	**Ne**	**Ne**	**Ne**	**Ne**	**Ne**
Počet matečných chodeb *I. typographus* na m^2	–	9,7 ± 5	93,6 ± 55	–	–	79,7 ± 33,3	176,9 ± 65,9	58,2 ± 36,5
Poměr pohlaví *I. typographus*	–	1,1 ± 0,1	1,3 ± 0,3	–	–	2 ± 0,3	1,4 ± 0,3	1,4 ± 0,3
Vajíčka nakladená jednou samicí	–	39,6 ± 15,6	47,4 ± 6	–	–	38,9 ± 5,6	29,7 ± 5,7	40,9 ± 7,5
Počet larválních chodeb na matečnou chodbu	–	32,3 ± 11,6	41,9 ± 4,1	–	–	34,1 ± 5	23 ± 4,4	36,2 ± 9,8
Produkce na m^2 kůry	–	457 ± 269	27765 ± 14909	–	–	9982 ± 3376	34837 ± 12757	16292 ± 10766
Reprodukční úspěch *I. typographus*	–	13,8 ± 8,4	8,7 ± 7,1	–	–	13,8 ± 7,6	5,1 ± 4,5	6 ± 2,2
***Tetropium* sp. (m^2)**	–	–	14,5 ± 48	–	–	–	1,5 ± 0	–
***Dryocetes* sp. (m^2)**	–	–	–	68,2 ± 0	–	1,2 ± 0	–	37,1 ± 1,5
Parazitismus (%)	–	5,8 ± 3,5	1 ± 2,3	–	–	0,9 ± 2,6	–	20,9 ± 9
Počet larev *Thanasimus* na m^2	–	–	–	–	–	–	3,8 ± 6,1	–
Predátoři larev dvoukřídlých na m^2	–	–	2,7 ± 5,2	–	–	3,4 ± 8,1	3,5 ± 7,3	15 ± 12,1
Hlístice – střevní (%)	–	1	–	–	18	6	–	–
Hlístice – mimostřevní (%)	–	1	–	–	22	14	–	–
***G. typographi* (%)**	–	–	–	–	–	–	–	–
***C. typographi* (%)**	–	–	–	–	–	–	–	–
***I. typographus* ItEPV (%)**	–	–	–	–	2	3	–	–
***M. schwenkei* (%)**	–	–	–	–	6	–	–	–
Počet imag *I. typographus*	2	163	7	–	61	286	5	–

5.2 Mikrosporidie *Larssoniela duplicati* u *Ips duplicatus*

Celkem bylo odebráno a analyzováno 1 539 dospělých jedinců *I. duplicatus* na 21 studijních lokalitách na území České republiky, Rumunska, Polska a Švédska (Zimová et al., 2019).

Průměrná infekční hladina *L. duplicati* v populacích *I. duplicatus* ze všech zemích byla 16,7 % ± 8,4 % (SE) a pohybovala se mezi 0 % a 39,1 %. *L. duplicati* byla detekována na 20 z 21 lokalit (Tab. 11). Infekční hladiny *L. duplicati* se významně nelišily mezi samci a samicemi *I. duplicatus* ($Z = 1{,}33$, $p > 0{,}05$). Infekce byla nalezena pouze ve svalech střeva *I. duplicatus* (Zimová et al., 2019).

Tab. 11 Infekční hladiny patogenů a parazitů *I. duplicatus*. Zkratky zemí: Švédsko (SWE), Polsko (PL), Česká republika (CZ), Rumunsko (RO). *L. duplicati* (*L.d.*), *C. typographi* (*C.t.*), parazitismus střevními hlísticemi (I.n.) a hlístice v hemolymfě (h.n.).

Lokality	Stát	N	*L. d.* (%)	*C. t.* (%)	I. n. (%)	h.n. (%)
Nås	SWE	46	39,1	–	15,2	–
Siljansfors	SWE	70	21,4	1,43	10,0	4,3
Vansbro	SWE	156	16,7	–	3,2	1,3
Vindeln	SWE	72	23,6	–	11,1	5,6
Petkówka	PL	107	19,6	–	3,8	4,6
Rajcza	PL	103	13,6	–	14,1	5,5
Romanka Górna I	PL	27	7,4	–	14,8	–
Romanka Górna II	PL	192	20,8	–	4,7	7,3
Sopotnia Dolna	PL	35	25,7	–	5,7	2,9
Tokarnia	PL	139	19,4	–	6,5	3,6
Ujsoły	PL	22	9,1	–	13,6	9,1
Złatna	PL	20	10,0	–	10,0	–
Hlubočky	CZ	22	13,6	–	18,2	4,6
Jílové u Prahy I	CZ	18	–	–	5,6	–
Jílové u Prahy II	CZ	43	7,0	2,3	4,7	4,7
Pustá Polom	CZ	237	27,4	0,8	10,1	1,7
Calafindești	RO	20	20,0	–	10,0	–
Ionu	RO	33	18,2	–	12,1	3,0
Solca	RO	80	11,3	–	3,8	3,8
Sucevița	RO	45	8,9	–	13,3	6,7
Todirești	RO	52	1,9	–	5,8	9,6

Infekční hladiny *L. duplicati* se mezi státy významně nelišily ($H = 4{,}96$; $p > 0{,}05$). Infekční hladina *L. duplicati* se zvyšovala od jihu na sever, průměrně dosahovala

12,1 ± 6,5 % v Rumunsku, 15,7 ± 6,1 % v Polsku, 16,1 ± 8,5 % v České republice a 25,2 ± 8,4 % ve Švédsku (Tab. 11) (Zimová et al., 2019).

Mikrosporidie *C. typographi* byla nalezena pouze na třech studijních lokalitách, a to v České republice a Švédsku. Infekční hladiny byly velmi nízké (Tab. 11) (Zimová et al., 2019).

Hlístice byly nalezeny ve střevě nebo hemolymfě *I. duplicatus* na 21 studijních lokalitách. Míra parazitismu se pohybovala od 3 % do 16 % u střevních hlístic a od 0 % do 10 % u hlístic v hemolymfě (Tab. 11). U obou druhů hlístic se průměrná míra parazitismu mezi zeměmi významně nelišila (střevní hlístice: H = 0,08; $p > 0,05$; hlístice v hemolymfě: H = 0,81; p > 0,05) (Zimová et al., 2019).

Prostorová autokorelace infekční hladiny *L. duplicati* nebyla významná (Tab. 12). To naznačuje, že infekční hladiny měly tendenci být rozmístěny náhodně v prostoru, aniž by měly sklon ke shlukování nebo pravidelnému rozestupu. Očekávaná hodnota Morans I byla –0,06 (Zimová et al., 2019).

Tab. 12 Statistiky pro analýzu prostorové autokorelace infekční hladiny *L. duplicati* u populací *I. duplicatus* na 21 lokalitách v Evropě.

Distance Class	Distance Centre	Moran's I	P
1	45,2	0,1	0,6
2	306,6	0,1	0,7
3	650,3	–0,2	0,2
4	877,8	–0,1	0,6
5	1,137.8	0,1	0,7
6	1,510.1	–0,1	0,9
7	1,975.8	–0,4	0,1

Infekční hladina *L. duplicati* významně korelovala s nadmořskou výškou, zeměpisnou šířkou, rokem, počtem pitvaných imag a infekční hladinou všech ostatních patogenů (F = 6,63; $p < 0,01$; Tab. 13). Regresní model se všemi proměnnými uvedenými v Tab. 13 vysvětlil celkem 71,2 % variability infekční hladiny *L. duplicati*. Infekční hladina *L. duplicati* nebyla významně korelována s infekční hladinou *C. typographi*, parazitismem hlístic ve střevě nebo hemolymfě.

Infekční hladina *L. duplicati* se významně zvýšila se zeměpisnou šířkou, nadmořskou výškou a počtem získaných a pitvaných dospělců z lokality, ale s rokem studie se významně snižovala (Tab. 13) (Zimová et al., 2019).

Tab. 13 Výsledky pro regresní model popisující vztah mezi infekční hladinou *L. duplicati* v populacích *I. duplicatus* a následujícími proměnnými: zeměpisná šířka (gradient sever–jih); infekční hladina *C. typographi*; parazitismus střevními hlísticemi; parazitismus hlístic v hemolymfě; nadmořská výška; počet odchycených a pitvaných jedinců *I. duplicatus*; a rok (datum sběru dospělce). Inflační faktor variace (VIF), opravené Akaikeovo informační kritérium (AICc) = −11,93. Významné proměnné jsou tučně.

Proměnné	VIF	t value[a]	P value
Konstanta		**3,1**	**0,01**
Zeměpisná šířka	**1,1**	**3,5**	**0,01**
C. typographi	1,3	1,4	0,18
Hlístice mimostřevní	1,4	0,8	0,43
Hlístice v hemolymfě	1,1	–0,8	0,46
Nadmořská výška	**1,4**	**3,8**	**0,01**
Počet jedinců	**1,1**	**2,9**	**0,02**
Rok	**1,6**	**–3,4**	**0,01**

V dalším kroku statistické analýzy byly z modelu odstraněny nevýznamné proměnné; výsledný model vysvětlil 70,1 % variability (r^2 adj = 0,701; Tab. 14). V tomto modelu byly u všech proměnných, s výjimkou počtu vypitvaných jedinců, významnější hodnoty p (Zimová et al., 2019).

Tab. 14 Výsledky modelu, který nejlépe popsal (na základě delta AICc <2) vztah mezi infekční hladinou *L. duplicati* v populacích *I. duplicatus* (transformována odmocnina kořene arcsinu). Nejlepší model zahrnoval čtyři predikční proměnné: zeměpisná šířka (gradient sever–jih); nadmořská výška; počet zachycených a pitvaných imag *I. duplicatus*; rok (datum sběru jedince). Variační inflační faktor (VIF). Opravené Akaikeovo informační kritérium (AICc) = −25,95 (významné proměnné jsou tučně).

Proměnné	VIF	t value	P value
Konstanta		3,9	0,002
Zeměpisná šířka	1,0	4,0	0,002
Nadmořská výška	1,2	3,7	0,002
Počet jedinců	1,0	2,8	0,020
Rok	1,1	–3,9	0,002

5.3 Hlístice a mikrosporidie u dřevokazů rodu *Trypodendron*

Celkem bylo odchyceno a vypitváno 2 439 imag *T. lineatum*, 171 jedinců *T. domesticum* a 17 dospělců *T. laeve* (Tab. 15) (Wegensteiner et al., 2016).

Pouze u dvou ze 17 analyzovaných jedinců *T. laeve* byli zjištěni antagonisté. V obou případech se jednalo o střevní hlístice na lokalitě Hněvanov (Wegensteiner et al., 2016).

Obdobně byly ve dvou jedincích *T. domesticum* zjištěny hlístice, u jednoho samce z lokality Jeleśnie a u jedné samice z lokality Węgierska Górka I. (Wegensteiner et al., 2016).

Hlístice byly detekovány na 8 z 15 lokalit s výskytem *T. lineatum* a průměrná parazitace byla 8,1 ± 4,7 % (±SE). Jeden dospělec *T. lineatum* měl prokázánu nákazu *Chytridiopsis* sp. v buňkách epitelu středního střeva a dvě imaga měla ve středním střevu vývojová stadia *Gregarina* sp. (Tab. 15) (Wegensteiner et al., 2016).

Tab. 15 Přehled infekčních hladin antagonistů *T. lineatum* na 15 lokalitách.

Lokality	Hlístice (%)	*Chytridiopsis* sp. (%)	*Gregarina* sp. (%)	Počet jedinců
Dubová (CZ)	–	–	–	20
Hainfeld/Ramsau (A)	–	3,4	6,9	31
Hněvanov (CZ)	12,0	–	–	17
Horní Maršov (CZ)	–	–	–	208
Hradec nad Moravicí (CZ)	–	–	–	1 220
Jaronín (CZ)	–	–	–	2
Jeleśnia (PL)	3,1	–	–	161
Kartuzy (PL)	–	–	–	270
Lazec (CZ)	4,8	–	–	21
Lipusz (PL)	7,1	–	–	28
Otín (CZ)	11,1	–	–	16
Staré Hamry (CZ)	–	–	–	42
Tichá (CZ)	16,7	–	–	12
Węgierska Górka I. (PL)	1,5	–	–	66
Węgierska Górka II. (PL)	8,3	–	–	325

6 Diskuse

6.1 Vliv managementu na antagonisty *Ips typographus*

Meta–analýza patogenů *I. typographus* byla založena na údajích z 61 lokalit a 10 studiích. Většina výzkumů týkajících se *I. typographus* byla provedena v Evropě. Jedním z omezení v této analýze bylo, že často chyběly konkrétní informace o typu managementu na studovaných lokalitách. Lze však předpokládat, že těžba a odstraňování napadených smrků byly pravidelně prováděny na všech lokalitách (Vanická et al., 2016).

Rychlé odstranění stromů napadených lýkožrouty a materiálu vhodného pro reprodukci může výrazně snížit velikost populace *I. typographus* (Wermelinger, 2004; Stadelmann et al., 2013). Na druhé straně zhoršování podmínek pro úspěšný rozvoj populací *I. typographus* v důsledku fragmentace krajiny nutí dospělé jedince létat na značné vzdálenosti a hledat nové lokality (Valeria et al., 2016). Tento pohyb dospělců může mít za následek transport asociovaných patogenů do nových oblastí a může také způsobit navýšení počtu patogenů v oblastech bez intervence, které slouží jako ohnisko výskytu patogenů. Tato místa se pak stávají lokalitami s nejvyšší mírou infekční hladiny patogenů a nejvyšším počtem druhů. Infekční hladina většiny patogenů v porostech bez intervence je pravděpodobně udržována dlouhodobě, částečně také proto, že spory ve stromech napadených kůrovcem zůstávají dlouhodobě životaschopné (Wegensteiner, 2004; Vanická et al., 2016).

V omezené míře se také může vyskytnout vertikální přenos patogenů z dospělců rodičovské generace na jedince filiální generace. Patogeny přenášené na vajíčka zřejmě zůstávají neaktivní, dokud daný jedinec nedospěje. Přirozená infekce larev je nepravděpodobná, protože všechny ekonomicky důležité druhy kůrovců se obvykle živí lýkem (které je sterilní) a larvy většiny těchto druhů se vyhýbají vzájemnému kontaktu (Wegensteiner, 2004). U patogenů, které se šíří vertikálně, přetrvává v místních populacích obecně nízké procento infikovaných jedinců, zejména s ohledem na izolovaný a kryptický životní cyklus lýkožrouta smrkového (Vanická et al., 2016).

Diverzita a infekční hladiny patogenů *I. typographus* se mohou v lesních porostech s intervencí a bez intervence značně lišit (Wegensteiner, 2004; Wegensteiner et al., 2007, 2015; Lukášová et al., 2012). Mezi patogeny *I. typographus* se totiž nezanedbatelně mění i disperzní mechanismy. Cyklus vývoje patogenu je často synchronizován s cyklem hostitele, aby se zajistila úspěšná infekce patogenu a jeho

následné šíření (Massey, 1956; Thong & Webster, 1973; Wegensteiner, 2004). Mikrosporidie rodů *Nosema* a *Unikaryon* jsou často přenášeny vertikálně prostřednictvím vajíček a infekce se vyvíjí pouze u dospělců (Weiser et al., 2000).

Horizontální přenos mikrosporidií je možný během úživného žíru dospívajících jedinců v požerku, kde se jedinci navzájem setkávají. Další příležitost nastává během kontaktu mezi samcem a samicí ve snubní komůrce (Žižka et al., 1996, 1997, 1998; Weiser et al., 2000). Patogeny jako *C. typographi*, které se vyvíjejí pouze ve stěně střeva a které neinfikují jiné orgány, mají pouze jeden způsob, jak infikovat hostitele, a to horizontálním přenosem perorálních infekcí (Weiser et al., 2000; Wegensteiner, 2004). Riziko infekce je s největší pravděpodobností ovlivněno dalšími, především abiotickými faktory a zejména teplotou, UV zářením nebo relativní vlhkostí. Tyto podmínky rovněž značně ovlivňují vhodnost lapačů a lapáků pro patogenní infekci, protože patogeny častěji infikují kůrovce v otevřených a osluněných lokalitách než na lokalitách uzavřených a zastíněných (Wegensteiner et al., 2014; Vanická et al., 2016).

Gregarina *G. typographi* je častým patogenem kůrovců a pravidelně se vyskytuje v populacích *I. typographus*; vliv *G. typographi* na populace hostitele je však sporný (Bjørnson & Schütte 2003; Takov et al., 2011). Stadia trofozoitů a gamontů *G. typographi* se vyvíjejí extracelulárně v zažívacím traktu hostitelů, kde se spojují dva gamonti a vzniká syzygie, ze které vytváří zygoty uzavřené v silnostěnných gametocystách, které se s trusem dostávají do prostředí. Po relativně dlouhém období zrání (trvajícím alespoň od doby zahájení kladení vajíček až po úživný žír potomků, tj. přibližně 2 měsíce), jsou cysty přijímány vhodným hostitelem, aby zahájily nový parazitický cyklus (Wegensteiner et al., 2010). Infekční hladina *G. typographi* v populaci *I. typographus* se během rozmnožovacího období několikrát zvyšuje (Lukášová & Holuša, 2011). V této studii bylo zjištěno, že infekční hladina *G. typographi* je vyšší v oblastech bez intervence než s intervencí, což je v souladu s předchozími studiemi (Kereselidze et al., 2010; Vanická et al., 2016).

C. typographi byl jediným patogenem, který neměl vyšší infekční hladinu na lokalitách bez intervence než s intervencí. Vysvětlení může spočívat v chronickém charakteru onemocnění, které zůstává po dlouhou dobu latentní. Příznaky se objevují pouze u dospělců (Wegensteiner & Weiser, 1996; Wegensteiner, 2004; Wegensteiner & Weiser, 2004; Holuša et al., 2009; Wegensteiner et al., 2010). Infekce

vzniká ve středním střevě *I. typographus* (Wegensteiner et al., 1996). Celý vývojový cyklus až do stadia zralých spór probíhá v cytoplazmě buněk epitelu středního střeva. Jakmile spory dozrají, mohou zahájit infekci nových buněk. K šíření mezi hostiteli může dojít až když jsou zralé spory (uzavřené ve sporoforózních váčcích) uvolněny do prostředí (Wegensteiner et al., 2010; Vanická et al., 2016).

Viry vyskytující se u hmyzu jsou obligátní patogeny a většina z nich je druhově specifická. Jediný známý specifický virus u *I. typographus* – *ItEPV* se vyskytuje v buňkách epitelu středního střeva (Weiser & Wegensteiner, 1994; Wegensteiner & Weiser, 1995). Infekce ItEPV je obvykle velmi nakažlivá a způsobuje mortalitu (Wegensteiner, 2004). Diskoidní inkluzní tělíska ItEPV se uvolňují s trusem a infekce ničí střevní epitel dospělců (Wegensteiner, 2004). Infekční hladina *ItEPV* v populacích *I. typographus* v současné meta–analýze byla v průměru 2,7 %. Virus se přenáší během tvorby požerku a po rozkladu hostitele. Infekční hladina byla vyšší na lokalitách bez intervence než s intervencí pravděpodobně proto, že mrtví hostitelé a související spory nejsou během sanitární těžby odstraněny.

Podobná situace nastává u neogregariny *M. schwenkei*, která také infikuje tukové těleso kůrovce. K přenosu *M. schwenkei* mezi jednotlivci dochází pouze kanibalismem nebo požitím části zemřelého infikovaného hostitele (Wegensteiner, 2004; Lukášová & Holuša, 2012). Mortalita *I. typographus* způsobená *M. schwenkei* se vyskytuje nejčastěji během období přezimování (Lukášová & Holuša, 2012; Vanická et al., 2016).

Infekční hladina některých patogenů kůrovců může být na mnoha místech velmi nízká až dokonce nulová (Lukášová & Holuša, 2012). To může pomoci vysvětlit, proč nebyly zjištěny rozdíly infekční hladiny mezi lokalitami s intervencí a bez intervence u druhů *M. chalcographi*, *M. scolyti*, *N. typographi* a *U. montanum*. Velmi nízká infekční hladina může být důsledkem neúčinného přenosu spor v populaci kůrovců a také nízkých hustot populací kůrovců, takže jedinci se setkávají pouze v požerku a mortalita hostitelů nastane brzy během vývoje. Při nízké populační hustotě se kůrovci nové generace vyhýbají starším požerkům a tím pádem i sporám těchto patogenů (Vanická et al., 2016).

Patogeny u kůrovců byly studovány téměř 100 let (Wegensteiner, 2004) s cílem porozumět a rozvíjet možnosti biologického boje. Význam patogenů jako prostředků biologického boje proti lýkožroutu smrkovému je stále nejasný. Analýza dopadu

managementu na infekční hladinu by mohla tuto otázku objasnit. Ačkoli současná meta–analýza poskytuje užitečné informace, počet publikací hodnotící dopady managementu na přirozené nepřátele *I. typographus* je malý a je nutné další studium (Vanická et al., 2016), které je mnohdy komplikované z důvodu umístění porostů. Mnohdy jsou porosty s intervencí a bez intervence umístěny přímo vedle sebe nebo jeden porost navazuje na druhý (Mezei et al., 2017).

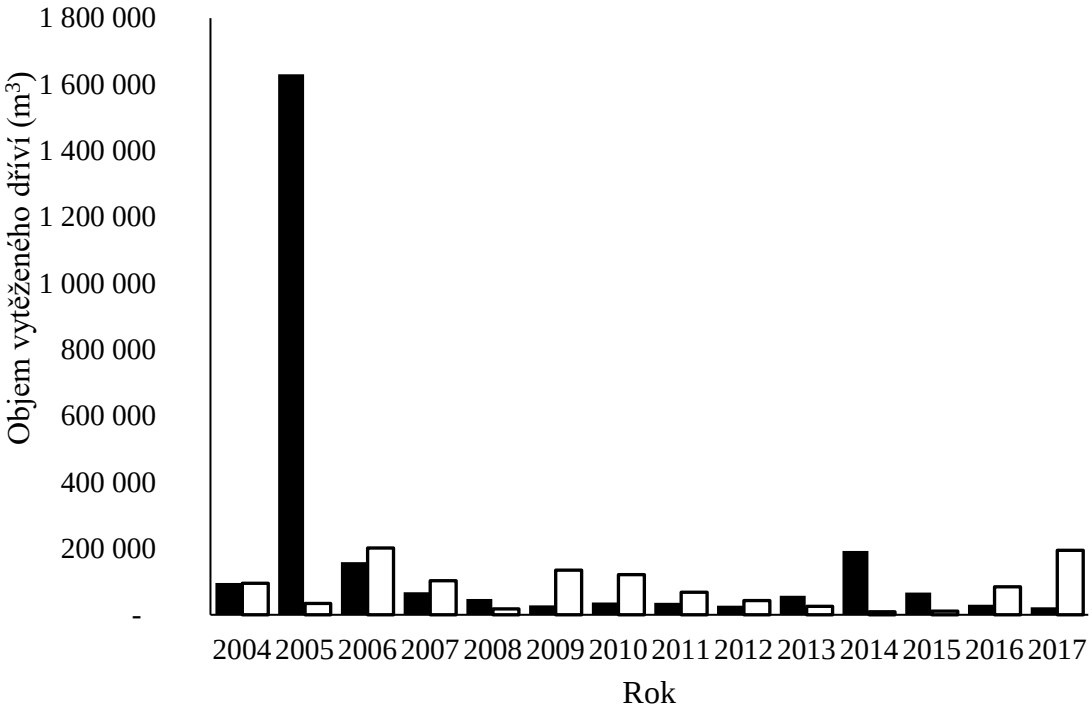
Při terénním studiu antagonistů v Tatrách v experimentu I se délka matečných chodeb *I. typographus*, počet vajíček, produkce na m^2 kůry nelišila mezi intervenční lokalitou a lokalitou bez intervence, stejně jako se nelišil počet matečných chodeb a poměr pohlaví mezi lety na lokalitě s intervencí a bez intervence.

Lze předpokládat, že pokud parasitoidi a predátoři ovlivňují populační dynamiku *I. typographus*, přemnožení *I. typographus* by bylo negativně ovlivněno denzitami parazitoidů a predátorů v požercích. Byly zjištěny pouze slabé negativní vztahy mezi produkcí *I. typographus* a početností larev predátorů z řádu Diptera a larev predátorů rodu *Thanasimus*. V průběhu času rostla početnost larev obou skupin predátorů. V experimentu I byla početnost larev pestrokrovečníků a poměr pohlaví lýkožrouta smrkového na lokalitách s intervencí vyšší než na lokalitách bez intervence. Parazitismus se na lokalitě s intervencí pohyboval od 0 do 33 % v experimentu I nesouvisel s reprodukčním úspěchem populace kůrovce.

V obou experimentech je zřejmé, že populační dynamika *I. typographus* není ovlivněna parazity nebo patogeny na lokalitách s intervencí a bez intervence, tj. infekční hladina parazitů a patogenů byla velmi nízká bez ohledu na intervenci. Infekční hladiny mikrosporidie *C. typographi*, gregariny *G. typographi* a viru *ItEPV* byly také velmi nízké během sledovaného období. Nejhojnější patogen *M. schwenkei* byl pouze pozitivně korelován s počtem matečných chodeb na m^2.

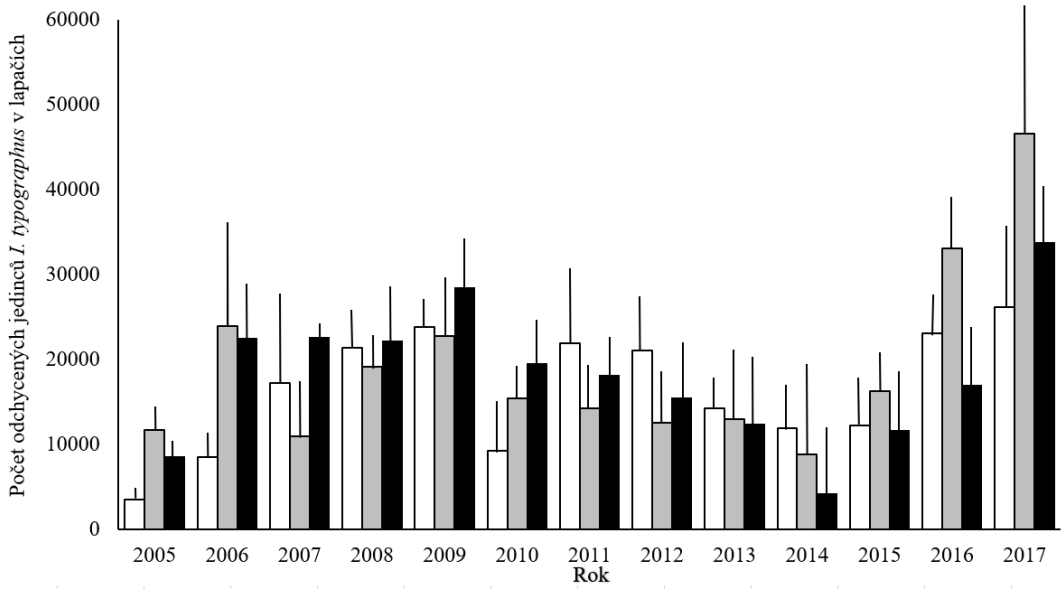
V lokalitách na území TANAP (Tab. 3) byl zjištěn vysoký počet matečných chodeb (50–300 na m^2), což odpovídá dřívějším údajům, kde byly prokázány vysoké hustoty napadení (viz Holuša & Lukášová, 2017). Populační hustoty lýkožrouta smrkového byly podobné v lokalitách TANAP a TPN ve sledovaném období mezi lety 2015–2017. Naopak v roce 2014 na lokalitách TPN (Potok Kościeliski a Kiry) nebylo zjištěno žádné napadení *I. typographus* (Obr. 4). Nedostatek rozdílů mezi lokalitami TPN bez intervence (Potok Kościeliski) a s intervencí (Kiry) pravděpodobně vyplývá

z podobnosti managementu, jelikož napadené stromy již nebyly odstraněny z celého TPN od roku 2015 do konce studie (Obr. 4). Výsledky z této studie jsou do značné míry v souladu s nízkými hustotami zjištěnými v roce 2016; Grodzki & Gąsienica Fronek (2018).



Obr. 11 Objem dřeva vytěženého v rámci větrné disturbance (černý sloupec) (m^3) a kůrovcové dříví (bílý sloupce) (m^3), které bylo následně vytěženo v Tatranském národním parku (TANAP).

Relativně vyrovnané populační hustoty v TANAPu během 4 let studie pravděpodobně vyplynuly ze skutečnosti, že *I. typographus* využil dostupné zdroje na stromech rovnoměrně a ideálně (Saarenmaa, 1983). Přestože početnost lýkožrouta smrkového se v okolí zvýšila (Obr. 11, Obr. 12) na smrkových výřezech se nemůže vyskytnout vyšší počet jedinců. Navíc velký počet poškozených stromů, stresovaných teplým a suchým počasím, které zůstaly stát ve studované oblasti, byly pravděpodobně atraktivnější pro *I. typographus* než experimentální smrkové výřezy (Fleischer et al., 2016, Mezei et al., 2017).



Obr. 12 Počet dospělých jedinců *Ips typographus* odchycených ve feromonových lapačích v TANAPu: V celém parku (bílé sloupce), na lokalitě s intervencí (Vyšné Hágy) (černé sloupce) a na lokalitě bez intervence (Tichá dolina) (šedé sloupce) (hodnoty + SD). V roce 2004 bylo instalováno celkem 100 feromonových lapačů (IT Ecolure, Fytofarm s.r.o., Slovensko); 50 bylo na lokalitě s intervencí a 50 na lokalitě bez intervence. Podle aktuálních doporučení (Jakuš et al., 2015) byl na ~5 ha lesa instalován jeden feromonový lapač. Lapače byly monitorovány každý týden od roku 2004 do roku 2017.

Malý vliv typu managementu na dynamiku populace brouků *I. typographus* může vyplynout z těsné blízkosti zón s protichůdnými typy managementu, takže dospělci mohli migrovat mezi zónami. V endemických podmínkách však imaga *I. typographus* pravděpodobně migrují z intervenčních porostů do lokalit bez intervence z důvodu nedostatku dostupných vhodných stromů v pečlivě obhospodařovaných lesích (Montano et al., 2016). Naproti tomu v podmínkách přemnožení mohou být nově vzniklé lesní okraje stresovány vyšší intenzitou slunečního záření a jsou tak predisponovány k náletu lýkožroutů a ke vzniku gradace lýkožrouta smrkového (Kautz et al., 2013; Mezei et al., 2012). Kromě toho nejasné strategie managementu v dané studijní oblasti (i v důsledku legislativních překážek), rozsáhlé předchozí gradace a změna klimatu (Schurman et al., 2018) pravděpodobně přispěly k nebývalému rozsahu gradace *I. typographus* ve Vysokých Tatrách, a v takto vysokých populačních hustotách jsou již managementová opatření neúčinná.

Konkurence vyplývající z vysoké populační hustoty výrazně ovlivňuje mortalitu a plodnost samic *I. typographus* (Anderbrant, 1988; Anderbrant, 1990; de Jong & Grijpma, 1986; Faccoli & Bernardinelli, 2011; Hedgren & Schroeder, 2004; Holuša & Lukášová, 2017; Marini et al., 2012; Wermelinger, 2004). To naznačuje, že hustota *I. typographus* může ovlivnit reprodukci v současné i následující generaci (Anderbrant et al., 1985; de Jong & Grijpma, 1986; de Jong & Sabelis, 1988; Grodzki, 2004; Sallé et al., 2005) a mohla by ukončit přemnožení kůrovců (Komonen et al., 2011). Ačkoli hustota požerků může ovlivnit populační dynamiku (Ginzburg & Taneyhill, 1994), lze tyto účinky na základě terénních údajů obtížně posoudit (Berryman, 2002; Grodzki & Gąsienica Fronek, 2017).

Klesající hustoty populací kůrovců *I. typographus* na m^2 kůry a snižující se produkce v dané studii jsou učebnicovým příkladem změn v dynamice populací *I. typographus*. Vysoké populační hustoty *I. typographus* zvyšují konkurenci larev a tím snižují přežívání (Anderbrant, 1990). Pokud larvy nenajdou vhodné lýko v okruhu <1 cm, mohou předčasně uhynout (de Jong & Sabelis, 1988). Velikost jedinců lýkožrouta smrkového obou pohlaví se snižuje s rostoucí populační hustotou (Thalenhorst, 1958; Ogibin, 1973; Botterweg, 1983; Anderbrant et al., 1985; Schlyter & Anderbrant, 1993; Sallé et al., 2005), což bylo v našem studiu reprezentováno zkrácením délky chodeb v dalších letech (Obr. 6). Samice jsou pak menší a snášejí méně vajíček v matečných chodbách, které jsou kratší (Thalenhorst, 1958; Anderbrant, 1990, Obr. 6). To ukazuje, že hustota ovlivňuje snášení vajíček více než v rámci jedné generace (Anderbrant et al., 1985). Se zvyšující se hustotou každá samice produkuje méně potomků, a navíc finální produkce potomků je dále redukována nižším přežitím v důsledku larvální konkurence (Anderbrant, 1990).

Jedinci, kteří se vyvíjeli v období vysokých hustot, jsou v průměru menší, než jedinci vyvinuti za nízkých hustot (Thalenhorst 1958; Ogibin, 1973). Thalenhorst (1958) také prokázal vliv velikosti samic na počet nakladených vajíček, tzn. malé samice nenakladou hodně vajíček. Nejsou však k dispozici žádné informace o tom, jak velikost samic ovlivňuje počet nově vznikající generace. Botterweg (1983) uvádí negativní vliv zvýšené hustoty na velikost a obsah tuku u potomků. Lipidy jsou používány jako zdroj energie během letu (Cockbain, 1961; Atkins, 1967, 1969; Thompson & Bennet, 1971) a zdá se, že využití tuku během letové aktivity také ovlivňuje odezvu na feromony u dospělců (Graham, 1959; Atkins, 1966; Choudhury & Kennedy, 1980).

Další faktor, který by mohl být ovlivněn konkurencí mezi larvami kůrovců, je jejich schopnost produkovat feromony ve fázi dospělce. Například, když jsou napadeny zdravé stromy, velká imaga mohou být úspěšnější ve zdolávání obranyschopnosti stromu ve formě výronu pryskyřice. Zároveň je vyžadována vysoká hustota napadení, aby došlo k usmrcení stromu, což vede ke konkurenci mezi larvami a menšími dospělci. To může snížit schopnost nové generace překonat odolnost stromů a tím urychlit pokles epidemické populace (Anderbrant et al., 1985).

Přežití potomstva závisí na hustotě a pravděpodobně představuje adaptaci na měnící se množství hostitelských dřevin během endemické fáze *I. typographus*, kdy je malý počet polámaných stromů kolonizován vysokým počtem dospělců kůrovců (Hedgren & Schroeder, 2004). Tento trend byl patrný v experimentu I bez ohledu na typ intervence (Tab. 5, Obr. 6). Jediným parametrem výrazně ovlivněným intervencí, byl poměr pohlaví (Obr. 9), tj. poměr mezi samicemi a samci, který byl vyšší na lokalitách s intervencí než bez intervence. Pravděpodobně to lze vysvětlit skutečností, že v krátkodobém horizontu může být pravděpodobnost výskytu gradace snížena managementem (např. odstraněním umírajících nebo poškozených stromů), který snižuje prostorovou konektivitu mezi přemnoženími (Seidl et al., 2015). Snížením počtu kůrovců však odstranění poškozených stromů na lokalitách s intervencí sníží intraspecifickou larvální konkurenci, a tím může prodloužit fázi poklesu gradace *I. typographus*. Bylo zjištěno méně matečných chodeb na m^2 kůry, ale více samic na samce na lokalitě s intervencí než na lokalitě bez intervence.

Obecně se předpokládá, že intervence účinně nezastaví vzniklou gradaci kůrovců. Podle Hughes & Drever (2001) má intervence malý vliv na velikost gradace. Dle výsledků Romme et al. (2006) odstranění stromů z porostu nezastaví gradaci kůrovců. Sproull et al. (2017) porovnávali mortalitu stromů způsobenou kůrovcem v porostech s intervencí a bez intervence. Výsledkem bylo, že management kůrovců je neúčinný v okolí porostů bez intervence. Vliv ochranných zón, migrace kůrovců z porostů bez intervence do porostů s intervencí však nebyly zohledněny (Grodzki, 2016; Mezei et al., 2017).

Larvy pestrokrovečníků rodu *Thanasimus* jsou dominantními predátory, a jejich počet v obou pokusech dosahoval 10 jedinců na m^2, počet všech predátorů v experimentu I přesáhl 20 jedinců na m^2. To je v souladu s předchozími výsledky o hustotě predujících brouků v Tatrách (Tykarski, 2006). Stejně jako v jiných studiích

(Mazur et al., 1996; Hilszczański et al., 2007; Fora et al., 2014) nebyl zjištěn žádný vliv typu managementu na hustotu predujících brouků. Pestrokrovečníci byli významně hojnější v experimentu I na lokalitách s intervencí než na lokalitách bez intervence, pravděpodobně proto, že upřednostňují otevřené slunné porosty (Schlyter & Lundgren, 1993; Warzee et al., 2006; Hilszczański et al., 2007).

Počet predátorů z řádu dvoukřídlých se pohyboval v rozmezí od 0 do 6 jedinců na m^2, v obou experimentech. Zástupci čeledí Dolichopodidae a Lonchaeidae představují hlavní predátory *I. typographus* (Wermelinger, 2002; Hedgren & Schroeder, 2004). Hustoty těchto predátorů jsou obvykle vyšší než stovky (Kausomović et al., 2018) nebo dokonce tisíce jedinců na m^2 (Dippel et al., 1997; Hedgren & Schroeder, 2004). Nízký počet zmíněných predátorů v této studii lze vysvětlit skutečností, že tyto druhy mohou dávat přednost stojícím stromům před ležícími smrkovými výřezy. Zástupci rodu *Medetera* jsou přilákáni ke své potravě směsí těkavých látek stromů a feromonů kořisti (Hulcr et al., 2005). Je prokázáno, že stojící stromy a lapáky se liší s ohledem na složení a rychlost uvolňování těkavých látek (Kalinová et al., 2014). Samice rodu *Medetera* obvykle kladou vajíčka v dolní části kmene stromu (Wermelinger, 2002), a tudíž velikost a instalace použitých smrkových výřezů neodpovídaly proporcím stromu a orientace predátora tak mohla být ovlivněna (Goyer et al., 2004). Je tedy možné, že metoda (instalace smrkových výřezů) použitá v této studii mohla vést k podcenění počtu predátorů z řádu Diptera.

V předložené studii se početnost predátorů řádu Diptera a larev rodu *Thanasimus* zvýšila od roku 2015 do roku 2017, zřejmě v důsledku alfa-numerické odpovědi predátorů na zvýšenou populační hustotu lýkožrouta smrkového (Weslien, 1994; Reeve, 1997; Wermelinger, 2002; Wermelinger, 2004; Schroeder, 2007; Holuša & Lukášová, 2017).

Aby byly hodnoty parazitismu u kůrovců co nejpřesnější, měly by být zjišťovány odkorněním napadeného stromu, pozorováním larev hostitele s larvami parazitoidů a poté kukel nebo kokonů. Bohužel jen několik studií bylo založeno na odkornění kmenů a takovém hodnocení (např. Schröder, 1974; Mendel, 1986). Míra parazitismu se v této studii pohybovala od 0 do 30 %. To koresponduje s dříve publikovanými výsledky z regionů s rozsáhlými přemnoženími lýkožrouta smrkového v různých časových obdobích na Šumavě (Holuša & Lukášová, 2017). Míra parazitismu byla <10 % (6 a 8 %) u krátkodobých přemnožení (1 rok) a pohybovala se v rozmezí 30 až 40 %

u dlouhodobých přemnožení (> 10 let) (Holuša & Lukášová, 2017). Porovnání výsledků různých studií je však obtížné, protože někteří autoři uvádějí pouze vylíhlé parazitoidy z lapáků (Feicht, 2006) nebo lapačů (Wermelinger et al., 2013).

Parazitoidi neodpovídají nutně hustotě *I. typographus*, ačkoli ektoparazitoidi byli na hustotě kůrovců závislí (Beaver, 1966; Beaver, 1967), a parazitismus byl pozitivně korelován s počtem vajíček na požerek (Obr. 9). V jiných případech však byl parazitismus larev kůrovců obvykle závislý na hustotě (Lozano et al., 1993; Lozano et al., 1994; Lozano et al., 1996 a; Lozano et al., 1996 b). Ačkoli parazitoidi mohou vykazovat numerickou odpověď na hustotu kůrovců, účinek může být podstatně zpožděn. To má za následek, že vztah je inverzně závislý na hustotě, přičemž vysoké infekční hladiny parazitismu se vyskytují až po poklesu počtu kůrovců (Reeve, 1997; Wermelinger, 2002; Wermelinger, 2004; Schroeder, 2007; Holuša & Lukášová, 2017). Výsledkem je, že numerické odpovědi nemusí pozitivně korelovat s hustotou imag kůrovců. Parazitismus bude ovlivněn i dalšími parametry, jako je tloušťka kůry, délka kladélka, druhu parazitoidů a alternativní zdroj potravy pro dospělé parazitoidy (Hougardy & Grégoire, 2003; Wegensteiner et al., 2015).

Ačkoli na první pohled byl parazitismus v předložené studii v experimentu I ve většině let na lokalitách s intervencí vyšší než na lokalitách bez intervence, rozdíl nebyl statisticky významný (Obr. 9). Nezdá se tedy, že by disturbance a položené smrkové výřezy negativně ovlivňovaly interakce mezi *I. typographus* a jejich přirozenými nepřáteli (Gwiazdowicz et al., 2012; Wermelinger et al., 2013). V souladu s tímto zjištěním bylo zjištěno, že kácení napadených živých stromů má jen velmi malý negativní dopad na přirozené populace nepřátel (Feicht, 2004; Hilszczański et al., 2007).

Předpokládaná hypotéza byla, že hladiny patogenů budou vyšší v porostech bez intervence než s intervencí (Vanická et al., 2016), ale infekční hladiny většiny patogenů byly velmi nízké bez ohledu na management. Diverzita patogenních druhů může být v Tatrách obecně nízká (viz také Michalková et al., 2012). Mikrosporidie *C. typographi*, virus *ItEPV* a eugregarina *G. typographi* jsou nejčastěji vyskytujícími se patogeny lýkožrouta smrkového a jejich infekční hladina se v různých lokalitách liší (Weiser et al., 2000; Weiser, 2002; Wegensteiner, 2004; Takov et al., 2010).

Infekce patogeny kůrovců nevedou k rychlé a jisté mortalitě, protože jejich přenos mezi jedinci je pomalý, a tudíž je nepravděpodobné, že by patogeny významně ovlivnily

populační dynamiku kůrovců. Spory patogenů se přenášejí především mezi dospělci *I. typographus* v rámci jednoho požerku, takže infekce trusem a zbytky mrtvých těl jiných kůrovců je málo pravděpodobná (Wegensteiner & Weiser, 1996). Pokud jsou infekční hladiny patogenů na počátku gradace nízké, patogeny nemusí být schopny šíření ani před koncem gradace.

Neogregarina *M. schwenkei* byla ve výzkumu v Tatrách nejčastěji zjištěný patogen. Infekční hladina zde pozitivně korelovala s počtem matečných chodeb na m^2 zřejmě proto, že infekční hladina patogenu může být ovlivněna populační hustotou *I. typographus* (Wegensteiner & Weiser, 1996; Holuša et al., 2009). *M. schwenkei* může znemožňovat dospělcům *I. typographus* opustit požerek (Weiser, 2002; Holuša & Lukášová, 2017) a tento patogen má tedy potenciál snížit početnost brouků při přerojování a zvýšit mortalitu během přezimování lýkožrouta smrkového.

Ačkoli se infekční hladiny mohou lokálně výrazně lišit v porostech s intervencí i lesních porostech bez intervence (Wermelinger, 2004; Wegensteiner et al., 2007; Wegensteiner et al., 2015; Lukášová et al., 2012), terénní experiment neodhalil žádný vliv intervence na infekční hladiny patogenů, jelikož na studovaných lokalitách bylo druhové spektrum i infekční hladiny patogenních organismů obecně a dlouhodobě nízké.

6.2 Mikrosporidie *Larssoniela duplicati* u *Ips duplicatus*

V dalším studiu byl srovnáván výskyt druhově specifického patogenu mikrosporidie *L. duplicati* vázaný na lýkožrouta severského v původních oblastech rozšíření s oblastmi, kde jeho přemnožení bylo zaznamenáno poměrně nedávno. V této studii byly zjištěny dva zajímavé výsledky. Infekční hladina *L. duplicati* v populacích *I. duplicatus* se významně snižuje se zeměpisným gradientem od severu k jihu, a naopak významně narůstá se zvyšující se nadmořskou výškou (Zimová et al., 2019).

V oblastech, kde je *I. duplicatus* původní, byla infekční hladina *L. duplicati* vysoká a dosahovala až 30 %. V oblastech, kde došlo k novému přemnožení *I. duplicatus*, se infekční hladina patogenu pohybovala kolem 10 % (Holuša et al., 2007). Nejvyšší zjištěná infekční hladina dosahovala 39,1 % a infekční hladiny byly na většině studovaných lokalit vyšší než 10 %, což je v souladu s předchozími studiemi (Weiser et al., 2006; Holuša et al., 2009; Lukášová & Holuša, 2013). Prostorové rozložení infekčních hladin analyzovaného patogenu nebylo ovlivněno prostorovým uspořádáním

studovaných lokalit (tj. lokality s vysokou nebo nízkou infekční hladinou nebyly nahloučené). Platilo to i přesto, že některé lokality, zejména v Polsku a České republice se nacházely v blízkosti smrkových porostů vysoce stresovaných suchem a houbovými chorobami. V takto stresovaných lesích se obvykle vyskytuje lýkožrout severský ve vyšších populačních hustotách než v porostech nestresovaných (Holuša & Liška, 2002; Holuša et al., 2010). Obecně lze říci, že prokázaný gradient zeměpisné šířky a nadmořské výšky souvisí s vyšším počtem jedinců v populacích na studijních lokalitách severní Evropy a v oblastech s dlouhodobým výskytem patogenu. Studijní lokality s početnějšími populacemi kůrovců jsou studovány častěji a mají pak vyšší infekční hladiny patogenů (Lukášová et al., 2013; Zimová et al., 2019).

Na základě těchto výsledků se zdá, že *L. duplicati* může ovlivnit invazivní šíření *I. duplicatus*. Pravděpodobným důvodem tohoto jevu je schopnost *L. duplicati* snižovat fitness infikovaných imag a v nově vytvořených ohniscích nákazy se šíří pomaleji.

Kromě výskytu *L. duplicati* byl u lýkožrouta severského potvrzen patogen *M. schwenkei* a další patogeny i paraziti, kteří jsou známí i u lýkožrouta smrkového. Obdobně také frekvence výskytu přirozených nepřátel lýkožrouta smrkového byly nižší v oblastech s novým ohniskem výskytu než v oblastech s dlouhodobými přemnoženími (více než 10 let) (Holuša & Lukášová, 2017). Pokud je populační hustota kůrovců nízká nebo pokud je kontakt mezi jedinci v požercích omezený, např. jako je tomu v porostech s intervencí, pravděpodobnost přenosu patogenu je nižší, a je tedy zaznamenána nízká infekční hladina některých běžných patogenů (Holuša et al., 2009; Zimová et al., 2019).

Infekční hladina *L. duplicati* se zvyšovala s počtem analyzovaných jedinců z jednotlivých lokalit. Zároveň se nemění se změnami v hustotě hostitelské populace (Weiser et al., 2006; Holuša et al., 2007; Holuša et al., 2009; Lukášová & Holuša, 2013), což naznačuje, že přenos je pravděpodobně vertikální a ne horizontální (Holuša et al., 2009), jako je tomu u některých jiných mikrosporidií (Jurc, 2004; Goertz et al., 2017). Doposud není jasné, proč by se infekční hladina měla zvyšovat s počtem analyzovaných imag *I. duplicatus*. V případě horizontálně přenášených patogenů se infekční hladina během reprodukce u kůrovců i během jedné generace zdvojnásobí nebo i ztrojnásobí (Lukášová & Holuša, 2011). V předloženém výzkumu byla hlavním faktorem spojeným s nízkými infekčními hladinami *L. duplicati* u lýkožrouta severského doba, po kterou byla oblast napadena tímto druhem kůrovce (Zimová et al., 2019).

Ips duplicatus má v boreálních lesích a v severním Polsku pouze jednu generaci ročně (Pfeffer, 1955; Schnaider & Sierpinski, 1955), ale má až tři generace ročně ve střední Evropě (Grodzki, 1997; Holuša et al., 2003; Holuša et al., 2006). Ačkoli nová přemnožení *I. duplicatus* se vyskytují jen sporadicky ve vyšších nadmořských výškách (Grodzki, 2002; Grodzki, 2003; Holuša et al., 2010; Vakula et al., 2011; Holuša et al., 2013), infekční hladina *L. duplicati* byla ve stávající studii spojena s nadmořskou výškou. To by mohlo být vysvětleno vztahem mezi zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou, tj. čím více jihovýchodních lokalit mělo nízkou infekční hladinu, mělo i nízkou nadmořskou výšku (Zimová et al., 2019).

Bylo dále zjištěno, že infekční hladina *L. duplicati* se nelišila mezi pohlavími *I. duplicatus* nebo mezi studovanými oblastmi, což je v souladu s předchozími zjištěními o *L. duplicati*, a týká se to i dalších patogenů (Wegensteiner et al., 1996; Lukášová & Holuša, 2011; Zimová et al., 2019).

Nevýznamné vztahy byly zjištěny mezi infekční hladinou *L. duplicati* a ostatními proměnnými; infekční hladina *C. typographi*, parazitismus střevních hlístic a hlístic v hemolymfě. Hlístice a *C. typographi* jsou nejčastěji uváděnými antagonisty *I. duplicatus* (Holuša et al., 2009; Lukášová & Holuša, 2012; Grucmanová et al., 2014). Infekční hladina *C. typographi* je často velmi nízká (Holuša et al., 2009). V této studii byla nalezena *C. typographi* pouze na třech lokalitách a infekční hladina byla vždy nižší než 3 %, což naznačuje, že *C. typographi* pravděpodobně neovlivňuje populační hustotu *I. duplicatus*. Parazitické hlístice jsou běžně spojovány s *I. duplicatus*, vyskytují se ve více než 70 % požercích kůrovců (Tenkáčová & Mituch, 1986; Tenkáčová & Mituch, 1987; Tenkáčová & Mituch, 1991; Grucmanová et al., 2014). Stejně jako v případě *C. typographi* hlístice neovlivňovaly infekční hladinu *L. duplicati* (Zimová et al., 2019).

6.3 Hlístice a mikrosporidie u dřevokazů rodu *Trypodendron*

Specializace ambrosiových brouků umožňuje vytvářet trojrozměrné požerky ve dřevě a druhy tak nejsou omezeny na lýko, kde dochází k větší konkurenci s jinými organismy (Lindgren & Raffa, 2013). *Trypodendron* spp. patří mezi ambrosiové brouky, jelikož jednotlivá vývojová stadia v požercích se živí kultivovanou houbou. Dospělci napadají odumřelé stromy, do kterých na svém těle přináší houbu, která slouží jako výživa pro larvy i dceřinné dospělce (Borden, 1988). Hustota náletu je indikována počtem

závrtových otvorů v hostiteli, např. u *T. lineatum* může dosahovat téměř 400 závrtových otvorů/m^2 plochy hostitelského stromu (Borkowski & Skrzecz, 2016).

Rod *Trypodendron* zahrnuje 14 druhů (Robideau et al., 2015), které se liší velikostí poškození, které způsobují hostitelským stromům, geografickým rozšířením a spektrem hostitelů. Ekonomicky nejvýznamnější druh *T. lineatum* běžně napadá jehličnaté porosty. Naopak, *T. domesticum* se obvykle vyskytuje v listnatých lesích (Salom & McLean, 1990; Petercord, 2006; Humble, 2009). Z tohoto důvodu není překvapující, že v této studii byl *T. lineatum* nejhojnějším a nejběžnějším z těchto druhů, následovaný *T. domesticum* a *T. laeve*. V dřívější době byl *T. laeve* považován za lesnicky významného škůdce ve střední Evropě (Holzschuh 1990a, b, 1995). Jeho význam pro lesnictví je však v současnosti, vzhledem k jeho hojnosti pouze na malém počtu lokalit, opomíjen. Z praktického hlediska se nerozlišuje napadení *T. lineatum* a *T. laeve*, jelikož bionomie, poškození a kontrola jsou u obou druhů velmi podobné (Bussler & Schmidt 2008, Lukášová et al., 2012).

U jiných rodů kůrovců, než u dřevokazů rodu *Trypodendron* se mohou jednotlivá vývojová stadia pohybovat v požercích vytvořených rodičovskými jedinci a rovněž v požercích vytvořených sousedními rodinami, protože se požerky mohou vzájemně propojit. Tento fakt usnadňuje horizontální přenos patogenů, které se šíří perorálně prostřednictvím infikovaného trusu (pro patogeny lokalizované ve střevě, včetně *C. typographi* a *G. typographi*) po uhynutí hostitele (pro patogeny lokalizované v tukovém tělese, jako je *M. schwenkei*). Infekční hladina těchto patogenů je ovlivněna populační hustotou kůrovců (Wegensteiner & Weiser, 1996). Na rozdíl od těchto skupin kůrovců se požerky dřevokazů rodu *Trypodendron* vzájemně nepropojují a vývojová stadia se živí houbami pouze ve svých požercích. To může být jeden z důvodu, proč byly hlístice v některých lokalitách dominantními parazity a proč byly infekční hladiny v této studii velmi nízké ve srovnání s lýkožrouty rodu *Ips* (Grucmanová & Holuša, 2013; Grucmanová et al., 2014, 2016).

Nízká míra parazitismu dokumentovaná v této studii může být také vysvětlena monogamií *Trypodendron* spp. Samice iniciují nálet a páří se s jedním samcem. Přestože samec zůstává v požerku se samicí a pomáhá jí čistit matečnou chodbu (McIntosh, 1994), v požerku je v těsném kontaktu pouze jeden pár dospělých jedinců. U polygamních druhů, jako je *Ips* spp., samec iniciuje obsazení stromu, obvykle vyhloubí snubní komůrku

a spáří se s několika samicemi (Raffa et al., 2015). To zintenzivňuje přenos patogenů a šíření infekce v populaci (Lukášová & Holuša, 2011).

Na studijních lokalitách byly kromě hlístic nalezeny pouze dva patogeny, a to *Chytridiopsis* sp. a hromadinka *Gregarina* sp., které se běžně vyskytují ve střevě řady zástupců podčeledi Scolytinae a jejich infekční hladiny se v různých lokalitách liší (Takov et al., 2007; Holuša et al., 2009; Takov et al., 2010). *C. typographi* se vyskytuje také u mnoha druhů kůrovců (Haidler, 1998; Händel, 2001) a je zjevně nespecifickým patogenem ve střevě řady kůrovců jehličnatých lesů (Wegensteiner, 2004). Infekční hladiny *G. typographi* se velmi liší a jsou proměnlivé napříč lokalitami i hostitelskými druhy (Holuša et al., 2009; Wegensteiner et al., 2010). Protože molekulární a morfologická data v této studii nebyla analyzována, oba patogeny jsou prezentovány pouze jako *Chytridiopsis* sp. a *Gregarina* sp.

7 Závěr a doporučení pro praxi

Typ intervence v lesních porostech byl dlouhodobě považován za jeden z významných faktorů vyvíjející tlak na populace lýkožrouta smrkového. To, zda je ve smrkových porostech intervence, může výrazně ovlivnit infekční hladinu patogenů *I. typographus*. Druhy patogenů, které se vyskytují zřídka a s nízkou infekční hladinou, mají tendenci zůstat ve starých bezintervenčních ohniscích *I. typographus*. V meta-analýze dat o patogenech bylo tedy předpokládáno, že infekční hladiny a diverzita patogenů budou pravděpodobně vyšší na lokalitách bez intervence než na lokalitách s intervencí, protože hostitelé a jejich patogeny jsou z prostředí odstraňováni postupně se zpracovaným napadeným dřívím. Statistickým srovnáním jednotlivých lokalit bylo zjištěno, že většina běžných patogenů se skutečně vyskytuje ve vyšších infekčních hladinách na lokalitách bez lesnického managementu. Jedinou výjimku tvoří mikrosporidie *C. typographi*, která byla zjištěna jako běžnější druh na lokalitách s lesnickým managementem.

V navazujícím terénním studiu bylo potvrzeno, že typ intervence v národních parcích v TANAP a TPN významně neovlivnil populační hustoty *I. typographus*, infekční hladiny parazitismu, infekční hladiny patogenů ani predaci. Přestože zásah mírně zvýšil počet larev predátorů *Thanasimus*, přirození nepřátelé měli malý nebo žádný dopad na potlačení přemnožení kůrovců. Podobné výsledky byly získány v jiných studiích. Například v dlouhodobé studii v Norsku nebyla velikost populace *I. typographus* regulována parazitoidy nebo predátory (Økland & Christiansen, 2001). Daná zjištění naznačují, že zejména zvýšení intraspecifické kompetice, více než přirození nepřátelé, vyvolává pokles početnosti *I. typographus*. Míra zhoršení kvality lýka je kruciálnější mortalitní faktor pro kůrovce a jejich dynamiku než interakce parazitoid/hostitel (Wermelinger et al., 2013).

Obdobné výsledky byly dosaženy i analýzou infekční hladiny mikrosporidie *L. duplicati,* která je specifická pro šířícího se lýkožrouta severského, a je pravděpodobně pouze chronickým patogenem s minimálním vlivem na hostitelského jedince – zejména v oblasti původního rozšíření hostitele. Předpokládá se, že mikrosporidie může zpočátku negativně ovlivnit letovou schopnost pionýrských jedinců a jejich úspěšnost při napadání nových hostitelských stromů, ale v čase (několik let) se infekční hladina této mikrosporidie v nové populaci zvyšuje a rozdíly jsou minimalizovány. Infekční hladina *L. duplicati* v populaci *I. duplicatus* klesá se zeměpisnou šířkou, přičemž nejvyšší hladiny byly zjištěny v původním areálu dlouhodobých přemnožení a nejnižší na jihu v nových

gradačních oblastech, kde se lýkožrout začal vyskytovat a přemnožovat teprve nedávno. Infekční hladina se zvyšuje s nadmořskou výškou, ale dopad nadmořské výšky je ovlivněn rovněž zeměpisnou šířkou. Hostitel – lýkožrout severský a jeho patogen – *L. duplicati* tedy kopírují gradient zeměpisné šířky a nadmořské výšky. To s největší pravděpodobností odráží skutečnost, že šíření patogenu je opožděno. Nadmořská výška navíc souběžně se zeměpisnou šířkou naznačuje určité klimatické limity patogenu – protože v severní Evropě a vyšších nadmořských výškách jsou nižší průměrné teploty a vyšší vlhkost než v jižnějších oblastech šíření. Toto zjištění je důležité z hlediska ochrany porostů před lýkožroutem severským, přestože *L. duplicati* nemá obecně výrazný dopad na jeho populace, protože virulence patogenu by mohla mít určitý vliv na úspěšnou kolonizaci nových území.

U dřevokazů rodu *Trypodendron,* jako druhů s odlišnou bionomií v porovnání s lýkožrouty, bylo poprvé popsáno druhové spektrum patogenů. Předložené výsledky dokumentují velmi nízké infekční hladiny patogenů a hlístic u tří sledovaných ambrosiových druhů dřevokazů. Předpokládá se, že nízké infekční hladiny patogenů souvisí s životním cyklem těchto druhů jako je monogamie a chování při úživném žíru. Tito ambrosioví kůrovci se živí houbami v požercích, které se navzájem nepropojují, což snižuje kontakt a tím i pravděpodobnost horizontálního přenosu. Význam patogenních organismů při snižování populačních hustot u těchto druhů je tak zcela marginální.

8 Seznam literatury a použitých zdrojů

Amezaga, I., Garbisu, C. 2000. Effect of intraspecific competition on progeny production of *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). Environmental Entomology, 29, 1011–1017. https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.5.1011.

Anderbrant, O., Schlyter, F., Birgersson, G., 1985. Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. Oikos, 45, 89–98. https://doi.org/10.2307/3565226.

Anderbrant, O., 1988. Survival of parent and brood adult bark beetles, *Ips typographus*, in relation to size, lipid content and re-emergence or emergence day. Physiological Entomology, 13, 121–129. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1988.tb00915.x.

Anderbrant, O. 1990. Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. Ecological Entomology, 15, 1–8. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1990.tb00777.x.

Ardan, K, 1994. Microbial control of storage pests using the entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana* with special reference to Sitophilus zeamais and *Callosobruchus chinensis*. MSc Thesis. University of London, UK.

Atkins, M. D. 1966. Laboratory studies on the behaviour of the Douglas-Fir Beetle *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins. The Canadian Entomologist, 98, 953–991. https://doi.org/10.4039/Ent98953-9.

Atkins, M.D., 1967. The effect of rearing temperature on the size and fat content of the Douglas–Fir Beetle. The Canadian Entomologist, 99, 181. https://doi.org/10.4039/Ent99181-2.

Atkins, M.D., 1969. Lipid loss with flight in the Douglas-Fir Beetle. The Canadian Entomologist, 101, 164–165. https://doi.org/10.4039/Ent101164-2.

Atkins, M.D., 1975. On factors affecting the size, fat content and behavior of a scolytid. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 78, 209–218. DOI: 10.1111/j.1439-0418.1975.tb04173.x.

Austarå, Ö., Annila, E., Bejer, B., Ehnström, B., 1983. Insect pests in forests of the Nordic countries, 1977–1981. Fauna Norvegica Series B, 31, 8–15.

Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R.C., Wild, J., Clear, J.L., Čada, V., Donato, D.C., 2015. Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. Plos One, 10 (9), 1–18. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139214.

Bakke, A., 1975. Aggregation pheromone in the bark beetle, *Ips duplicatus* (Sahlberg). Norwegian Journal of Entomology, 22, 67–69.

Bakke, A., Sæther, T., Kvamme, T., 1983. Mass trapping of the spruce bark beetle *Ips typographus*. Pheromone and trap technology. Meddelelser fra Norsk Institutt for Skogforskning, 38 **(**3), 1–35.

Balachowsky, A.S., 1949. Faune de France 50. Coléoptères, Scolytides; Paul Lechevalier, Paris, France, 320.

Bałazy, S., 1966. Living organisms regulate population density of bark beetles in spruce forests, with special reference to entomopathogenic fungi. Poznańskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk, Wydzial. Nauk Rolniczych i Leśnych, 21(1), 3–48.

Bałazy, S., 1968. Analysis of bark beetle mortality in spruce forests in Poland. Ekologia Polska, 16 (33), 657–687.

Batra, L.R., 1963. Ecology of ambrosia fungi and their dissemination by beetles. Transactions of the Kansas Academy of Science, 66 (2), 213–236. https://doi.org/10.2307/3626562.

Bauer, J.; Vité, J., 1975. Host selection by *Trypodendron lineatum*. Naturwissenschaften, 62, 539. DOI: 10.1007/BF00609080.

Beaver, R.A., 1966. Development and expressions of population tables for bark beetle *Scolytus scolytus* (F.). Journal of Animal Ecology, 35, 27–41. https://doi.org/10.2307/2687.

Beaver, R.A., 1967. Regulation of population density in bark beetle *Scolytus scolytus* (F). Journal of Animal Ecology, 36, 435–451. https://doi.org/10.2307/2924.

Beaver, R.A., 1989. Insect-fungus relationship in the bark and ambrosia beetles. In: Wilding N, Collins NM, Hammond PM, Webber JF, editors. Insect-fungus interactions. Elsevier Ltd. 121–143. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751800-8.50011-2.

Berryman, A.A., 1982. Biological control, thresholds, and pest outbreaks. Environmental Entomology, 11, 544–549. https://doi.org/10.1093/ee/11.3.544.

Berryman, A., 2002. Population: a central concept for ecology? Oikos, 9, 439–442. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970314.x.

Bjørnson, S., Schütte, C., 2003. Pathogens of mass-produced natural enemies and pollinators. In J. C. van Lenteren (Ed.), Quality control and production of biological control agents. Theory and Testing Procedures, 133–167.

Blomquist, G.J., Figueroa-Teran, R., Mory, A., Song, M., Gorzlski, A., Abbott, N.L., Chang, E., Tittiger, C., 2010. Pheromone production in bark beetles. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 40, 699–712. DOI: 10.1016/j.ibmb.2010.07.013.

Bobiec, A., 2002. Living stands and dead wood in the Bialowieza forest, suggestions for restoration management. Forest Ecology Management, 165, 125–140. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00655-7.

Bodziarczyk, J., Szwagrzyk, J., Zwijacz-Kozica, T., Zięba, A., Szewczyk, J., Gazda, A., 2019. The structure of forest stands in the Tatra National Park: The results of 2016–2017 inventory. Forest Research Papers, 80 (1), 13–21. https://doi.org/10.2478/frp-2019-0002.

Bombosch, S., 1954. Zur Epidemiologie des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). In. Die Grosse Borkenkäferkalamität in Sudwestdeutschland 1944-1951. G. Wellenstein (Ed.). Ringingen, Germany, Forstschutzstelle Sudwest, 39–83.

Borden, J., 1988. The striped ambrosia beetle. Dynamics of forest insect populations. Patterns, causes, implications. A. Berryman, Plenum Press, 579–596.

Borden, J.H., Chong, L.J., Savoie, A., Wilson, I.M., 1997. Responses to green leaf volatiles in two biogeoclimatic zones by striped ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum*. Journal of Chemical Ecology, 23, 2479–2491.

Borden, J.H., King, C.J., Lindgren, B.S., Chong, L., Gray, D.R., Oehlschlager, A.C., Slessor, K.N., Pierce, H.D., 1982. Variation in response of the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* from two continents to semiochemicals and trap form. Environmental Entomology, 11, 403–408. https://doi.org/10.1093/ee/11.2.403.

Borkowski, A., Skrzecz, I., 2016. Ecological segregation of bark beetle (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) infested Scots pine. Ecological Research, 31,135–144. DOI 10.1007/s11284-015-1322-y.

Botterweg, P.F., 1983. The effect of attack density on size, fat content and emergence of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 96, 47–55. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1983.tb03640.x.

Boucias, D.G., Pendland, J.C., 1998. Entomopathogenic fungi; Fungi Imperfecti. In: Principles of Insect Pathology, 10. Ed. by Boucias DG, Pendland JC, Kluwer Academic Publishers, Boston, 183–192.

Bouček, Z., 1957. Über einige forstwirtschaftlich wichtige Pteromaliden aus der Tsechoslowakei. (Hymenoptera: Chalcidoidea). Acta faunistica entomologica musei nationalis Pragae, 75.

Bright, D.E., Skidmore, R.E., 2002. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), supplement 2 (1995–1999). Ottawa: NRC Research Press.

Brosinger, F., Östreicher, S., 2009. Die Fichte im Wandel, In: LWF (Ed.), Fichtenwälder Im Klimawandel, 11–15. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.11.013

Brunet, J., Fritz, Ö., Richnau, G., 2010. Biodiversity in European beech forests – a review with recommendations for sustainable forest management. Ecological Bulletins, 53, 77–94.

Brus, D.J., Hengeveld, G.M., Walvoort, D.J.J., Goedhart, P.W., Heidema, A.H., Nabuurs, G.J., Gunia, K., 2012. Statistical mapping of tree species over Europe. European Journal of Forest Research, 145–157. DOI: 10.1007/s10342-011-0513-5.

Burjanadze, M., Goginashvili, N., 2009. Occurrence of pathogens and nematodes in the spruce bark beetles, *Ips typographus* (Col., Scolytidae) in Borjomi gorge. BNAS. 3, 145–149.

Bussler, H., Schmidt, O., 2008. *Trypodendron laeve* Eggers, 1939 - Ein wenig bekannter Nutzholzborkenkäfer – Forstschutz Aktuell, Wien, 45, 11–13.

Byers, J.A., 1992. Attraction of bark beetles, *Tomicus piniperda*, *Hylurgops palliatus*, and *Trypodendron domesticum* and other insects to short-chain alcohols and monoterpenes. Journal of Chemical Ecology, 18, 2385–2402. https://doi.org/10.1007/BF00984957.

Byers, J.A., 2004. Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe: A Synthesis (ed. by F. Lieutier, A. Battisti, J. C. Gregoire and H. Evans), Springer, The Netherlands, 89–134.

Byers, J.A., Schlyter, F., Birgersson, G., Francke, W., 1990. E-myrcenol in *Ips duplicatus*: An aggregation pheromone component new for bark beetles. Experientia, 46, 1209–1211. DOI: 10.1007/BF01936939.

Byers, J.A., Zhang, Q., 2012. Chemical ecology of bark beetles in regard to search and selection of host trees. Recent Advances in Entomological Research from Molecular Biology to Pest Management (ed. by T. Liu and L. Kang), Springer, Germany, 150–190. DOI:10.1007/978-3-642-17815-3_9.

Capinera, J.L., 2004. Encyclopedia of entomology. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Cardoza, Y.J., Paskewitz, S., Raffa, K.F., 2006. Traveling through time and space on wings of Beetles: A tripartite insect-fungi-nematode association. Symbiosis. 41, 71–79

Chararas, C., 1962. Scolytides des Coniferes. P. Lechevallier, France.

Choudhury, J. H., Kennedy, J. S., 1980. Light versus pheromone-bearing wind in the control of flight direction by bark beetles, *Scolytus multistriatus*. Physiological Entomology, 5, 207–214. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1980.tb00228.x.

Christiansen, E., Bakke, A., 1988. The spruce bark beetle of Eurasia. Dynamics of Forest Insect Populations. Plenum Press, New York, 479–503.

Cockbain, A.J. 1961. Fuel utilization and duration of tethered flight in Aphis fabae Scop. Journal of Experimental Biology, 38, 163.

Corradi, N., 2015. Microsporidia: eukaryotic intracellular parasites shaped by gene loss and horizontal gene transfers. Annual Review of Microbiology, 69, 167–183. https://doi.org/10.1146/annurev-micro-091014-104136.

Corsaro, D., Wylezich, C., Venditti, D., Michel, R., Walochnik, J., Wegensteiner, R., 2019, Filling gaps in the microsporidian tree: rDNA phylogeny of *Chytridiopsis typographi* (Microsporidia: Chytridiopsida). Parasitology Research, 118, 169–180. https://doi.org/10.1007/s00436-018-6130-1.

Cuomo. C.A., Desjardins, C.A., Bakowski, M.A., Goldberg, J., Ma, A.T., Becnel, J.J., Didier, E.S., Fan, L., Heiman, D.I., Levin, J.Z., Young, S., Zeng, Q., Troemel, E.R., 2012. Microsporidian genome analysis reveals evolutionary strategies for obligate intracellular growth. Genome Research, 22 (12), 2478–2488. https://doi.org/10.1101/gr.142802.112.

Daise, 2009. Handbook of Alien Species in Europe. Springer, Berlin.

Danks, H.V., 1987, Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Canada.

Davídková, M., Doležal, P., 2019. Temperature-dependent development of the double-spined spruce bark beetle *Ips duplicatus* (Sahlberg, 1836) (Coleoptera; Curculionidae). Agricultural and Forest Entomology, 21, 388–395. DOI: 10.1111/afe.12345.

de Jong, M.C.M., Gripjpma, P., 1986. Competition between larvae of *Ips typographus*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 41, 121–133. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1986.tb00518.x.

de Jong, M.C.M., Sabelis, M.W., 1988. How bark beetles avoid interference with squatters: an ESS for colonization by *Ips typographus*. Oikos, 51, 88–96. DOI: 10.2307/3565811.

Denlinger, D.L., 2002. Regulation of diapause. Annual Review of Entomology, 47, 93–122. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145137.

Dippel, C., Heidger, C., Nicolai, V., Simon, M., 1997. The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems (Coleoptera: Scolytidae). Entomologia Generalis, 21, 161–175. DOI: 10.1127/entom.gen/21/1997/161.

Dobesberger, E.J., 2004. *Trypodendron domesticum*. Exotic forest pest information system for North America. North American Forest Commission, USDA Forest Service, USA.

Dobor, L., Hlásný, T., Rammer, W., Zimová, S., Barka, I., Seidl, R., 2020. Spatial configuration matters when removing windfelled trees to manage bark beetle disturbances in Central European forest landscapes. Journal of Environmental Management, 254. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109792.

Duduman, M.L., 2014. Field response of the northern spruce bark beetle *Ips duplicatus* (Sahlberg) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) to different combinations of synthetic pheromone with (−)-*α*-pinene and (+)-limonene. Agricultural and Forest Entomology, 16, 102–109. DOI: 10.1111/afe.12039.

Duduman, M.L., Isaia, G., Olenici, N., 2011. *Ips duplicatus* (Sahlberg) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) distribution in Romania. Bulletin of the Transylvania University of Braşov, 4, 19–26.

Dworschak, K., Meyer, D., Gruppe, A., Schopf, R., 2014. Choice or constraint: plasticity in overwintering sites of the European spruce bark beetle. Forest Ecology Management, 328, 20–25. http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.012.

Dyer, E.D.A., Chapman, J.A., 1965. Flight and attack of the ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum* (Oliv.) in relation to felling date of logs. The Canadian Entomologist, 97, 42–57. DOI: https://doi.org/10.4039/Ent9742-1.

Eck, R., 1990a. Zur Bionomie einiger bei Borkenkäfern (besonders bei *Ips typographus*) parasitierenden Hymenopteren. Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden, 17, 115–125.

Eck, R., 1990b. Die parasitischen Hymenopteren des *Ips typographus* in der Phase der Progradation; Artenspektrum und Parasitierungsraten in einigen Waldgebieten der ehemaligen DDR. Entomologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden 53, 151–178.

Eggers, H., 1939. Japanische Borkenkäfer II. Arb. morph. taxon. Entomology Berlin-Dahlem, 6, 114–123.

Escherich, K., 1923. Die Forstinsekten Mitteleuropas. Berlin, Parey, 2, 663.

Faccoli, M., 2000. Osservazioni bio-ecologiche relative a *Tomicobia seitneri* (Ruschka) (Hymenoptera Pteromalidae), un parassitoide di *Ips typographus* (L.) (Coleoptera Scolytidae). Frustula Entomologica, 23, 47–55.

Faccoli, M., 2001. *Tomicobia seitneri* (Ruschka), *Ropalophorus clavicornis* (Wesmael) and *Coeloidesbostrychorum Giraud*: three hymenopterous parasitoids of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) new to Italy. Bollettino della Società entomologica italiana, 133, 237–46.

Faccoli, M., 2002. Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps. Journal of Pest Science, 5, 62–68. DOI: 10.1034/j.1399-5448.2002.02017.x.

Faccoli, M., Bernardinelli, I., 2011. Breeding performance of the second generation in some bivoltine populations of *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) in the south-eastern. Alps. Journal of Pest Science, 84, 15–23. https://doi.org/10.1007/s10340-010-0320-7.

Fayta, P., Machmer, M.M., Steeger, C., 2005. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers—a literature review. Forest Ecology Management, 206, 1–14. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.10.054.

Feicht, E., 2004. Parasitoids of *Ips typographus* (Col., Scolytidae), their frequency and composition in uncontrolled and controlled infested spruce forest in Bavaria. Journal of Pest Science, 77, 165–172. https://doi.org/10.1007/s10340-004-0047-4.

Feicht, E., 2006. Frequency, species composition and efficiency of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) parasitoids in infested spruce forests in the national Park "Bavarian Forest" over three consecutive years. Journal of Pest Science, 79, 35–39. https://doi.org/10.1007/s10340-005-0098-1.

Fettig, C.J., Hilszczański, J., 2015. Management strategies for bark beetles in conifer forests, in: F. Vega, R. Hofstetter (eds) Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive species. Elsevier, 555–584. DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00014-9.

Fleischer, P., Pichler, V., Fleischer, P.Jr., Holko, L., 2017. Forest ecosystem services affected by natural disturbances, climate and land-use changes in the Tatra Mountains. Climate Research., 79, 87–71. https://doi.org/10.3354/cr01461.

Fleischer, P.Jr., Fleischer, P., Ferenčík, J., Hlaváč, P., Kozánek, M., 2016. Elevated bark temperature in unremoved stumps after disturbances facilitates multi-voltinism in *Ips typographus* population in a mountainous forest. Lesnický Časopis – Forestry Journal, 62, 1522. https://doi.org/10.1515/forj-2016-0002.

Floren, A., Müller, T., Dittrich, M., Weiss, M., Linsenmair, K.E., 2014. The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to deadwood enrichment. Forest Ecology and Management, 323, 57–64. DOI: 10.1016/j.foreco.2014.03.028.

Fora, C.G., Banu, C.M., Chisalița, I., Moatar, M.M., Oltean, I., 2014. Parasitoids and predators of *Ips typographus* (L.) in unmanaged and managed spruce forests in natural park Apuseni, Romania. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici, 42, 270–274. https://doi.org/10.15835/nbha4219430.

Forsse, E., 1991. Flight propensity and diapause incidence in five populations of the bark beetle *Ips typographus* in Scandinavia. Entomologia Experimentalis et Applicata, 61, 53–57. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1991.tb02395.x.

Franceschi, V.R., Krokene, P., Christiansen, E., Krekling, T., 2005. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetlesand other pests. New Phytologist, 167, 353–376. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x.

Francke – Grosmann, H., 1956. Hautdrüsen als Träger der Pilzsymbiose bei Ambrosiakäfern. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, 45 (3), 275–308.

Francke – Grosmann, H., 1967. Ectosymbiosis in wood-inhabiting insects. In: Symbiosis: Associations of Invertebrates, Birds, Ruminants, and Other Biota. Academic Press, 141–205.

Franjević, M., 2013. Bivoltinism of european hardwood ambrosia beetle *Trypodendron domesticum* in croatian lowland oak stands of jastrebarski lugovi. Prethodno priopćenje – Preliminary communication. Šumarski list, 9–10, 495–498.

Funke, W., Petershagen, M., 1991. Zur Orientierung und zur Flugaktivität von *Ips typographus* L. und *Trypodendron lineatum* Ol. (Scolytidae). In: Wulf, A., Kehr, R., (Eds.), Borkenkäfer-Gefahren nach Sturmschäden: Möglichkeiten und Grenzen einer integrierten Bekämpfung. Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin, 267, 94–100.

Funke, W., Petershagen, M., 1994. Zur Flugaktivität von Borkenkäfern. Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal, 47, 5–10.

Gauss, R., 1954. Der Ameisenbuntkäfer *Thanasimus* (Clerus) *formicarius* Latr. als Borkenkäferfeind. In: Die grosse Borkenkäferkalamität in Sädwestdeutschland 1944–1951. Ed. by Wellenstein A, Forstschutzstelle Sädwest, Ringingen, Germany, 417–429.

Gilbert, M., Grégoire, J.C., 2003. Site condition and predation influence a bark beetle's success: a spatially realistic approach. Agricultural and Forest Entomology, 5, 87–96. https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00167.x.

Ginzburg, L.R., Taneyhill, D.E., 1994. Population-cycles of forest lepidoptera - a maternal effect hypothesis. Journal of Animal Ecology, 63 (1), 79–92. DOI: 10.2307/5585.

Godonou, I., Green, K.R., Oduro, K.A., Lomer, C.J., Afreh-Nuamah, K., 2000. Field evaluation of selected formulations of *Beauveria bassiana* for the management of the banana weevil (*Cosmopolites sordidus*) on plantain (Musa spp., AAB group). Biocontrol Science and Technology, 10, 779–788. DOI: 10.1080/09583150020011726.

Goertz, D., Pernek, M., Haendel, U., Kohlmayr, B., Wegensteiner, R., 2017. Infection, course of disease and effects of Canningia tomici in *Tomicus piniperda* and *Tomicus minor* (Coleoptera: Curculionidae). Periodicum Biologorum, 119, 285–293. https://doi.org/10.18054/pb.v119i4.4998.

Gottwald, T.R., Tedders, W.L., 1983. Suppression of pecan weevil (Coleoptera: Curculionidae) populations with entomopathogenic fungi. Enviromental Entomology, 12, 471–474. https://doi.org/10.1093/ee/12.2.471.

Goyer, R.A., Lenhard, G.J., Strom, B.L., 2004. The influence of silhouette color and orientation on arrival and emergence on *Ips* pine engravers and their predators in loblolly pine. Forest Ecology and Management, 191, 147–155. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.012.

Graham, K. 1959. Release by flight exercise of a chemotropic response from photopositive domination in a scolytid beetle. Nature, London, 184, 283.

Grodzki, W., 1997. Mozliwosci kontroli liczebnosci populacji kornika zrosłozębnego *Ips duplicatus* C.R. Sahlb. na poludniu Polski. Sylwan, 11, 25–36.

Grodzki, W., 2002. An attempt to establish the extent and prevalence of the bark beetle *Ips duplicatus* C.R. Sahlb. (Coleoptera: Scolytidae) in mountain spruce stands in the Western Carpathians. Sylwan, 146, 45–52. DOI: 10.7160/sab.2013.440205.

Grodzki, W., 2003. Distribution range of the double spined bark beetle *Ips duplicatus* C.R. Sahlb. (Col.: Scolytidae) in the mountain areas of southern Poland. Sylwan, 8, 29–36.

Grodzki, W., 2004. Some reactions of *Ips typographus* (L.) (Col.: Scolytidae) to changing breeding conditions in a forest decline area in the Sudeten Mountains, Poland. Journal of Pest Science, 77, 43–48. DOI:10.1007/s10340-003-0026-1.

Grodzki, W., 2007. Wykorzystanie pułapek feromonowych do monitoringu populacji kornika drukarza w wybranych parkach narodowych w Karpatach. Pr. Instytut Badawczy Leśnictwa, Rozprawy i Monografie 8.

Grodzki, W., 2012. Two types of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. infestation by the double spined bark beetle *Ips duplicatus* C.R. Sahib. (Coleoptera: Scolytidae) in southern and north-eastern Poland. Folia Forestalia Polonica, series A, 54 (3), 169–174.

Grodzki, W., 2013. Kornik drukarz *Ips typographus* (L.) i jego rola w ekosystemach leśnych. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa, 214.

Grodzki, W., 2016. Mass outbreaks of the spruce bark beetle *Ips typographus* in the context of the controversies around the Białowieża Primeval Forest. Forest Research Papers, 77 (4), 324–331. https://doi.org/10.1515/frp-2016-0033.

Grodzki, W., Gąsienica Fronek, W., 2017. Occurrence of *Ips typographus* (L.) after wind damage in the Kościeliska Valley of the Tatra National Park. Forest Research Papers, 78 (2), 113–119. https://doi.org/10.1515/frp-2017-0012.

Grodzki, W., Gąsienica Fronek, W., 2018. Wpływ postępowania ochronnego na występowanie kornika drukarza *Ips typographus* (L.) w Dolinie Kościeliskiej w Tatrzańskim Parku Narodowym. Sylwan, 162 (8), 628−637. https://doi.org/10.26202/sylwan.2018032.

Grodzki, W., Gąsienica Fronek, W., 2019. The European spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) in wind-damaged stands of the eastern part of the Tatra National Park – the population dynamics pattern remains constant. Folia Forestalia Polonica, 61 (3), 174–181. https://doi.org/10.2478/ffp-2019-0017.

Grodzki, W., Guzik, M., 2009. Wiatro− i śniegołomy oraz gradacje kornika drukarza w Tatrzańskim Parku Narodowym na przestrzeni ostatnich 100 lat. Próba charakterystyki przestrzennej. W: Guzik M. [red.]. Konferencja „Długookresowe zmiany w przyrodzie i użytkowaniu obszaru TPN", TPN, Zakopane, 33−46.

Grodzki, W., Jakuš, R., Gazda, M, 2003. Patterns of bark beetle occurrence in Norway spruce stands of national parks in Tatra Mts. in Poland and Slovakia. Journal of Pest Science, 76, 78–82. https://doi.org/10.1046/j.1439-0280.2003.03018.x.

Grodzki, W., Jakuš, R., Lajzová, E., Sitková, Z., Maczka, T., Škvarenina, J., 2006. Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. Annals of Forest Science, 63, 55–61. https://doi.org/10.1051/forest:2005097.

Grodzki, W., Kosibowicz, M., 2015. An attempt to use the fungus *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. in forest protection against the bark beetle *Ips typographus* (L.) in the field. Lesnická Práce, Badaw, 76, 5–17. https://doi.org/10.1515/frp-2015-0001.

Grodzki, W., Turčáni, M., Jakuš, R., Hlásny, T., Raši, R., McManus, M.L., 2010. Bark beetles in the Tatra Mountains. International research 1998– 2005 – an overview. Folia Forestalia Polonica, 52, 114–130. https://doi.org/10.5281/zenodo.30733.

Grucmanová, Š., Holuša, J., 2013. Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus *Ips* (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe. Acta Zoologica Bulgarica, 65,547–556.

Grucmanová, Š., Holuša, J., Trombik, J., Lukášová, K., 2014. Large larch bark beetle *Ips cembrae* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in the Czech Republic: analysis of population development and catches in pheromone traps. Forestry Journal, 60, 143–149. DOI: 10.2478/forj-2014-0015.

Grucmanová, Š., Holuša, J., Čermák, V., Nermuť, J., 2016. Nematodes associated with *Ips cembrae* (Coleoptera: Curculionidae): comparison of generations, sexes and sampling methods. Journal of Applied Entomology, 140, 395–403. https://doi.org/10.1111/jen.12269.

Gubka, A., Kunca, A., Longauerová, V., Maľová, M., Vakula, J., Galko, J., Nikolov, C., Rell, S., Zúbrik, M., Leontovyč, R., 2014. Vetrová kalamita Žofia z 15. 5. 2014. Usmernenie Lesníckej ochranárskej služby, NLC, Zvolen 8.

Gwiazdowicz, D.J., Kamczyc, J., Teodorowicz, E., Błoszyk, J., 2012. Mites communities associated with *Ips typographus* in managed and natural Norway spruce stands. Central European Journal of Biology, 7, 910–916. https://doi.org/10.2478/s11535-012-0070-z.

Haidler, B., 1998. Pathogene und Parasiten von Fichtenborkenkäfern in einem Fichtenbestand am Achner Kogel bei Tamsweg. Diplomarbeit an der Formal- u. Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien.

Haidler, B., Wegensteiner, R., Weiser, J., 2003. Occurrence of microsporidia and other pathogens in associated living spruce bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) in an Austrian forest. Insect Pathogens and Insect Parasitic Nematodes, International Organisation for Biological and Integrated Control – West Palaearctic Regional Section – Bulletin, 26 (1), 257–260.

Han, B., Weiss, L.M., 2017. Microsporidia: obligate intracellular pathogens within the fungal kingdom. Microbiol Spectrum, 5 (2). https://doi.org/10.1128/microbiolspec.FUNK-0018-2016.

Händel, U., 2001. Untersuchungen zum Gegenspielerkomplex assoziiert lebender Fichtenborkenkäfer (Col., Scolytidae) aus naturnahen und sekundären Fichtenbeständen unter besonderer Berücksichtigung der Pathogene. PhD Thesis, BOKU University, Vienna.

Händel, U., Wegensteiner, J., Weiser, J., Žižka, Z., 2003. Occurence of pathogens in associated living bark beetles (Col., Scolytidae) from different spruce stands in Austria. Anzeiger für Schädlingskunde, 76 (1), 22–32. DOI: 10.1046/j.1439-0280.2003.03007.x.

Hanewinkel, M., Hummel, S., Cullmann, D.A., 2010. Modelling and economicevaluation of forest biome shifts under climate change in Southwest Germany.Forest Ecology and Management, 259, 710–719. http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.021.

Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., Zimmermann, N.E., 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. Nature Climate Change, 3, 203–207. http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1687.

Harrington, T.C., 2005. Ecology and evolution of mycophagous bark beetles and their fungal partners. In: Vega FE, Blackwell M, editors. Insect-fungal associations: ecology and evolution. Oxford University Press, 257–291.

Havašová, M., Ferenčík, J., Jakuš, R., 2017. Interactions between windthrow, bark beetles and forest management in the Tatra national parks. Forest Ecology and Management, 391, 349–361. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.009.

Hedgren, P.O., 2004. The bark beetle *Pityogenes chalcographus* (L.) (Scolytidae) in living trees: reproductive success, tree mortality and interaction with *Ips typographus*. Journal of Applied Entomology, 128, 161–166. https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2003.00809.x.

Hedgren, P.O., 2007. Nordamerikas största barkborreutbrott pagar i Kanadas tallskogar. Entomol Tidskr, 128, 1–8.

Hedgren, P.O., Schroeder, L.M., 2004. Reproductive success of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) and occurrence of associated species: a comparisonbetween standing

beetle-killed trees and cut trees. Forest Ecology and Management, 203 (1–3), 241–250. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.055.

Hedqvist, K.J., 1963. Die Feinde der Borkenkäfer in Schweden, 1. Erzwespen (Chalcidoidea) Studia Forestalia Suecica, 11, 1–176.

Hedqvist, K.J., 1998. Bark beetle enemies in Sweden 2. Braconidae (Hymenoptera). Entomologica Scandinavica, Supplent, 52, 1–86.

Heidger, C.M., 1994. Die Ökologie und Bionomie der Borkenkäfer-Antagonisten *Thanasimus formicarius* (Cleridae) und *Scoposcelis pulchella* Zett (Anthocoridae): Daten zur Beurteilung ihrer prädatorischen Kapazität und der Effekte beim Fang in Phermonfallen. Dissertation Philipps- Universität, Marburg.

Herard, F., Mercadier, G., 1996. Natural enemies of *Tomicus piniperda* and *Ips acuminatus* (Col., Scolytidae) on *Pinus sylvestris* near Orleans, France: temporal occurrence and relative abundance, and notes on eight predatory species. Entomophaga, 41, 183–210. DOI: 10.1007/BF02764245.

Hilszczański, J., Gibb, H., Bystrowski, C., 2007. Insect natural enemies of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytinae) in managed and unmanaged stands of mixed lowland forest in Poland. Journal of Pest Science, 80, 99–107. https://doi.org/10.1007/s10340-006-0160-7.

Hilszczański, J., Gibb, H., Hjältén, J., Atlegrim, O., Johansson, T., Pettersson, R., Ball, J.P., Danell, K., 2005. Parasitoids (Hymenoptera, Ichneumonoidea) of saproxylic beetles are affected by forest successional stage and dead wood characteristics in boreal spruce forest. Biological Conservation, 126, 456–464. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.026.

Hilszczański, J., Starzyk, J.R., 2017. Is it possible and necessary to control European spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) outbreak in the Białowieża Forest? Forest Research Papers, 78 (1), 88–92. DOI: 10.1515/frp-2017-0009.

Holeksa, J., Zielonka, T., Zywiec, M., Fleischer, P., 2016. Identifying the disturbance history over a large area of larch–spruce mountain forest in Central Europe. Forest Ecology and Management, 361, 318–327. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.031.

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. DOI: 10.17221/18/2008-JFS.

Holuša, J., Liška, J., 2002. Hypotéza chřadnutí a odumírání smrkových porostů ve Slezsku (Česká Republika). Zprávy Lesnického výzkumu, 47, 9–15.

Holuša, J., Lukášová, K., 2017. Pathogen's level and parasitism rate in *Ips typographus* at high population densities: importance of time. Journal of Applied Entomology, 141, 768–779. doi:10.1111/jen.12392.

Holuša, J., Lukášová, K., Hubáčková, J., Knížek, M., Wegensteiner, R., 2017. Pathogens and nematodes associated to three bark beetle species of the genus Orthotomicus (Coleoptera Curculionidae) in central-south Europe. Bulletin of insectology, 70 (2), 291–297.

Holuša, J., Lubojacký, J., Knížek, M., 2010. Distribution of the double-spined spruce bark beetle *Ips duplicatus* in the Czech Republic: spreading in 1997-2009. Phytoparasitica, 38, 435–443, doi: 10.1007/s12600-010-0121-9.

Holuša, J., Lukašova, K., Lubojacký, J., 2012. Comparison of seasonal flight activity of *Ips typographus* and *Ips duplicatus*. Scientia Agriculturae Bohemica, 43, 109–115.

Holuša, J., Lukášová, K., Wegensteiner, R., Grodzki, W., Pernek, M., Weiser, J., 2013. Pathogens of the bark beetle *Ips cembrae*: microsporidia and gregarines also known from other *Ips* species. Journal of Applied Entomology, 137, 181–187. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2012.01717.x.

Holuša, J., Voigtová, P., Kula, E., Křístek, S., 2006. Výskyt lýkožrouta severského (*Ips duplicatus* Sahlberg, 1836) (Coleoptera: Scolitidae) na LS Bruntál LČR, s.p., v roce 2004–2005 [Occurrence of double spined bark beetle *Ips duplicatus* Sahlberg, 1836 (Coleoptera: Scolitidae) on forest district Bruntal Stat. Zprávy Ochrany Lesa, 13, 1–46.

Holuša, J., Weiser, J., Drápela, K., 2007. Pathogens of *Ips duplicatus* (Coleoptera, Scolytidae) in three areas in Central Europe. Acta Protozoologica, 46, 157–167.

Holuša, J., Weiser, J., Žižka, Z., 2009. Pathogens of the spruce bark beetles *Ips typographus* and *Ips duplicatus*. Central European Journal of Biology, 4, 567–573. doi:10.2478/s11535-009-0044-y.

Holuša, J., Zahradník, P., Knížek, M., Drápela, K., 2003. Seasonal flight activity of the double-spined spruce bark-beetle *Ips duplicatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in Silesia (Czech Republic). Biologia, 58, 935–941.

Holzschuh, C., 1990 a. Ein neuer, gefährlicher Nutzholzborkenkäfer in Österreich – Forstschutz Aktuell, Wien, 3, 2.

Holzschuh, C., 1990 b. Ergebnisse von Untersuchungen über die Einschleppung von Borkenkäfern an Holzlager- und Umschlagplätzen. Forstschutz Aktuell, Wien, 5, 7–8.

Holzschuh, C., 1995. Forstschädlinge, die in den letzten fünfzig Jahren in Österreich eingewandert sind oder eingeschleppt wurden. Stapfia, 37, 129–141.

Hopping, G.R., 1947. Notes on the seasonal development of Medetera aldrichii Wheeler (Diptera, Dolichopodidae) as a predator of the Douglas fir bark beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins. The Canadian Entomologist, 79, 150–53.

Hougardy, E., Grégoire, J.-C., 2000. Spruce stands provide natural natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark-beetles. Entomologia Experimentalis et Applicata, 96, 253–63. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00704.x.

Hougardy, E., Grégoire, J.-C., 2001. Bark beetle parasitoid population surveys following storm damage in spruce stands in the Vosges region (France). Integrated Pest Management Reviews, 6, 163–68. https://doi.org/10.1023/A:1025727503264.

Hougardy, E., Grégoire, J.-C., 2003. Spruce stands provide natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark beetles. Entomologia Experimentalis et Applicata, 96, 253–263. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00704.x.

Hrubík, P., 2007. Alien insect pests on introduced woody plants in Slovakia. Acta Entomologica Serbica, 12, 81–85.

Hsiau, P.T.W., Harrington, T.C., 2003. Phylogenetics and adaptations of basidiomycetous fungi fed upon by bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). Symbiosis, 34, 111–131.

Hughes, J., Drever, R., 2001. Salvaging solutions: science-based management of B.C.'s pine beetle outbreak. David Suzuki Foundation, Forest Watch of British Columbia Society, and Canadian Parks and Wilderness Society, Vancouver, B.C.

Hulcr, J., 2004. Interakce populací lýkožrouta smrkového *Ips typographus* L. a jeho predátorů zprostředkované semiochemikáliemi; magisterská diplomová práce, Biologická fakulta Jihočeké univerzity v Českých Budějovicích.

Hulcr, J, Cognato, A.I., 2010. Repeated evolution of crop theft in fungus-farming ambrosia beetles. Evolution (NY), 64, 3205–3212. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2010.01055.x.

Hulcr, J., Pollet, M., Ubik K., Vrkoč, J., 2005. Exploitation of kairomones and synomones by Medetera spp. (Diptera: Dolichopodidae), predators of spruce bark beetles. European Journal of Entomology, 102, 655–662. DOI: 10.14411/eje.2005.093.

Hulcr, J., Stelinski, L.L., 2017. The ambrosia symbiosis: from evolutionary ecology to practical management. Annual Review of Entomology, 62 (1), 285–303. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035105.

Hulcr, J., Ubick, K., Vrkoc, J., 2006. The role of semiochemicals in tritrophic interactions between the spruce bark beetle *Ips typographus*, its predators and infested spruce. Journal of Applied Entomology, 130, 275–283. DOI: 10.1111/j.1439-0418.2006.01069.x.

Humble, L.M., 2009. Distinguishing native and non-indigenous *Trypodendron* species in surveillance trap captures. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Victoria, BC: 3.

Jakuš, R., 1998. A method for the protection of spruce stands against *Ips typographus* by the use of barriers of pheromone traps in northeastern Slovakia. Anzeiger für Schädlingskd Pflanzenschutz Umweltschutz. Journal of Pest Science, 71, 152–158. https://doi.org/10.1007/BF02769004.

Jakuš, R, Blaženec, M., Grutsev, A., Holuša, J., Hroššo, B., Křenová, Z., Longauerová, V., Resnerová, K., Majdák, A., Slivinský, J., Mezei, P., 2015. Princípy ochrany dospelých smrekových porastov pred podkôrnym hmyzom. Ústav ekológie lesa, Slovenská akadémia vied, Zvolen.

Johansson, T., Gibb, H., Hjältén, J., Pettersson, R.B., Hilszczanski, J., Alinvi, O., Ball, J.P., Danell, K., 2007. The effects of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. Forest Ecology and Management, 242, 518–529. https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04372.x.

Jönsson, A.M., Appelberg, G., Harding, S., Bärring, L., 2009. Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. Global Change Biology, 15, 486–499. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01742.x.

Jönsson, A.M., Bärring, L., 2011. Future climate impact on spruce bark beetle life cycle in relation to uncertainties in regional climate model data ensembles. Tellus Ser. A—Dynamic Meteorology and Oceanography, 63 (1), 158–173. https://doi.org/10.1111/j.1600-0870.2010.00479.x.

Jönsson, A.M., Harding, S., Krokene, P., Lange, H., Lindelöw, Ĺ., Řkland, B., Ravn, H.P., Schroeder, L.M., 2011. Modelling the potential impact of global warming on *Ips typographus* voltinism and reproductive diapause. Climatic Change, 109, 695–718. https://doi.org/10.1007/s10584-011-0038-4.

Jönsson, A.M., Schroeder, L.M., Lagergren, F., Anderbrant, O., Smith, B., 2012. Guess the impact of *Ips typographus*—An ecosystem modelling approach for simulating spruce bark beetle outbreaks. Agricultural and Forest Meteorology, 166-167, 188–200. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.07.012.

Jurc, M. 2004. Insect pathogens with special reference to pathogens of bark beetles (Col., Scolytidae: *Ips typographus* L.). Preliminary results of isolation of entomopathogenic fungi from two spruce bark beetles in Slovenia. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 74, 97–124.

Kalinová, B., Břízová, R., Knížek, M., Turčáni, M., Hoskovec, M., 2014. Volatiles from spruce trap-trees detected by *Ips typographus* bark beetles: chemical and electrophysiological analyses. Arthropod-Plant Inte. 8, 305–316. https://doi.org/10.1007/s11829-014-9310-7.

Karpiński, J.J., 1935. Przyczyny ograniczające rozmnażanie się korników drukarzy (*Ips typographus* L. i *Ips duplicatus* Sahlb.) w lesie pierwotnym. Instytut Badawczy Lasów Państwowych, Rozprawy i sprawozdania ser. A, 15, 1–65.

Kašák J., Foit J. 2015. Double-spined bark beetle (*Ips duplicatus*) (Coleoptera: Curculionidae): a new host – Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) – Short Communication. Journal of Forest Science, *61* (6), 274–276. doi:10.17221/28/2015-JFS.

Katinka, M.D., Duprat, S., Cornillot, E., Méténier, G., Thomarat, F., Prensier, G., Barbe, V., Peyretaillade, E., Brottier, P., Wincker, P., Delbac, F., El Alaoui, H., Peyret, P., Saurin, W., Gouy, M., Weissenbach, J., Vivarès, C.P., 2001. Genome sequence and gene compaction of the eukaryote parasite Encephalitozoon cuniculi. Nature 414 (6862), 450–453. https://doi.org/10.1038/35106579.

Kausomović, L., Lindelöw, A., Hrašovec, B., 2018. Influence of predator abundance ad winter mortality on reproduction of bivoltine populations of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Curculionidae). Šumarski list, 9–10, 473–479. https://doi.org/10.31298/sl.142.9-10.2.

Kautz, M., Schopf, R., Ohser, J., 2013. The "sun-effect": microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations. European Journal of Forest Research, 132, 453–465. https://doi.org/10.1007/s10342-013-0685-2.

Kaya HK, 1984. Nematode parasites of bark beetles. In: Plant and insect nematodes. Ed. by Nickle WR, Marcel Dekker Inc., New York, 727–754.

Keeling, P.J., Corradi, N., Morrison, H.G., Haag, K.L., Ebert, D., Weiss, L.M., Akiyoshi, D.E., Tzipori, S., 2010. The reduced genome of the parasitic microsporidian Enterocytozoon bieneusi lacks genes for core carbon metabolism. Genome Biology and Evolution, 2, 304–309. https://doi.org/10.1093/gbe/evq022.

Keller, S., Epper, C., Wermelinger, B., 2004. Metarhizium anisopliae as a new pathogen of the spruce bark beetle *Ips typographus*. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 77, 121–123.

Kenis, M., Wermelinger, B., Grégoire, J.C., 2004. Research on parasitoids and predators of Scolytidae – a review. In: Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Ed. by Lieutier F., Day K.R., Battisti A., Grégoire J.C., Evans H.F., Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, 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.

Khan, A.R., Selman, B.J., 1984. Effect of insecticide, microsporidian and insecticide-microsporidian doses on the growth of *Tribolium castaneum* adults. Journal of Invertebrate Pathology, 44, 230–232. DOI: 10.1016/0022-2011(84)90018-1.

Khan, A.R., Selman, B.J., 1987. Effect of pirimiphos methyl, Nosema whitei and pirimiphos-Nosema whitei doses on the growth of *Tribolium castaneum* adults. Journal of Invertebrate Pathology, 49, 336–338.

Khan, A.R., Selman, B.J., 1988. On the mortality of *Tribolium castaneum* treated sublethally as larvae with pirimiphos methyl, Nosema whitei and pirimiphos methyl-N. whitei doses. Entomophaga, 33, 377–380. https://doi.org/10.1007/BF02372628.

Kint, V., Aertsen, W., Campioli, M., Vansteenkiste, D., Delcloo, A., Muys, B., 2012. Radial growth change of temperate tree species in response to altered regionalclimate and air quality in the period 1901–2008. Climatic Change, 115, 343–363. http://dx.doi.org/10.1007/s10584-012-0465-x.

Kirkendall, L.R., Biedermann, P.H.W., Jordal, B.H., 2015. Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. In: Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species. Academic Press, 85–156. DOI: 10.1016/B978-0-12-417156-5.00003-4.

Kleespies, R.G., Lim, Y.W., Tkaczuk, C., Wrzosek, M., Steinwender, B.M., Wegensteiner, R. 2017. *Metschnikowia* cf. *typographi* and other pathogens from the bark beetle *Ips sexdentatus* – Prevalence, histological and ultrastructural evidence, and molecular characterization. Journal of Invertebrate Pathology, 143, 69–78. DOI: 10.1016/j.jip.2016.11.015.

Knížek, M., 1998. Rozšíření lýkožrouta severského *Ips duplicatus* (Sahlberg) v České republice a možnosti obranných opatření. In: Biotičtí škodliví činitelé v lesích ČR. VÚLHM Jíloviště-Strnady, Prague, Czech Republic, 45–50.

Knížek, M., 2011. Scolytinae. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Apollo Books, Stenstrup, 7, 204–251.

Knížek, M., Zahradník, P., 1996. Mass outbreak of *Ips duplicatus* Sahlberg (Coleoptera: Scolytidae). XX International Congress of Entomology, 1996. Firenze, Italy (ed. by J. Doe), 527. International Congress of Entomology, Italy.

Kohnle, U., 1985. Untersuchungen über die Pheromonsysteme sekundärer Borkenkäfer (Col., Scolytidae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 100, 197–218. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1985.tb02772.x.

Komonen, A., Schroeder, M.L., Weslien, J., 2011. *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in southern Sweden. Journal of

Applied Entomology, 135 (1–2), 132–141. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01520.x.

Konôpka, B., Pajtík, J., Šebeň, V., Bošeľa, M., 2015. Aboveground Net Primary Production of tree cover at the postdisturbance area in the Tatra National Park, Slovakia. Lesnický časopis – Forestry Journal, 61, 167–174. https://doi.org/10.1515/forj-2015-0025.

Konôpka, B., Šebeň, V., Pajtík, J., 2019. Species Composition and Carbon Stock of Tree Cover at a Postdisturbance Area in Tatra National Park, Western Carpathians. Mountain Research and Development, 39 (1). http://dx.doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-19-00008.

Koreň, M., 2015. TANAP's forest development in historical context. Stud Tan, 11, 59−74.

Korpel, S., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, G. Fischer Verlag.

Kostovcik, M., Bateman, C.C., Kolarik, M., Stelinski, L.L., Jordal, B.H., Hulcr, J., 2014. The ambrosia symbiosis is specific in some species and promiscuous in others: evidence from community pyrosequencing. ISME Journal, 9 (1), 126. DOI: 10.1038/ismej.2014.115.

Koštal, V., 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. Journal of Insect Physiology, 52, 113–127. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2005.09.008.

Kovačević, Ž., 1956. Primjenjena entomologija. III. knjiga: Šumski štetnici. Poljoprivredni nakladni zavod. Zagreb.

Krokene, P., 2015. Conifer defense and resistance to bark beetles. Bark Beetles – Biology and Ecology of Native and Invasive Species (ed. By F. E. Vega and R. W. Hofstetter), 107–208. Elsevier, Academic Press, U.K.

Krüger, K., Mills, N.J., 1990. Observations on the biology of three parasitoids of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Col., Scolytidae), *Coeloides bostrichorum*, *Dendrosoter middendorffii* (Hym., Braconidae) and *Rhopalicus tutela* (Hym., Pteromalidae). Journal of Applied Entomology, 110, 281–91. DOI: 10.1111/j.1439-0418.1990.tb00124.x.

Kühnholz, S., Borden, J.H., Uzunovic, A., 2001. Secondary ambrosia beetles in apparently healthy trees: adaptations, potential causes and suggested research. Integrated Pest Management Reviews, 6, 209–219. https://doi.org/10.1023/A:1025702930580.

Kulakowski, D., 2016. Managing bark beetle outbreaks (*Ips typographus*, *Dendroctonus* spp.) in conservation areas in the 21st century. Forest Research Papers. December, 77 (4), 352–357. DOI: 10.1515/frp-2016-0036.

Kulakowski, D., Seidl, R., Holeksa, J., Kuuluvainen, T., Nagel, T.A., Panayotov, M., Svoboda, M., Thorn, S., Vacchiano, G., Whitlock, C., Wohlgemuth, T., Bebi, P., 2017. A walk on the wild side: Disturbance dynamics and the conservation and management of European mountain forest ecosystems. Forest Ecology and Management, 388, 120–131. doi: 10.1016/j.foreco.2016.07.037.

Kunca, A., Leontovyč, R., Galko, J., Zúbrik, M., Vakula, J., Gubka, A., Nikolov, C., Rell, S., Longauerová, V., Maĺová, M., Konôpka, B., 2014. Vetrová kalamita Žofia z 15. 5. 2014 v lesoch Slovenska a návrh opatrení ochrany lesa. Dendrologické dni v Arboréte Mlyňany SAV 2014 - Zborník príspevkov z vedeckej konferencie. DOI: 10.13140/2.1.4856.7368.

Lachance, M.A., 2011. Metschnikowia Kamienski (1899). In: Kurtzman, C., Fell, J.W., Boekhout, T. (Eds.), The Yeasts: A Taxonomic Study. fifth ed. Elsevier, 575–620. DOI: 10.1007/s11274-012-1144-9.

Lakatos, F., Grodzki, W., Zhang, Q.H., Stauffer, C., 2007. Genetic comparison of *Ips duplicatus* (Sahlberg, 1836) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) populations from Europe and Asia, Journal of Forest Research, 12 (5), 345-349. DOI: 10.1007/s10310-007-0025-9.

Lawson, S.A., Furuta, K., Katagiri, K., 1996. The effect of host tree on the natural enemy complex of *Ips typographus* japonicus Niijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. Journal of Applied Entomology, 120, 77–86. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01570.x.

Lawson, S.A., Furuta, K., Katagiri, K., 1997. Effect of natural enemy exclusion of *Ips typographus* japonicus Niijima (Col., Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 121, 89–98. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1997.tb01376.x.

Lees, A.D., 1956. The physiology and biochemistry of diapause. Annual Review of Entomology, 1, 1–16. https://doi.org/10.1146/annurev.en.01.010156.000245.

Lehenberger, M., Biedermann, P.H.W., Benz, P., 2019. Molecular identification and enzymatic profiling of *Trypodendron* (Curculionidae: Xyloterini) ambrosia beetle-associated fungi of the genus Phialophoropsis (Microascales: Ceratocystidaceae). Fungal Ecology, 38, 89–97. DOI: 10.1016/j.funeco.2018.07.010.

Lekander, B., 1972. A mass outbreak of *Ips typographus* in Gastrikland, central Sweden, in 1945-1952. - Dept of forest zoology, Royal college of forestry, Research notes Nr 10. (In Swedish with English summary).

Lie, R., Bakke, A., 1981. Practical results from the mass trapping of *Ips typographus* in Scandinavia. - In: Mitchell, E. R. (ed.), Management of insect pests with semiochemicals - concepts and practice. Plenum Press, New.

Lieutier F, 1981. Influence des nématodes parasites sur l´essaimage du scolytide *Ips sexdentatus* (Boern.). Action régulatrice du froid. Acta Oecol-Oec Appl, 2, 357–368.

Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.C., Evans, H.F., 2004. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. Kluwer Academic Publishers Dordrecht/ Boston/London, 569.

Lindelöw, A., Risberg, B., Sjödin, K., 1991. Attraction during flight of scolytids and other bark- and wood-dwelling beetles to volatiles from fresh and stored spruce wood. Canadian Journal of Forest Research, 22, 224–228. https://doi.org/10.1139/x92-029.

Lindgren, B.S. 1990. Ambrosia beetles. Journal of Forestry, 88, 8 –11.

Lindgren, B.S., Raffa, K.F., 2013. Evolution of tree killing in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae): trade-offs between the maddening crowds and a sticky situation. The Canadian Entomologist, 145, 471–495. DOI: 10.4039/tce.2013.27.

Livingston, L, 2010. Management guide for ambrosia beetle. US Forest Service, Idaho.

Lobinger, G., 1994. Die Luf ttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrätender Fichtenborkenä-ferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). Anzeiger fuer Schaedlingskunde, Pflanzenschutz Umweltschutz, 67, 14–17. https://doi.org/10.1007/BF01906563.

Lobinger, G., 1996. Variations in sex ratio during an outbreak of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) in Southern Bavaria. Anzeiger fuer Schaedlingskunde, Pflanzenschutz Umweltschutz, 69, 51–53. https://doi.org/10.1007/BF01906274.

Lonsdale, D., Pautasso, M., Holdenrieder, O., 2008. Wood-decaying fungi in the forest, conservation needs and management options. European Journal of Forest Research, 127, 1–22. DOI: 10.1007/s10342-007-0182-6.

Löyttyniemi, K., Austarå, Ö., Bejer, B., Ehnström, B., 1979. Insect pests in forests of the Nordic countries, 1972–1976. Folia Forestalia, 395, 1–13.

Lozano, C., Campos, M., Kidd, N.A.C., Jervis, M.A., 1994. The role of parasitism and intraspecific competition in the population dynamics of the bark beetle *Leperisinus varius* (Fabr.) (Col. Scolytidae) on European olives (*Olea europaea*). Journal of Applied Entomology, 117, 182–189. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1994.tb00723.x.

Lozano, C., Campos, M., Kidd, N.A.C., Jervis, M.A., 1996 a. The role of parasitism in the population dynamics of the bark beetle *Phloeotribus scarabaeoides* (Col, Scolytidae) on European olives (*Olea europaea*). Journal of Applied Entomology, 120, 347–351. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01617.x.

Lozano, C., Kidd, N.A.C., Campos, M., 1993. Studies on the population-dynamics of the bark beetle *Leperisinus varius* (Fabr.) (Col, Scolytidae) on European olives (*Olea europaea*). Journal of Applied Entomology, 16, 118–126. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1993.tb01177.x.

Lozano, C., Kidd, N.A.C., Campos, M., 1996 b. The population dynamics of the bark beetle *Leperisinus varius* (Fabr.) (Col, Scolytidae) on European olive *(Olea europaea*). Journal of Applied Entomology, 116, 118–26. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01590.x.

Lubojacký, J., Holuša, J., 2013. Comparison of lure-baited insecticide-treated tripod trap logs and lure-baited traps for control of *Ips duplicatus* (Coleoptera: Curculionidae). Journal of Pest Science, 86, 483–489. DOI 10.1007/s10340-013-0492-z.

Lukášová, K., Holuša, J., 2011. *Gregarina typographi* (Eugregarinorida: Gregarinidae) in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae): transmission in nuptial chambers. Acta protozoologica, 50, 4, 311–328. DOI: 10.4467/16890027AP.11.028.0065.

Lukášová, K., Holuša, J., 2012. Patogeny lýkožroutů rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): review. [Pathogens of bark beetles of the genus *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): review]. Zprávy Lesnického Výzkumu, 57, 160–164.

Lukášová, K.; Holuša, J., 2013. New data on the host specificity of *Larssoniella duplicati*. Periodicum Biologorum, 115, 455–457.

Lukášová, K., Holuša, J., 2015. Comparison of pathogens infection level in *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) beetles sampled in pheromone traps and at place of overwintering. Acta Parasitologica, 60 (3), 462–465. DOI: 10.1515/ap-2015-0064.

Lukášová, K., Holuša, J., Grucmanová, Š., 2012. Reproductive performance and natural antagonists of univoltine population of *Ips typographus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) at epidemic level: a study from Šumava Mountains, Central Europe. Beskydy, 5, 153–162. https://doi.org/10.11118/beskyd201205020153.

Lukášová, K., Holuša, J., Turčáni, M., 2013. Pathogens of *Ips amitinus*: new species and comparison with *Ips typographus*. Journal of Applied Entomology, 137, 188–196. doi: 10.1111/jen.12000.

Macek, M., Wild, J., Kopecký, M., Červenka, J., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Brůna, J., Mosandl, R., Fischer, A., 2016. Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. Ecological Applications, 27, 156–167. https://doi.org/10.1002/eap.1429.

Marden, J.H., Cobb, J.R., 2004. Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. Animal Behaviour, 68, 657–665. 65 doi:10.1016/j.anbehav.2003.09.019.

Marini, L., Ayres, M.P., Battisti, A., Faccoli, M., 2012. Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle. Climatic Change, 115, 327–341. https://doi.org/10.1007/s10584-012-0463-z.

Marini, L., Lindelöw, Å., Jönsson, A.M., Wulff, S.S., Schroeder, M.L., 2013. Population dynamics of the spruce bark beetle: a long-term study. Oikos 122, 1768–1776. http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00431.x.

Martikainen, P., 2000. Flight period and ecology of *Trypodendron proximum* (Niijima) (Col., Scolytidae) in Finland. Journal of Applied Entomology, 124, 57–62. https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2000.00446.x.

Massey, C.L., 1956. Nematode parasites and associates of the Engelmann spruce beetle (*Dendroctonus engelmanni* Hopk.). Proceedings of the Helminthological Society of Washington, 23, 14–24.

Massey, C.L., 1974. Biology and taxonomy of nematode parasites and associates of bark beetles in the United States. US Government Printing office, Washington, DC.

Mayers, C.G., McNew, D.L., Harrington, T.C., Roeper, R.A., Fraedrich, S.W., Biedermann, P.H.W., Castrillo, L.A., Reed, S.E., 2015. Three genera in the Ceratocystidaceae are the respective symbionts of three independent lineages of ambrosia beetles with large, complex mycangia. Fungal Biology, 119 (11), 1075–1092. DOI: 10.1016/j.funbio.2015.08.002.

Mazur, S., Borowski, J., Byk, A., Mokrzycki, T., 1996. The diversity of predatory beetles complex living under spruce bark in the Biaiowiera Primeval Forest. Annals of Warsaw Agricultural University-ScGwForestry and Wood Technolog, 47, 27–37.

McIntosh, R.L., 1994. Dispersal and development of the striped ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (Oliv.) in industrial sorting and storage areas. MSc. Thesis. The University of British Coloumbia. Vancouver, British Columbia, 145.

Meikle, W.G., Cherry, A.J., Holst, N., Hounna, B., Markam, R.H., 2001. The effects of an entomopathogenic fungus, *Beauveria bassina* (Balsamo) Vuillemin (Hyphomycetes), on *Prostephanus truncatus* (Horn) (Col.: Bostrichidae), *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Col.: Curculionidae), and grain losses in stored maize in the Benin Republic. Journal of Invertebrate Pathology, 77, 198–205. https://doi.org/10.1006/jipa.2001.5015.

Mendel, Z., 1986. Hymenopterous parasitoids of bark beetles (Scolytidae) in Israel: Relationships between host and parasitoid size, and sex ratio. Entomophaga, 31, 127-37. https://doi.org/10.1007/BF02372364.

Mendel, Z., 1987. Major pests of man-made forests in Israel: Origin, biology, damage and control. Phytoparasitica, 15, 131–37. https://doi.org/10.1007/BF02980912.

Mendel, Z., Podoler, H., Livne, H., 1990. Interactions between Aulonium ruficorne (Coleoptera: Colydiidae) and other natural enemies of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). Entomophaga, 35, 99–105. https://doi.org/10.1007/BF02374306.

Mezei, P., Jakuš, R., Blaženec, M., Belánová, S., Šmídt, J., 2012. The relationship between potential solar radiation and spruce bark beetle catches in pheromone traps. Annals of Forest Research, 55, 243–252.

Mezei, P., Jakuš, R., Pennerstorfer, J., Havašová, M., Škvarenina, J., Ferenčík, J., Slivinský, J., Bičárová, S., Bilčík, D., Blaženec, M., Netherer, S., 2017. Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus*—An infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains. Agricultural and Forest Meteorology, 242, 85–95. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.04.004.

Michalková, V., Krascsenitsová, E., Kozánek, M., 2012. On the pathogens of the spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytinae) in the Western Carpathians. Biologia, 67 (1), 217–221. https://doi.org/10.2478/s11756-011-0154-7.

Mills, N.J., 1983. The natural enemies of scolytids infesting conifer bark in Europe in relation to the biological control of *Dendroctonus* spp. in Canada. Biocontrol News Information, 4, 305–28.

Mills, N.J., 1985. Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 99, 209–15. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1985.tb01980.x.

Mills, N.J., 1986. A preliminary analysis of the dynamics of within tree populations *lps typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 102, 402–416.

Mills, N.J., Krüger, K., Schlup, J., 1991. Short-range host location mechanisms of bark beetle parasitoids. Journal of Applied Entomology, 111, 33–43. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1991.tb00292.x.

Mills, N.J., Schlup, J., 1989. The natural enemies of *Ips typographus* in Central Europe: Impact and potential use in biological control. In. Potential for Biological Control of Dendroctonus and *Ips* Bark Beetles. Kulhavy, D.L., Miller, M.C. (Eds.). Nacogdoches, Texas, USA: Cent. Appl. Study, School of For. S. F. Austin State Univ.

Ministry of Environment of the Slovak Republic, 2012. Nature has won in Tichá and Kôprová Valley! [WWW Document]. Minist. Environ. Slovak Repub. URL: https://www.minzp.sk/en/press-centre/press-releases/press-releases-2012/pziga-nature-has-won-ticha-koprova-valley.html (accessed 1.1.16).

Moeck H.A., 1968. Electron microscopic studies of antennal sensilla in the ambrosia beetle *Trypodendron lineaturn* (Olivier) (Scolytidae). Canadian Journal of Zoology, 46, 521. https://doi.org/10.1139/z68-072.

Montano, V., Bertheau, C., Doležal, P., Krumböck, S., Okrouhlík, J., Stauffer C., Moodley Y., 2016. How differential management strategies affect *Ips typographus* L. dispersal. Forest Ecology and Management, 360, 195–204. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.037.

Morge, G., 1963. Die Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete 1. Teil: Die Lonchaeidae. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz, 9, 123–312.

Morge, G., 1967. Die Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete 2.Teil: Die Pallopteridae. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 13, 141–188.

Morris, J.L., Cottrell, S., Fettig, C.J., Hansen, W.D., Sherriff, R.L., Carter, V.A., Clear, J., Clement, J., DeRose, R.J., Hicke, J.A., Higuera, P.E., Mattor, K.M., Seddon, A.W.R., Seppä, H., Stednick, J.D., Seybold, S.J., 2018. Bark beetles as agents of change in social-ecological systems. Frontiers in Ecology and the Environment, 16 (S1), 34–S43. https://doi.org/ 10.1002/fee.1754.

Mrkva, R., 1994. Lýkožrout severský (*Ips duplicatus* Sahlberg), nový významný škůdce na smrku. Lesnická práce, 73, 35–37.

Mrkva, R., 1995. Nové poznatky o bionomii, ekologii a hubení lýkožrouta severského. Lesnická práce, 74, 5–7.

Mueller, U.G., Gerardo, N.M., Aanen, D.K., Six, D.L., Schultz, T.R., 2005. The evolution of agriculture in insects. Annual Review of Ecology and Systematics, 36, 563–595. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152626.

Müller, J., Bussler, H., Gossner, M., Rettelbach, T., Duelli, P., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. Biodiversity and Conservation, 17 (12), 2979–3001. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9409-1.

Mulock, P., Christiansen, E., 1986. The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. Forest Ecoloy and Management, 14, 125–132. https://doi.org/10.1016/0378-1127(86)90097-6.

Nedelchev, S., Takov, D., Pilarska, D., 2008. Parasitic and associated nematodes of bark beetles in Bulgaria. Acta Zoologica Bulgarica, 2, 83–991.

Némethy, M., Mihálik, D., Steifetten, Ø., Rošteková, V., Mrkvová, M., Janiga, M., Kraic, J., 2018. Genetic differentiation between local populations of *Ips typographus* in the high Tatra Mountains range, Scand. Journal of Forest Research., 33 (3), 215–221. https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1368697.

Netherer, S., Gasser, G., Schopf, A., Stauffer, C., 2001. Untersuchungen über die Bereitschaft zur Geschwisterbrutanlage des Buchdruckers *Ips typographus* (Coleoptera; Scolytidae) aus verschiedenen Höhenstufen. Centralatt für das gesande Forstwesen, Austrian Journal of Forests Science, 118, 163–174.

Nickle, W.R., 1963. Observations on the effect of nematodes on *Ips confusus* (LeConte) and other bark beetles. Journal of Insect Pathology, 5, 386–389.

Nijholt, W.W., Shonherr, J., 1976. Chemical response behavior of scolytids in west Germany and western Canada. New Zealand Forest Service, Rotorua (New Zealand). Forest Research Institute, 32, 31–32.

Nikolov, C., Konôpka, B., Kajba, M., Galko, J., Kunca, A., Janský, L., 2014. Post-disaster Forest Management and Bark Beetle Outbreak in Tatra National Park, Slovakia. Mountain Research and Development, 34 (4), 326–335. DOI: http://dx.doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-13-00017.1.

Novák, V., 1960. Přirození nepřátelé a nemoci dřevokaze čárkovaného *Trypodendron lineatum* Oliv. Zoologické listy – Folia Zoologica, 9, 309–322.

Nunberg, M., 1954. Klucze do Oznaczania Owadów Polski, Cz. Xix Chrząszcze—Coleoptera, Zeszyt 99–100, Korniki—Scolytidae, Wyrynniki—Platypodidae; Panstwowe Wydawnictwo Naukowe: Warszawa, Poland, 106.

Nuorteva, M., 1957. Zur Kenntnis der parasitischen Hymenopteren der Borkenkäfer Finnlands. Annales Entomologici Fennici, 23, 118–21.

Nuorteva, M., 1959. Untersuchungen über einige in den Frassbildern der Borkenkäfer lebende Medetera-Arten (Dipt., Dolichopodidae). Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja, 25, 192–210.

Ogibin, B.N., 1973. Effect of population density on fertility in *Ips typographus* L. Ekologiya, 5, 66–72.

Økland, B., Berryman, A.A., 2004. Resource dynamic plays a key role in regional fluctuations of the spruce bark beetles *Ips typographus*. Agricultural and Forest Entomology, 6, 141–146. http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-9555.2004.00214.x.

Økland, B., Bjørnstad, O.N., 2006. A resource depletion model of forest insect outbreaks. Ecology, 87, 283–290. https://doi.org/10.1890/05-0135.

Økland, B., Christiansen, E., 2001. Analysis of data from large-scale trapping of *Ips typographus* 1979–2000. Aktuelt fra Skogforsk, 7 (1), 1–10.

Olenici, N., Duduman, M.L., Isaia, G., Knížek, M., Vasian, I., 2018. Widespread Distribution of *Trypodendron laeve* in the Carpathian Mountains (Romania). Forests, 9, 286. doi:10.3390/f9060286.

Olenici, N., Duduman, M.L., Olenici, V., Bouriaud, O., Tomescu, R., Rotariu, C., 2011. The first outbreak of *Ips duplicatus* in Romania. Proceedings of the Working Party 7.03.10 Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe, 10th Workshop, Vol. 89, 20–23 September 2010, 2011 Freiburg, Germany (ed. by H. Delb and S. Pontuali), 135–140. FVA, Freiburg.

Olenici, N., Duduman, M.L., Tulbure, C., Rotariu, C., 2009. *Ips duplicatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) – an important insect pest of Norway spruce planted outside its natural range. Revista Padurilor, 124, 17–23.

Oranen, H., 2013. The striped ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum* (Olivier), and its fungal associates. Pro gradu thesis, Department of Forest Sciences, Forest Ecology, Forest Pathology, University of Helsinki, Helsinki, 85.

Padin, S.B., Dal Bello, G.M., Vasicek, A.L., 1997. Pathogenicity of *Beauveria bassiana* for adults of *Tribolium castenum* (Col.: Tenebrionidae) in stored grains. Entomophaga, 42, 569–574. https://doi.org/10.1007/BF02769816.

Paraschiv, M., Isaia, G., Duduman, M.L., 2012. The Effect Of Intercept® Trap Color On *Ips typographus* captures (preliminary results). Forestry, Wood Industry, Agricultural Food Engineering, 5 (54).

Park, J., Reid, M.L., 2007. Distribution of a bark beetle, *Trypodendron lineatum*, in a harvested landscape. Forest Ecology and Management, 242, 236–242. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.01.042.

Perry, D.A., Oren, R., Hart, S.C., 2008. Forest Ecosystems. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

Paynter, Q.E., Anderbrant, I'z O., Schlyter, F., 1990. Behavior of Male and Female Spruce Bark Beetles, *Ips typographus*, on the Bark of Host Trees During Mass Attack. Journal of lnsect Behavior, 3 (4), 529–543. https://doi.org/10.1007/BF01052016.

Petercord, R., 2006. Flight period of the broad-leaved ambrosia beetle *Trypodendron domesticum* L. in Luxembourg and Rhineland-Palatinate between 2002 and 2005. IUFRO Working Party 7.03.10. Proceedings of the Workshop 2006, Gmunden/Austria: 213–218.

Pettersson, E.M., Sullivan, B.T., Anderson, P., Berisford, C.W., Birgersson, G., 2000. Odor perception in bark beetle parasitoid *Roptrocerus xylophagorum* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Pteromalidae) exposed to host associated volatiles. Journal of Chemical Ecology, 26, 2507–25. DOI: 10.1023/A:1005580528046.

Pfeffer, A., 1955. *Kůrovci – Scolytidae* (Řád: Brouci – Coleoptera), 6th ed.; Fauna ČSR, Nakladatelství československé akademie věd: Prague, Czech Republic.

Pfeffer, A., 1989. Kůrovcovití (Scolytidae) a jádrohlodovití (Platypodidae). Praha, Academia, 137.

Pfeffer, A., Knížek, M., 1995. Expanze kůrovce *Ips duplicatus* (Sahlb.) ze severské tajgy. Zpravodaj ochrany lesa, 2, 8–11.

Potterf, M., Nikolov, C., Kočická, E., Ferenčík, J., Mezei, P., Jakuš, R., 2019. Landscape-level spread of beetle infestations from windthrown- and beetlekilled trees in the non-intervention zone of the Tatra National Park, Slovakia (Central Europe). Forest Ecology and Management, 432, 489–500. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.050.

Prebble, M.L., Graham, K., 1957. Studies of attack by ambrosia beetles in softwood on Vancouver Island, British Columbia. Forest Science, 3 (1), 90–112. https://doi.org/10.1093/forestscience/3.1.90.

Purrini, K., Weiser, J., 1984. Light- and electron microscopic studies of *Chytridiopsis typographi* (Weiser 1954) Weiser 1970 (Microspora), parasitizing the bark beetle *Hylastes cunicularius* Er. Zoologischer Anzeiger, Jena, 212, 369–376.

Purrini, K., Weiser, J., 1985. Ultrastructural study of the microsporidian *Chytridiopsis typographi* (Chytridiopsida: Microspora) infecting the bark beetle *Ips typographus* (Scolytidae: Coleoptera), with new data on spore dimorphism. Journal of Invertebrate Pathology, 45 (1), 66–74. https://doi.org/10.1016/0022-2011(85)90051-5.

Purrini, K., Žižka, Z., 1983. More on the Life Cycle of *Malamoeba scolyti* (Amoebidae: Sarcomastigophora) Parasitizing the Bark Beetle *Dryocoetes autographus* (Scolytidae, Coleoptera). Journal of Invertebrate Pathology, 42, 96–105. https://doi.org/10.1016/0022-2011(83)90207-0.

Raffa, K.F., Berryman, A.A., 1983. The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). Ecological Monographs, 53, 27–49. DOI: 10.2307/1942586.

Raffa, K.F., Aukema, B., Bentz, B., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Kolb, T.E., 2015. Responses of tree-killing bark beetles to a changing climate. CABBI,173–201.

Rangel, T.F.; Diniz-Filho, J.A.F.; Bini, L.M., 2010. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. Ecography, 33, 46–50. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06299.x.

Reddemann, J., Schopf, R., 1996. Zur Bedeutung von Monoterpenen bei der Aggregation des Buchdruckers *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae: Ipinae). Entomologia Generalis, 21, 69–80. DOI:10.1127/ENTOM.GEN/21/1996/69.

Reeve, J.D., 1997. Predation and bark beetle dynamics. Oecologia, 112, 48–54. https://doi.org/10.1007/s004420050282.

Reich, R.M., Lundquist, J.E., Acciavatti, R.E., 2014. Influence of Climatic Conditions and Elevation on the Spatial Distribution and Abundance of *Trypodendron* ambrosia Beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Alaska. Journal of Forest Science, 60 (2), 308–316. http://dx.doi.org/10.5849/forsci.12-092.

Robideau, G.P., Foottit, R.G., Humble L.M, Noseworthy, M.K., Wu, T., Bilodeau, G.J., 2015. Real-time PCR identification of the ambrosia beetles, *Trypodendron domesticum*

(L.) and *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Coleoptera: Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 140, 299–307. https://doi.org/10.1111/jen.12254.

Robideau, G.P., Foottit, R.G., Humble, L.M., Noseworthy, M.K., Wu, T., Bilodeau, G. J., 2016. Real-time PCR identification of the ambrosia beetles, *Trypodendron domesticum* (L.) and *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Coleoptera: Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 140, 299–307. https://doi.org/10.1111/jen.12254.

Rodrigez, C., Pratissoli, D., 1990. Pathogenicidade de *Beauveria brongniartii* (Sacc.) Petch. e *Metharhizium anisopilae* (Metsch.) Sorok. e seu efeito sobre o gorgulho do milho e caruncho do feijao. Annales- Societe Entomologique de France, Brasil 19, 301–306.

Romme, W.H., Clement, J., Hicke, J.A., Kulakowski, D., MacDonald, L.H., Schoennagel, T., Veblen, T.T., 2006. Recent forest insect outbreaks and fire risk in Colorado forests: a brief synthesis of relevant research. Colorado Forest Restoration Institute, Colorado State University, Fort Collins.

Rouault, G., Candau, J.N., Lieutier, F., Nageleisen, L.N., Martin, J.C., Warzée, N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in western Europe. – Annals of Forest Science, 63, 613–624. https://doi.org/10.1051/forest:2006044.

Rudinsky, J.A., 1962. Ecology of scolytidae. Annual Review of Entomology, 7, 327–348. https://doi.org/10.1146/annurev.en.07.010162.001551.

Rudinsky, J.A., Novák, V., Svihara, P., 1971. Attraction of the bark beetle *Ips typographus* L. to terpenes and male-produced pheromone. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 67, 179–188. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1971.tb02112.x.

Rühm, W., 1956. Die Nematoden der Ipiden. Parasitologische Schriftenreihe 6, Fischer, Jena.

Rühm, W., 1960. Ein Beitrag zur Nomenklatur und Systematik einiger mit Scolytiden vergesellschafteter Nematodenarten. Zoologischer Anzeiger Leipzig, 164, 201–213.

Ryall, K.L., Fahrig, L., 2005. Habitat loss decreases predator/prey ratios in a pine-bark beetle system. Oikos, 110, 265–270. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13691.x.

Saalas, U., 1923. Die Fichtenkäfer Finnlands. Annales Academie Scientiarum Fennicae, Serie A, 22, 746.

Saarenmaa, H., 1983. Modeling the spatial pattern and intra- specific competition in *Tomicus piniperda* (Coleoptera, Scolytidae). Communicationes Instituti Forestalis Fenniae, 118.

Sachtleben, H., 1952. Die parasitischen Hymenopteren des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Beitrage zur Entomologie, 2, 137–89. https://doi.org/10.21248/contrib.entomol.2.2-3.137-189.

Sallé, A., Baylac, M., Lieutier, F. 2005. Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level. Agricultural and Forest Entomology, 7, 297–306. https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2005.00274.x.

Salom, S.M., McLean, J.A., 1990. Flight and landing behavior of *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae) in response to different semiochemicals. Journal of Chemical Ecology, 16, 2589–2604. DOI: 10.1007/BF01017481.

Samson, P.R., 1984. The biology of *Roptrocerus xylophagorum* (Hym., Torymidae), with a note on its taxonomic status. Entomophaga, 29, 287–98.

Sauvard, D., 1989. Capacite´ s de multiplication de *Tomicus piniperda* L. (Col., Scolytidae) 1. Effets de la densite´ d'attaque. Journal of Applied Entomology, 108, 164–181. DOI: 10.1111/j.1439-0418.1989.tb00446.x.

Schebeck, M., Hansen, E.M., Schopf, A., Ragand, G.J., Stauffer, C., Bentz, B.J., 2017. Diapause and overwintering of two spruce bark beetle species. Physiological Entomology, 42, 200–210. DOI: 10.1111/phen.12200.

Schlyter, F., Anderbrant, O., 1993. Competition and niche separation between two bark beetles: existence and mechanisms. Oikos, 68, 437–447. DOI: 10.2307/3544911.

Schlyter, F., Birgersson, G., 1999. Forest beetles. Pheromones of Non-Lepidopteran Insects Associated with Agricultural Plants. (ed. by R. J. Hardie and A. K. Minks). 113-148. CAB International, U.K.

Schlyter, F., Birgersson, G., Byers, J.A., Bakke, A. 1992. The aggregation pheromone of *Ips duplicatus* and its role in competitive interactions with *I. typographus*. Chemoecology, 3, 103–112. https://doi.org/10.1007/BF01370137.

Schlyter, F., Byers, J. A., And Löfqvist, J. 1987. Attraction to pheromone sources of different quantity, quality, and spacing: Density-regulation mechanisms in bark beetle *Ips typographus*. Journal of Chemical Ecology, 13, 1503–1524. DOI: 10.1007/BF01012294.

Schlyter, F., Lundgren, U., 1993. Distribution of bark beetles and its predators within and outside old growth forest reserves: no increase of hazard near reserves. Scandinavian Journal of Forest Research, 8, 246–256. https://doi.org/10.1080/02827589309382774.

Schlyter, F., Svensson, M., Zhang, Q.-H., Knizek, M., Krokene, P., Ivarsson, P., And Birgersson, G., 2001. A model for peak and width of signaling windows: *Ips duplicatus* and *Chilo partellus* pheromone component proportions—Does response have a wider window than production? Journal of Chemical Ecology, 27, 1481–1512. DOI: 10.1023/A:1010377528683.

Schnaider, Z., Sierpinski, Z., 1955. Z biologii kornika zrosłozębnego (*Ips duplicatus* Sahlb.) [On biology of double spined bark beetle *Ips duplicatus* (Sahlb.). Roczniki Nauk Lésnych, 13, 437–447.

Schröder, D., 1974. Untersuchungen über die Aussichten einer biologischen Bekämpfung von Scolytiden an Ulmen als Mittel zur Einschränkung des "Ulmensterbens". Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 76, 150–59. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1974.tb01880.x.

Schroeder, M., Cocos, D., 2018. Performance of the tree-killing bark beetles *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* in non-indigenous lodgepole pine and their historical host Norway spruce. Agricultural and Forest Entomology, 20, 347–357. DOI: 10.1111/afe.12267.

Schroeder, M., Dalin, P., 2017. Differences in photoperiod-induced diapause plasticity among different populations of the bark beetle *Ips typographus* and its predator *Thanasimus formicarius.* Agricultural and Forest Entomology, 19, 146–153. DOI: 10.1111/afe.12189.

Schroeder, L.M., 2007. Escape in space from enemies: a comparison between stands with and without enhanced densities of the spruce bark beetle. Agricultural and Forest Entomology, 9, 85–91. https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00323.x.

Schurman, J.S., Trotsiuk, V., Bače, R., Čada, V., Fraver, S., Janda, P., Kulakowski, D., Labusova, J., Mikoláš, M., Nagel, T.A., Seidl, R., Synek, M., Svobodová, K., Chaskovskyy, O., Teodosiu, M., Svoboda, M., 2018. Large-scale disturbance legacies and the climate sensitivity of primary *Picea abies* forests. Global Change Biology, 24 (5), 2169–2181. https://doi.org/10.1111/gcb.14041.

Seidl, R., Müller, J., Hothorn, T., Bässler, C., Heurich, M., Kautz, M., 2015. Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle. Journal of Applied Entomology, 53(2), 530–540. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12540.

Seidl, R., Rammer, W., 2017. Climate change amplifies the interactions between wind and bark beetle disturbances in forest landscapes. Landscape Ecological, 32, 1485–1498. https://doi.org/10.1007/s10980-016-0396-4.

Seidl, R., Rammer, W., Blennow, K., 2014. Simulating wind disturbance impacts on forest landscapes: tree-level heterogeneity matters. Environmental Modelling & Software, 51, 1–11. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.09.018.

Seitner, M, 1924. Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähnigen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. in Oberösterreich und Steiermark in den Jahren 1921 bis einschl. 1923. 5. Parasiten und Räuber. Centralblat für das Gesamte Forstwes. 50, 2–23.

Shapiro-Ilan, D.I., Gardner, W.A., Fuxa, J.R., Wood, B.W., Nguyen, K.B., Adams, B.J., Humber, R.A., Hall, M.J., 2003. Survey of entomopathogenic nematodes and fungi endemic to pecan orchards of the southeastern United States and their virulence to the pecan weevil (Coleoptera: Curculionidae). Environmental Entomology, 32, 187–195. https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.1.187.

Shaw, M.R., Hochberg, M.E., 2001. The neglect of parasitic Hymenoptera in insect conservation strategies: The British fauna as a prime example. Journal of Insect Conservation, 5, 253–263. https://doi.org/10.1023/A:1013393229923.

Shore TL, 1998. Ambrosia beetles. In: Forest Pest Leaflet #72. Pacific Forestry Centre, Canadian Forest Service, Victoria, BC.

Six, DL., 2003.Bark beetle-fungus symbioses. In: Bourtzis K, Miller TA, editors. Insect symbiosis. New York, New York: CRC Press, 97–114.

Skuhravý, V., 2002. Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. Agrospoj, Praha, 196.

Slankis, A.Y., 1967. *Contortylenchus cylindricus* sp. n. and *Contortylenchus rarus* sp. n. (Tylenchida: Contortylenchidae). Parasites of bark Beetles and taxonomic notes on the

genus *Contortylenchus* Rühm 1956. Trudy Gelminto-logischeskoi Laboratorii, 18, 111-118.

Sokanowsky, B., 1936. Material zum Studiem der Parasiten von Waldschädlingen. Anzeiger für Schädlingskunde, 12, 73–74.

Spessivtseff, P., 1921. Beitrag zur Kenntnis der Borkenkäferfauna Schwedens. Entomologisk Tidskrift, 42, 219–223.

Spiecker, H., 2000. Growth of Norway Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under Changing Environmental Conditions in Europe, In: Klimo, E., Hager, H., Kulhavý, J. (Eds.), Spruce Monocultures in Central Europe—Problems andProspects, EFI Proceedings. European Forest Institute, 11–26.

Sproull, G.J., Bukowski, M., Mcnutt, N., Zwijacz-Kozica, T., Szwagrzyk, J., 2017. Landscape-Level Spruce Mortality Patterns and Topographic Forecasters of Bark Beetle Outbreaks in Managed and Unmanaged Forests of the Tatra Mountains. Polish Journal of Ecology, 65 (1), 24–37. https://doi.org/10.3161/15052249PJE2017.65.1.003.

Stadelmann, G, Bugmann, H, Meier, F et al 2013. Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. Forest Ecology and Management, 305, 273–281. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.003.

Stanovský, J. 2002. The influence of climatic factors on the health condition of forests in the Silesian Lowland. Journal of Forest Science, 48, 451–458. https://doi.org/10.17221/11910-JFS.

Stark, V.N. 1952. Zhestkokrylye, Koroedy. Fauna SSSR; Akademia Nauk SSSR: Moskva, Russia; Leningrad, Russia, 1952, 463.

Strand, A., 1946. Seven new species of coleoptera from Norway. Norwegian Journal of Entomology Tidskr. 1946, 7, 168–172.

Sullivan, B.T., Seltmann, K.C., Berisford, C.W., 1999. A simple continuous-rearing technique for the bark beetle parasitoid, Roptrocerus xylophagorum (Ratzeburg). Journal of Entomological Science, 4, 260–264.

Takov, D., Doychev, D., Linde, A., 2011. Pathogens of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae) in Bulgarian forests. Phytoparasitica, 39, 343–352. DOI: 10.1007/s12600-011-0167-3.

Takov, D., Doychev, D., Wegensteiner, R., Pilarska, D., 2007. Study on the pathogens of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) from different coniferous stands in Bulgaria. Acta Zoologica Bulgarica, 59, 87–96.

Takov, D.I., Doychev, D.D., Linde, A., Draganova, S.A., Pilarska, D.K. 2012. Pathogens of bark beetles (Curculionidae: Scolytinae) and other beetles in Bulgaria. Biologia, 67 (5), 966–972. DOI: 10.2478/s11756-012-0086-x.

Takov, D., Pilarska, D., Wegensteiner, R., 2006. Entomopathogens in *Ips typographus* (Coleoptera, Scotylidae) from several spruce stands in Bulgaria. Acta Zoologica Bulgarica, 58, 409–420.

Takov, D., Pilarska, D., Wegensteiner, R., 2010. List of protozoan and microsporidian pathogens of economically important bark beetle species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Europe. Acta Zoologica Bulgarica, 62 (2), 201–209.

Tanada, Y., Kaya, H.K., 1993. Insect Pathology. Academic Press, Inc., New York, New York.

Tauber, M.J., Tauber, C.A., 1976. Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and postdiapause development. Annual Review of Entomology, 21, 81–107. https://doi.org/10.1146/annurev.en.21.010176.000501.

Tauber, M.J., Tauber, C.A., Masaki, S., 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, U.K.

Tenkáčová, I.; Mituch, J., 1986. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in norway spruce in forest park in Kosice. Lesnický časopis - Forestry Journal, 32, 381–387.

Tenkáčová, I.; Mituch, J., 1987. Nematodes new for the fauna of the Czechoslovak Socialist Republic with the affinity to Scolytids (Coleoptera: Scolytidae). Helminthologia, 24, 281–291.

Tenkáčová, I.; Mituch, J., 1991. Nematodes of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) from Tatra National Park. Zbornık Prac o Tatranskom Narodnom Parku, 31, 173–182.

Ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 2012. Canoco Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, Version 5.0. Microcomputer Power, Ithaca.

Thalenhorst, W., 1958. Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Gottingen, 21, 1–126.

Thiele, J.C., Nuske, R.S., Ahrends, B., Panferov, O., Albert, M., Staupendahl, K., Junghansb, U., Jansen, M., Saborowski, J., 2017. Climate change impact assessment—A simulation experiment with Norway spruce for a forest district in Central Europe. Ecological Modelling, 346, 30–47. https://doi.org/10.1007/s13595-018-0793-8.

Thompson, S. N., Bennet, R. B., 1971. Oxidation of fat during flight of male Douglas-fir Beetles, Dendroctonus pseudotsugae. Journal of Insect Physiology. 17, 1555. https://doi.org/10.1016/0022-1910(71)90162-4.

Thomson, A. J. and Sahota, T. S., 1981. Competition and population quality in *Dendroctonus rufipennis* (Coleoptera: Scolytidae). - Canadian Entomologist, 113, 177–183. DOI: 10.4039/Ent113177-3.

Thong, C.H.S., Webster, J.M., 1972. A redescription of the Bark Beetle Nematode *Contortylenchus brevicomi*: Synonym *Contortylnchus barberus* (Nematoda: Shaerulariidae). Journal of Nematology, 4 (3), 213–216.

Thong, C.H.S., Webster, J.M., 1973. Morphology and postembryonic development of the bark beetle nematode *Contortylenchus reversus* (Sphaerulariidae). Nematologica, 19, 159–168. https://doi.org/10.1016/0022-2011(75)90054-3.

Thong, C.H.S., Webster, J.M., 1975. Effects of the bark beetle's nematode, Contortylenchus reversus on gallery construction, fecundity and egg viability of the douglas fir beetle *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Scolytidae). Journal of Invertebrate Pathology, 26, 235–238. https://doi.org/10.1016/0022-2011(75)90054-3.

Thorn, S., Bässler, C., Svoboda, M., Müller, J., 2017. Effects of natural disturbances and salvage logging on biodiversity – lessons from the Bohemian Forest. Forest Ecology and Management, 388, 113–119. http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.006.

Tommergts, B.A., Mustaparta, H., 1989. Single cell responses to pheromones, host and non-host volatiles in the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 52, 141–148. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1989.tb01260.x.

Trudel, R., Lavallée, R., Guertin, C., Coté, C., Todorova, S.I., Alfaro, R., Kope, H., 2007. Potential of *Beauveria bassiana* (Hyphomycetes: Moniliales) for controlling the white pine weevil, *Pissodes strobi* (Col., Curculionidae). Journal of Applied Entomology, 131 (2), 90–97. doi: 10.1111/j.1439-0418.2006.01127.x.

Tykarski, P., 2006. Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevational gradient: Diversity and dynamics of the community in the Tatra National Park, Poland. Forest Ecology and Management, 225 (1-3), 146–159. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.034.

Vakula, J., Gubka, A., Zúbrik, M., Kunca, A., 2011. New methods of protecting forests from double-spined spruce bark beetle and other invasive species, 1st ed.; Zvolen, Slovakia. DOI: 10.1515/forj-2015-0023.

Vakula, J., Kunka, A., Zúbrik, M., Leontovyč, R., Longauerová, V., Gubka, A., 2007. Distribution of two invasive pests in Slovakia since 1996. Alien Invasive Species and International Trade (ed. By H. Evans and T. Oszako), Forest Research Institute, Poland, 105–113.

Valeria, M., Coralie, B., Doležal, P., Krumböck, S., Okrouhlík, J., Stauffer, CH., Moodley, Y., 2016. How differential management strategies affect *Ips typographus* L. dispersal. Forest Ecology and Management, 360, 195–204. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.037.

Vanderpool, D., Bracewell, R.R., McCutcheon, J.P., 2017. Know your farmer: ancient origins and multiple independent domestications of ambrosia beetle fungal cultivars. Molecular Ecology, 27 (8), 2077–2094. https://doi.org/10.1111/mec.14394.

Vanická, H., Holuša, J., Resnerová, K., Ferenčík, J., Potterf, M., Véle, A., Grodzkif, W., 2020. Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe). Forest Ecology and Management, 470–471. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118209.

Vanická, H., Lukášová, K., Holuša, J., 2016. Infection levels of pathogens in the European spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) at managed and unmanaged forest locations: a meta-data analysis. Lesnický Časopis – Forestry Journal, 62, 216–222. https://doi.org/10.1515/forj-2016-0023.

Vávra, J., Lukeš, J., 2013. Microsporidia and 'the art of living together'. Advances in Parasitology, 82, 253–319. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407706-5.00004-6.

Vega, F.E., Hofstetter, R.W., editors. 2015. Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species. San Diego, California: Academic Press, 640.

Wanka, T., 1927. Vierter beitrag Coleopterenfauna von Österreich, Schlesien. Wiener Entomologische Zeitung, 44, 1–32.

Warzee, N., Gilbert, M., Grégoire, J.C., 2006. Predator/prey ratios: a measure of bark-beetle population status influenced by stand composition in different French stands after the 1999 storms. Annals of Forest Science, 63, 301–308. https://doi.org/10.1051/forest:2006009.

Wegensteiner, R., 2004. Pathogens in bark beetles. In: Lieutier F., Day K. R., Battisti A., Grégoire J. C., Evans H. F. (eds.): Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a Synthesis, Kluwer, Dordrecht, 291–313.

Wegensteiner, R., Dedryver, C.A., Pierre, J.S., 2010. The comparative prevalence and demographic impact of two pathogens in swarming *Ips typographus* adults: a quantitative analysis of long term trapping data. Agricultural and Forest Entomology, 12, 49–57. https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2009.00449.x.

Wegensteiner, R., Epper, C., Wermelinger, B., 2007. Untersuchungen über das Auftreten und die Dynamik von Pathogenen bei *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Befallsherden unter besonderen Berücksichtigung von Protozoen. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaf, 80, 79–90. DOI:10.5169/SEALS-402937.

Wegensteiner, R., Lukášová, K., Vanická, H., Zimová, S., Kacprzyk, M., Holuša, J. 2016. Extremely low infection levels of pathogens and nematodes in *Trypodendron* spp. (Coleoptera: Curculionidae). Lesnický Časopis - Forestry Journal, 62, 202–206. DOI: 10.1515/forj-2016-0025.

Wegensteiner, R., Stradner, A., Händel, U., 2014. Occurrence of pathogens in *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) and in other spruce bark beetles from the wilderness reserve Dürrenstein (Lower Austria). Biologia, 69 (1), 92—100. https://doi.org/10.2478/s11756-013-0286-z.

Wegensteiner, R., Tkaczuk, C., Bałazy, S., Griesser, S., Rouffaud, M., Stradner, A., Steinwender, B.M., Hager, H., Papierok, B., 2015. Occurrence of pathogens inpopulations of *Ips typographus*, *Ips sexdentatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) and *Hylobius* spp. (Coleoptera, Curculionidae, Curculioninae) from Austria, Poland and France. Acta protozoologica, 54, 219–232. DOI 10.4467/16890027AP.15.018.3215.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 2004. Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in *Ips typographus* L. (Col, Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. Journal Pest Science, 77, 221–228.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 1995. A new Entomopoxvirus in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). Journal of Invertebrate Pathology, 65, 203–205. https://doi.org/10.1006/jipa.1995.1030.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 1996. Occurrence of *Chytridiopsis typographi* (Microspora, Chytridiopsida) in *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) field populations and in a laboratory stock. Journal of Applied Entomology, 120, 595–602. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01657.x.

Wegensteiner, R.; Weiser, J., 2004. Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. Journal of Pest Science, 77, 221–228. doi: 10.1007/s10340-004-0056-3.

Wegensteiner, R., Weiser, J., Führer, E., 1996. Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 120, 199–204. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01591.x.

Weiser, J., 1954a. Přispěvek k znalosti cizopasníků kůrovce *Ips typographus* I, Věštmík Československé zoologické společnosti, 18, 277–244.

Weisr, J., 1954b. Příspěvek k systematice schizogregarin. Věštmík Československé zoologické společnosti, I, I79–212,

Weiser, J., 1955. Beitrag zur Kenntnis der Parasiten des Borkenkäfers *Ips typographus*. II. Věštmík Československé zoologické společnosti (Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae; Transactions of the Czechoslovak Zoological Society) 19, 374–380.

Weiser, J, 1966. Nemoci hmyzu. Academie, Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, 382–383.

Weiser, J., 2002. Patogenní organismy. Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. In: Der Buchdrucker und seine Kalamitäten, Ed. By Skuhravý, V., Agrospoj, Prague, 97–100.

Weiser, J.; Holuša, J.; Žižka, Z., 2006. *Larssoniella duplicati* n.sp. (Microsporidia, Unikaryonidae), a newly described pathogen infecting the double-spined spruce bark beetle, *Ips duplicatus* (Coleoptera, Scolytidae) in the Czech Republic. Journal of Pest Science, 79, 127–135. doi: 10.1007/s10340-006-0124-y.

Weiser, J., Poltar, O., Žižka, Z., 2000. Biological protection of forest against bark beetle outbreaks with poxvirus and other pathogens. IUAPPA, Section B, 12, 168–172.

Weiser, J., Wegensteiner, R., 1994. A new type of Entomopoxvirus in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Czechoslovakia. Zeitschrift für Angewandte Zoologie. German Journal for Applied Zoology, 80, 425–434.

Weiser, J., Wegensteiner, R., Händel, U., Žižka, Z., 2003. Infections with the ascomycete fungus Metschnikowia typographi sp. nov. in the bark beetles *Ips typographus* and *Ips amitinus* (Col., Scolytidae). Folia Microbiol. (Praha) 48, 611–618. https://doi.org/10.1007/BF02993467.

Weissbacher, A., 1999. Borkenkäfer im Nationalpark Bayerischer Wald. LWF-aktuell Nr. 19, 13–17.

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. https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00707.x.

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. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018.

Wermelinger, B., Epper, C., Kenis, M., Ghosh, S., Holdenrieder, O., 2012. Emergence patterns of univoltine and bivoltine *Ips typographus* (L.) populations and associated natural enemies. Journal of applied entomology. doi: 10.1111/j.1439-0418.2011.01629.x.

Wermelinger, B., Obrist, M.K., Baur, H., Jakoby, O., Duelli, P., 2013. Synchronous rise and fall of bark beetle and parasitoid populations in windthrow areas. Agricultural and Forest Entomology, 15 (3), 301–309. https://doi.org/10.1111/afe.12018.

Wermelinger, B., Seifert, M., 1998. Analysis of temperature dependent development of spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolitidae). Journal of Applied Entomology, 122, 185–191. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01482.x.

Wermelinger, B., Seifert, M., 1999. Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. Ecological Entomology, 24, 103–110. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00175.x.

Weslien, J., 1992. The arthropod complex associated with *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae): species composition, phenology and impact on bark beetle producitvity. Entomologica Fennica, 3, 205–213. https://doi.org/10.33338/ef.83730.

Weslien, J., 1994. Interaction within and between species at different densities of bark beetle *Ips typographus* and its predator *Thanasimus formicarius*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 71, 133–143. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1994.tb01779.x.

Weslien, J., Regnander, J., 1992. The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col. Scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae). Entomophaga, 37, 333–342. https://doi.org/10.1007/BF02372435.

Weslien, J., Schroeder, M.L., 1999. Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. Forest Ecology and Management, 115, 267–275. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00405-8.

Wichmann, H.E., 1954. In: Blunck´s Handbuch Pflanzenkrankheiten, B. V. (Coleoptera) L. 2. P. Parey, Hamburg – Berlin.

Wild, J., Kopecký, M., Svoboda, M. et al 2014. Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forestsJournal of Vegetation Science, 25, 1327–1340. https://doi.org/10.1111/jvs.12189.

Williams, B.A.P., Hirt, R.P., Lucocq, J.M., Embley, T.M., 2002. A mitochondrial remnant in the microsporidian *Trachipleistophora hominis*. Nature 418(6900):865–869. https://doi.org/10.1038/nature00949.

Wood, S.L., 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. Great Basin Naturalist Memoirs, 6, 1–1359.

Wood, D.L., Bright, D.E., 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). Great Basin Naturalist Memoirs, 13, 1–1533.

Yaman, M., 2007. *Gregarina typographi* Fuchs, a gregarine pathogen of the six-toothed pine bark beetle, *Ips sexdentatus* (Boerner) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in Turkey. Turkish Journal of Zoology, 31, 359–363.

Yamanm, M., Radek, R., 2012. *Menzbieria chalcographi*, a new neogregarine pathogen of the great spruce bark beetle, *Dendroctonus micans* (Kugelann) (Curculionidae, Scolytinae). Acta Parasitologica, 57(3), 216–220. DOI: 10.2478/s11686-012-0033-6.

You, L., Simmons, D.R., Bateman, C.C., Short, D.P.G., Kasson, M.T., Rabaglia, R.J., Hulcr, J. 2015. New Fungus-Insect Symbiosis: Culturing, Molecular, and Histological Methods Determine Saprophytic Polyporales Mutualists of Ambrosiodmus Ambrosia Beetles. PLoS ONE 10(9): e0137689. doi:10.1371/journal.pone.0137689.

Yousefpour, R., Hanewinkel, M., Le Moguédec, G., 2010. Evaluating the suitabilityof management strategies of pure Norway spruce forests in the black forestarea of southwest Germany for adaptation to or mitigation of climate change. Journal of Environmental Management, 45, 387–402. http://dx.doi.org/10.1007/s00267-009-9409-2.

Zahradníková, M., Zahradník, P., 2015. Ochrana skládek dřeva před napadením lýkožroutem smrkovým – *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Certifikovaná metodika. Lesnický průvodce, 7/2015, 1–20.

Zhang, Q. H., Schlyter, F., Aerson, P. 1999. Green leaf volatiles interrupt pheromone response of spruce bark beetle *Ips typographus*. Journal of Chemical Ecology, 25, 2847–2861. https://doi.org/10.1023/A:1020816011131.

Zhang, Q., Liu, G.-T., Schlyter, F., Birgersson, G., Anderson, P., Valeur, P., 2001. Olfactory responses of *Ips duplicatus* from Inner Mongolia, China to nonhost leaf and bark volatiles. Journal of Chemical Ecology, 27, 995–1010. https://doi.org/10.1023/A:1010395221953.

Zhang, Q.H., Schlyter, F., Liu, G.T., 1995. Spatial distribution, mortality and sex ratio of overwintering *Ips duplicatus* in a *Picea mongolica* reserve in Inner Mongolia, China with

a diffusion model. In: Hain F.P., Salom S.M., Ravlin W.F., Payne T.L., Raffa K.F. (eds): Behavior, Population Dynamics, and Control of Forest Insects. Proceedings of a Joint IUFRO Working Party Conference. Maui, Feb 6–11, 109–122.

Zhang, Q.H., Schlyter, F., Liu, G.T., Sheng, M.L., Birgersson, G., 2007. Electrophysiological and Behavioral Responses of *Ips duplicatus* to Aggregation Pheromone in Inner Mongolia, China: Amitinol as a Potential Pheromone Component. Journal of Chemical Ecology, 33, 1303–1315. DOI 10.1007/s10886-007-9320-3.

Zimová, S., Resnerová, K., Vanická, H., Horák, J., Trombik, J., Kacprzyk, M., Lindelöw, A., Duduman, M.L., Holuša, J., 2019. Infection Levels of the Microsporidium *Larssoniella duplicati* in Populations of the Invasive Bark Beetle *Ips duplicatus*: From Native to New Outbreak Areas. Forests, 2019, 10, 131. doi:10.3390/f10020131.

Zpráva o stavu lesa ČR v roce 2018. Ministerstvo zemědělství, 2019.

Zpráva o stavu lesa ČR v roce 2019, Ministerstvo zemědělství 2020.

Zuber, M., Benz, G., 1992. Untersuchungen über das Schwärmverhalten von *Ips typographus* (L.) und *Pityogenes chalcographus* (L.) (Col., Scolytidae) mit den Pheromonpräparaten Pheroprax und Chalcoprax. Journal of Applied Entomology, 113, 430–436. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1992.tb00685.x.

Zúbrik, M., Kunka, A., Turčani, M., Vakula, J., Leontovyc, R. 2006. Invasive and quarantine pests in forest in Slovakia. EPPO Bulletin, 36, 402–408. https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2006.01025.x.

Zumr, V., 1985. Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) a ochrana proti němu. Studie ČAZV, 17, 106.

Zumr, V., 1995. Lýkožrout smrkový – biologie, prevence a metody boje. Matice lesnická, Písek, 132.

Žižka, Z., Weiser, J., Wegensteiner, R., 1996. Ultrastructures of Oocysts of *Mattesia* sp**.** (Neogregarina) in the fat body of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). 26.Jírovcovy dny, Protozoology Meeting, Benetice 1996, Journal of Eukaryotic Microbiology, 44, 26A.

Žižka, Z., Weiser, J., Wegensteiner, R., 1997. Ultrastructures of syzygies and gametocysts of *Mattesia* sp. in the bark beetle *Ips typographus*. 27.Jírovcovy dny,

Protozoology Meeting, Dolní Věstonice 1997, Journal of Eukaryotic Microbiology, 45, 8A.

Žižka, Z., Weiser, J., Wegensteiner, R., 1998. Ultrastructures of oocysts of *Menzbieria* cf. *chalcographi* in *Ips typographus* from Austria. 7th European Meeting IUCB/WPRS, Vienna 1999, 108.

Žižka, Z., Weiser, J., Wegensteiner, R., 2000. Complementary Observations on *Ips typographus* Entomopox Virus. Vest. Cs. Spol. Zool., in press.

9 Seznam příloh

1) Infection levels of pathogens in the European spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) at managed and unmanaged forest locations: a meta–data analysis
2) Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe)
3) Infection levels of the microsporidium *Larssoniella duplicati* in populations of the invasive bark beetle *Ips duplicatus*: from native to new outbreak areas
4) Extremely low infection levels of pathogens and nematodes in *Trypodendron* spp. (Coleoptera: Curculionidae)

10 Přílohy

10.1 Infection levels of pathogens in the European spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) at managed and unmanaged forest locations: a meta–data analysis

Lesn. Cas. For. J. 62 (2016) 216–222 DOI: 10.1515/forj-2016-0023

ORIGINAL PAPER

Lesnícky časopis - Forestry Journal
http://www.nlcsk.sk/fj/

Infection levels of pathogens in the European spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) at managed and unmanaged forest locations: a meta-data analysis

Hana Vanická*, Karolina Lukášová, Jaroslav Holuša

Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, CZ – 165 21 Prague 6 – Suchdol, Czech Republic

Abstract

Forest management greatly affects the population density of the European spruce bark beetle, *Ips typographus*. In this study, a meta-analysis was used to determine whether infection levels of pathogens of *I. typographus* differ between managed and unmanaged spruce stands. The analysis used data from 10 publications and a total of 61 locations. The results indicated that infection levels of the most common pathogens (ItEPV, *Gregarina typographi*, and *Mattesia schwenkei*) are higher in unmanaged than in managed locations. The only exception is the microsporidium *Chytridiopsis typographi*, which is more common in managed than in unmanaged locations. Our meta-analysis indicates that pathogen levels are generally higher in unmanaged than in managed locations.

Key words: pathogen infection levels; management; microsporidia; gregarines; ItEPV

Editor: Tomáš Hlásny

1. Introduction

Intensive forest management, which involves sanitation felling and logging, dramatically reduces the amount and diversity of woody debris; such debris is crucial for forest nutrient cycling and for the biodiversity of forest ecosystems (Harmon et al. 1986; Bobiec 2002; Jacobs et al. 2007; Langor et al. 2008; Londsdale et al. 2008; Brunet et al. 2010). The loss of this debris and the subsequent loss of biodiversity undoubtedly alter ecosystem functioning (Fischer et al. 2010). In many forest regions, the quantity of deadwood is an order of magnitude smaller in managed than in unmanaged locations. The loss of deadwood at managed locations also affects thousands of saproxylic species (Seibold et al. 2015).

Saproxylic beetles, including the spruce bark beetle *Ips typographus* (Linnaeus, 1758), do not occur randomly in forest stands but choose their host trees based on volatile substances secreted by the trees and by beetle preference for host height (Gossner et al. 2013a, 2013b). The extent of a bark beetle outbreak is determined by a wide range of factors including beetle movement. Unmanaged and managed areas of spruce stands are very frequently located adjacent to each other, and there is seldom a clear boundary or sufficiently large distance that would prevent bark beetles from flying between the areas (Grodzki et al. 2006). The migration potential of *I. typographus* is substantial; individuals can fly several kilometres (Botterweg 1982; Forsse & Solbreck 1985; Otto & Schreiber 2001), and *I. typographus* has been captured in pheromone traps located considerable distances from the nearest spruce stand (Duelli et al. 1986).

Pathogens are closely tied to their hosts, and thus management interventions that affect their hosts can also influence the pathogens. Removal of bark beetle-infested trees, for example, will remove both bark beetles and their pathogens but could increase the release of pathogen spores from living beetles or from their remains. The species composition and infection level of pathogens in bark beetle populations differ not only between locations but also between years in the same location (Wegensteiner et al. 2014). The requirements for pathogen reproduction and the effects of pathogens on their hosts are poorly known for essentially all 10 pathogen species of *I. typographus* in Europe (Wegensteiner 2004; Lukášová & Holuša 2012; Wegensteiner et al. 2015). In the case of microbial insect diseases, the pathogens invade and multiply in insects and spread to infect other individuals (Wegensteiner 2004), but the pathogens lack the ability to actively move and actively seek hosts. Pathogens of bark beetles spread horizontally when healthy beetles contact and ingest spores associated with an infected beetle or when they contact and ingest spores carried by a vector (a non-host organism). For some pathogens, transmission can be vertical, i.e., the pathogen can be transferred from the parents to the offspring (Wegensteiner 2004).

In unmanaged areas, very large populations of bark beetles often develop but then collapse, and researches have inferred that the collapse results from combinations of abiotic factors and natural enemies (Grodzki et al. 2006). This inference, however, has not been sufficiently supported by data and especially by data collected over long-term study.

In this research, we conducted a meta-analysis of the published literature to determine whether the infection levels in *I. typographus* populations are higher in unmanaged areas than in managed areas of forests.

*Corresponding author. Hana Vanická, e-mail: vanicka@fld.czu.cz

2. Materials and methods

Scientific articles on pathogens of *I. typographus* were obtained by searching the Web of Science, Scopus, Google Scholar, and regional journals. The search, which included papers published before 25 August 2016, was performed using the keywords "*Ips typographus*", "management", "pathogen", and their combinations. Information on altitude, type of forest management, species spectrum of pathogens, and infection levels was then extracted from the published manuscripts.

Data that were collected without reference to management type were excluded from the analyses. If certain information such as altitude was omitted in a source document, such information was obtained based on location names and GPS coordinates (Appendix 1). Local pathogen infection levels included in the analyses were always based on individual samples.

In an initial analysis, 219 manuscripts from the Scopus database and 183 from the Web of Science database were considered. After articles that lacked information on type of management at the study locations (managed vs. unmanaged) were discarded, we acquired and analysed data from the following 10 publications: Haidler et al. 2003; Händel et al. 2003; Wegensteiner et al. 2007, 2014, 2015; Holuša et al. 2009; Kereselidze et al. 2010; Lukášová et al. 2012, 2013; and Lukášová & Holuša 2015 (Table 1). Only data concerning living adult beetles from wind-thrown trees, horizontally lying trap trees, pheromone traps, trap logs, and standing trees were included in the analysis. Managed areas represented commercial forest stands where intensive and regular sanitation felling of trees infested by bark beetles was applied. Unmanaged areas were those without sanitation cutting, harvesting, or other bark beetle preventive measures. In one unmanaged area, spruce trees infested by bark beetles (presence of entry holes, boring dust, resin on the bark) were selected and felled as part of a research effort (Lukášová et al. 2012). Unmanaged areas were commonly in locations with a strict level of nature conservation, e.g., national parks and nature reserves.

The following pathogens were excluded from the analyses because of the small numbers of locations, low infection levels, and small numbers of references: the protozoan *Malamoeba scolyti* (Purrini, 1980), the neogregarine *Menzbiera chalcographi* (Weiser, 1955), and the microsporidia *Nosema typographi* (Weiser, 1955) and *Unikaryon montanum* (Weiser, Wegensteiner, Žižka, 1998). Because we limited our analysis to those pathogens with higher frequencies of occurrence, our analysis included only four species: the microsporidium *Chytridiopsis typographi*, the gregarine *Gregarina typographi*, the virus ItEPV, and the neogregarine *Mattesia schwenkei*. If a given study constituted multi-year research, average infection levels per location were calculated.

Because of a lack of normality in the data (as determined by the Shapiro-Wilk test), non-parametric tests (Kruskal-Wallis test) of pathogen infection levels were performed in the STATISTICA 12 program. We used these tests to determine whether pathogen infection levels in *I. typographus* differed between managed and unmanaged spruce stands.

3. Results

The 10 publications that were included in the meta-analysis contained data from 45 managed locations and 16 unmanaged locations. For each of the four pathogens, a total of at least 20,000 *I. typographus* specimens (adult beetles) had been dissected (Table 1).

At unmanaged locations, infections were most frequent for the gregarine *G. typographi* (Shapiro-Wilk test: $W = 0.54$, $p < 0.0001$; Kruskal-Wallis test: $H\ (1;64) = 8.75$, $p < 0.01$; Fig. 1). The average *G. typographi* infection level (± SD) across all unmanaged locations was 13.7 ± 17.0%. At managed locations, *C. typographi* was dominant (Shapiro–Wilk test: $W = 0.55$, $p < 0.0001$; Kruskal-Wallis test: $H\ (1;63) = 5.64$, $p < 0.01$; Fig. 1). The average *C. typographi* infection level (± SD) across all managed locations was 14.5 ± 21.9%.

The infection level averaged across all locations was 2.7 ± 5.4% for ItEPV and 0.9 ± 5.3% for *M. schwenkei*. For both of these pathogens, infection levels were higher in unmanaged than in managed locations: ItEPV – Shapiro-Wilk test: $W = 0.53$, $p < 0.0001$; Kruskal-Wallis test: $H\ (1;51) = 5.71$, $p < 0.01$ (Fig. 1); and *M. schwenkei* – Shapiro-Wilk test: $W = 0.49$, $p < 0.0001$; Kruskal-Wallis test: $H\ (1;40) = 7.98$, $p < 0.01$ (Fig. 1).

As noted earlier, some pathogens were excluded from the statistical analysis because of insufficient data, i.e., forestry management type was unspecified or the numbers of non-zero values were insufficient to support statistical evaluation. Among these other pathogens, the average infection level across all locations was 0.2 ± 0.5% for *Nosema typographi*, 1.8 ± 3.6% for *Unikaryon montanum*, 0.1 ± 0.1% for *Malamoeba scolyti*, and 0.001 ± 0.001% for *Menzbiera*

Table 1. Background information on the pathogens of *Ips typographus*, the number of analysed locations, and data sources included in the meta-analysis.

Pathogen	Number of locations		Altitude		Total number of beetles dissected	Data sources
	Managed	Unmanaged	>600 m a.s.l.	≤600 m a.s.l.		
ItEPV (Weiser & Wegensteiner, 1994)	39	12	28	23	25,366	1, 2, 5, 6, 7, 9, 10
Gregarina typographi (Fuchs, 1915)	48	16	35	29	30,854	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10
Chytridiopsis typographi [(Weiser, 1954) Weiser, 1970]	46	17	34	29	30,680	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 10
Mattesia schwenkei (Purrini, 1977)	32	8	20	20	20,952	2, 6, 9, 10

[1] Haidler et al. 2003, [2] Händel et al. 2003, [3] Holuša et al. 2009, [4] Kereselidze et al. 2010, [5] Lukášová & Holuša 2015, [6] Lukášová et al. 2012, [7] Lukášová et al. 2013, [8] Wegensteiner et al. 2007, [9] Wegensteiner et al. 2014, [10] Wegensteiner et al. 2015; N = number of dissected beetles.

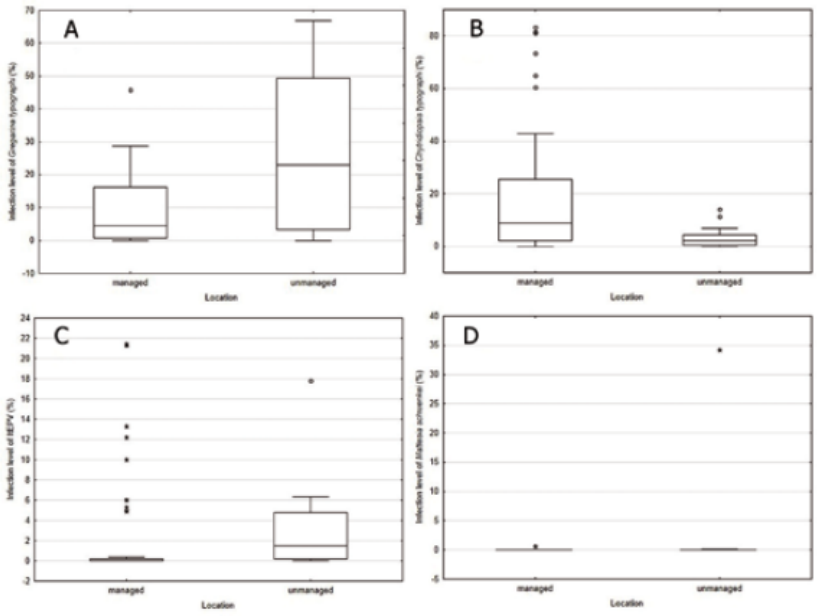


Fig. 1. Percentage of *Ips typographus* adults infected by four pathogens in managed vs. unmanaged locations. (A) *Gregarina typographi*, (B) *Chytridiopsis typographi*, (C) *Entomopoxvirus typographi*, or (D) *Mattesia schwenkei*. Box plots show median plus 25–75% quartiles. The upper and lower whiskers mark the non-outlier range. Circles show outliers, and stars indicate extreme values.

chalcographi. Regarding the frequency of occurrence of these other pathogens at the 45 managed locations, the frequency was highest for *U. montanum* (32 locations) and was lowest for *M. chalcographi* (4 locations). Among the 16 unmanaged locations, the frequency was highest for *N. typographi* (8 locations) and lowest for *M. chalcographi* (0 locations) (Table 2).

4. Discussion

The meta-analysis of *I. typographus* pathogens reported here was based on data from 61 locations in 10 studies. Most studies concerning *I. typographus* have been done in Europe, where forests are commonly managed to suppress *I. typographus* outbreaks. One limitation in our analysis is that specific information on the nature of the management at managed locations was often lacking. It is reasonable to assume, however, that logging and removal of the infested spruces were regularly conducted at all managed locations.

The rapid removal of bark beetle-infested wood and of material suitable for reproduction can considerably reduce the local abundance of *I. typographus* during outbreaks (Wermelinger 2004; Stadelmann et al. 2013). On the other hand, deterioration of conditions for successful development of *I. typographus* populations resulting from landscape fragmentation in managed areas causes pioneering beetles to fly substantial distances and seek new locations (Valeria et al. 2016). This movement of beetles can result in the transport of associated pathogens to new areas and can also support increases in pathogen numbers in unmanaged areas, which serve as disease reservoirs and places with highest pathogen infection rates and species spectra. The infection levels of most pathogens in unmanaged stands are probably maintained over the long term, in part because spores in beetle-infested trees remain viable for long periods (Wegensteiner 2004).

Table 2. Background information on four pathogens of *Ips typographus* that were not included in the meta-analysis.

Pathogen	Number of locations		Altitude		Total number of beetles dissected	Data sources
	Managed	Unmanaged	>600	≤600		
			m a.s.l.			
Malamoeba scolyti (Purrini, 1980)	9	4	6	7	17,193	2, 9
Menzbiera chalcographyi (Weiser, 1955)	4	0	4	0	1,368	3
Nosema typographi (Weiser, 1955)	18	8	12	14	21,821	2, 3, 5, 7, 9
Unikarion montanum (Weiser, Wegensteiner, Žižka, 1998)	32	7	19	20	20,724	2, 9, 10

[1] Haidler et al. 2003, [2] Händel et al. 2003, [3] Holuša et al. 2009, [4] Kereselidze et al. 2010, [5] Lukášová & Holuša 2015, [6] Lukášová et al. 2012, [7] Lukášová et al. 2013, [8] Wegensteiner et al. 2007, [9] Wegensteiner et al. 2014, [10] Wegensteiner et al. 2015; N = number of dissected beetles.

Vertical pathogen transmission (trans ovum or in the course of maturation feeding) from beetles of the parental generation to beetles of the filial generation can also occur to a limited degree. Pathogens transmitted to eggs evidently remain unapparent until the beetles mature into adults. Natural infection of beetle larvae is unlikely because all of the economically important bark beetle species normally feed in phloem (which is sterile), and larvae of most of these species avoid contact with each other (Wegensteiner 2004). For pathogens that do spread vertically, a generally low percentage of infected individuals persists in local populations, especially considering the isolated life cycle of *I. typographus*.

The diversity and infection levels of *I. typographus* pathogens can vary considerably in managed and unmanaged forest stands (Wermelinger 2004; Wegensteiner et al. 2007, 2015; Lukášová et al. 2012). Dispersal mechanisms also differ considerably among pathogens of *I. typographus*. The pathogen development cycle is frequently synchronized to that of the host to ensure the pathogen's successful infection and subsequent distribution (Massey 1956; Thong & Webster 1973; Wegensteiner 2004). Microsporidian species in the genera *Nosema* and *Unikaryon* are often vertically transmitted via eggs, and infection develops only in adults (Weiser et al. 2000). Horizontal transfer of microsporidians is possible during the maturation feeding of adults in the galleries, where adults encounter other adults; a second opportunity occurs during contact between the male and female in the primary mating gallery (Žižka et al. 1996, 1997, 1998; Weiser et al. 2000). Pathogens like *Chytridiopsis typographi* that develop only in the gut wall and that do not infect other organs have only one way to invade the host: horizontal transmission by peroral infection (Weiser et al. 2000; Wegensteiner 2004). The risk of infection is most probably influenced by other, primarily abiotic factors and in particular by temperature, UV radiation, or relative humidity. These conditions also greatly influence the suitability of trap trees and fallen trees for pathogen infection in that pathogens more frequently infect bark beetles in open and sun-exposed areas than in closed, shaded areas (Wegensteiner et al. 2014).

The gregarine *G. typographi* is a frequent pathogen of bark beetles and regularly occurs with other pathogens in *I. typographus* populations; the effect of *G. typographi* on *I. typographus* populations is disputed (Bjornson & Schütte 2003; Takov et al. 2011). Trophozoites and gamonts of *G. typographi* develop extracellularly in the digestive tract of their hosts, where the gamonts undergo syzygy and form zygotes enclosed in thick-walled gamont cysts that are excreted into the environment. After a relatively long maturation period (lasting at least from the time of parental gallery initiation to the maturation feeding of the offspring generation, i.e., approximately 2 months), the cysts are ingested by a suitable host to start a new parasitic cycle (Wegensteiner et al. 2010). The infection level of *G. typographi* within an *I. typographus* population increases several times during the breeding season (Lukášová & Holuša 2011). Our finding that *G. typographi* infection levels are higher in unmanaged than in managed area is consistent with a previous report (Kereselidze et al. 2010).

Chytridiopsis typographi was the only pathogen that did not have higher infection levels in unmanaged than in managed areas. The explanation may relate to the chronic character of the disease, which remains latent for a relatively long time; symptoms appear only in adults (Wegensteiner & Weiser 1996). *Chytridiopsis typographi* infection levels in *I. typographus* are usually about 10% (Wegensteiner 2004; Wegensteiner & Weiser 2004; Holuša et al. 2009; Wegensteiner et al. 2010). Infection destroys the midgut cells of *I. typographus* (Wegensteiner et al. 1996). The entire developmental cycle up to the mature spore stage occurs in the cytoplasm of midgut epithelium cells; once spores mature, they can initiate infection of new cells. Spread between hosts can occur when mature spores (enclosed in sporophorous vesicles) are released into the environment (Wegensteiner et al. 2010).

Insect viruses are obligate pathogens, and most are relatively host specific. The only known virus of *I. typographus*– ItEPV– is also host specific and occurs in the cells of the midgut epithelium (Weiser & Wegensteiner 1994; Wegensteiner & Weiser 1995). ItEPV infections are usually very contagious and cause mortality (Wegensteiner 2004). Discoidal inclusion bodies of ItEPV are released with faeces, and the infection destroys the gut epithelium of adult beetles (Wegensteiner 2004). ItEPV infection levels in *I. typographus* populations frequently range from 0.0 to 3.6% (Wegensteiner et al. 1996) and averaged 2.7% in the current meta-analysis. The virus is transferred during gallery formation and after the death of the host. Infection levels are higher in unmanaged areas than in managed areas probably because dead hosts and associated spores are not removed during sanitation cutting. A similar situation occurs with the neogregarine *M. schwenkei*, which also infects the bark beetle's fat body. Transfer of *M. schwenkei* between individuals occurs only through cannibalism or ingestion of part of a deceased, infected host (Wegensteiner 2004; Lukášová & Holuša 2012). *I. typographus* mortality caused by *M. schwenkei* occurs most frequently during the overwintering period (Lukášová & Holuša 2012).

The infection levels of some pathogens of bark beetles can be very low and even zero at many locations (Lukášová & Holuša 2012). This may help explain why we did not detect differences in infection levels between managed and unmanaged locations for the following species: *U. montanum*, *M. scolyti*, *M. chalcographi*, and *N. typographi*. Very low infection levels can result from inefficient transfer of propagules within the bark beetle population and also from low bark beetle population densities, such that individuals only meet within the family gallery and mortality occurs early during development. At low population densities, bark beetles of the new generation avoid older galleries and the associated spores of these pathogens.

Pathogens of bark beetles have been studied for almost 100 years (Wegensteiner 2004) with the goal of understanding and developing biological control. The value of pathogens as biological control agents against *I. typographus* is still unclear. Analysis of the effect of management on infection levels should help clarify this question. Although the current meta-analysis provides useful information, the number of publications reporting the effects of forest intervention on *I. typographus* natural enemies is small, and additional research is needed.

5. Conclusion

Whether or not spruce stands are managed can greatly influence the infection levels of *I. typographus* pathogens. Pathogen species that occur infrequently and with low levels of infection tend to remain in the old foci of *I. typographus* in the absence of forest management. We can therefore assume that pathogen levels and diversity will probably be higher in unmanaged than in managed locations because hosts and pathogen propagules are removed by management practices. Despite the greater pressure exerted by pathogens on *I. typographus* populations in unmanaged than in managed areas, their ability to suppress bark beetle outbreaks in unmanaged area is unclear and requires additional study.

Acknowledgements

This research was supported by the project of the Czech University of Life Sciences IGA B05/16, and by projects QJ1220317 from the Ministry of Agriculture of the Czech Republic.
The authors thank English Editorial Services (Brno, Czech Republic) and Bruce Jaffee for linguistic and editorial improvements.

References

Bjornson, S., Schütte, C., 2003: Pathogens of mass-produced natural enemies and pollinators. In: J. C. van Lenteren (ed.): Quality control and production of biological control agents. Theory and Testing Procedures: 133–167.

Bobiec, A., 2002: Living stands and dead wood in the Bialowieza forest, suggestions for restoration management. Forest Ecology Management, 165:125–140.

Botterweg, P. F., 1982: Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. Journal of Applied Entomology, 94:466–489.

Brunet, J., Fritz, Ö., Richnau, G., 2010: Biodiversity in European beech forests – a review with recommendations for sustainable forest management. Ecological Bulletins, 53:77–94.

Duelli, P., Studer, M., Näf, W., 1986: Der Borkenkäferflug auserhalb des Waldes. Journal of Applied Entomology, 102:139–148.

Fischer, M., Bossdorf, O., Gockel, S., Hänsel, F., Hemp, A, Hessenmöller, D. et al., 2010: Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: The Biodiversity Exploratories. Basic and Applied Ecology, 11:473–485.

Forsse, E., Solbreck, C., 1985: Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing, and height of flight. Journal of Applied Entomology, 100:47–57.

Gossner, M. M., Floren, A., Weisser, W. W., Linsenmair, K. E., 2013a: Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. Forest Ecology and Management, 302:404–413.

Gossner, M. M., Lachat, T., Brunet, J., Isacsson, G., Bouget, C., Brustel, H. et al., 2013b: Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. Conservation Biology, 27:605–614.

Grodzki, W., Jakuš, R., Lajzová, E., Sitková, Z., Maczka, T., Škvarenina, J., 2006: Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. Annals of Forest Science, 63:55–61.

Haidler, B., Wegensteiner, R., Weiser, J., 2003: Occurrence of microsporidia and other pathogens in associated living spruce bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) in an Austrian forest. Insect Pathogens and Insect Parasitic Nematodes, Internatiol Organisation for Biological and Integrated Control – West Palaearctic Regional Section – Bulletin, 26:257–260.

Händel, U., Wegensteiner, J., Weiser, J., Žižka, Z., 2003: Occurence of pathogens in associated living bark beetles (Col., Scolytidae) from different spruce stands in Austria. Anzeiger für Schädlingskunde, 76:22–32.

Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D. et al., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Advances in Ecological Research, 15:133–302.

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.

Jacobs, J. M., Spence, J. R., Langor, D. W., 2007: Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. Agricultural and Forest Entomology, 9:3–16.

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.

Langor, D. W., Hammond, H. E. W., Spence, J. R., Jacobs, J., Cobb, T. P., 2008: Saproxylic insect assemblages in Canadian forests, diversity, ecology, and conservation. The Canadian Entomologist, 140:453–474.

Londsdale, D., Pautasso, M., Holdenrieder, O., 2008: Wood-decaying fungi in the forest, conservation needs and management options. European Journal of Forest Research, 127:1–22.

Lukášová, K., Holuša, J., 2011: *Gregarina typographi* (Eugregarinorida: Gregarinidae) in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae): changes in infection level in the breeding system. Acta Protozoologica, 50:311–318.

Lukášová, K., Holuša, J., 2015: Comparison of pathogens infection level in *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) beetles sampled in pheromone traps and at place of overwintering. Acta Parasitologica, 60:462–465.

Lukášová, K., Holuša, J., Grucmanová, Š., 2012: Reproductive performance and natural antagonists of univoltine population of *Ips typographus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) at epidemic level: a study from Šumava Mountains, Central Europe. Beskydy, 5:153–162.

Lukášová, K., Holuša, J., Turčáni, M., 2013: Pathogens of *Ips amitinus*: new species and comparison with *Ips typographus*. Journal of Applied Entomology, 137:188–196.

Massey, C. L., 1956: Nematode parasites and associates of the Engelmann spruce beetle (*Dendroctonus engelmanni* Hopk.). Proceedings of the Helminthological Society of Washington, 23:14–24.

Otto, L. F., Schreiber, J., 2001: Spatial patterns of the distribution of trees infected by *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) in the National Park "Sächsische Schweiz" from 1996 to 2000. Journal of Forest Science, 47:139–142.

Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., Müller, J., 2015: Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. Conservation Biology, 29:382–390.

Stadelmann, G., Bugmann, H., Wermelinger, B., Meier, F., Bigler, C.H., 2013: A predictive framework to assess spatio-temporal variability of infestations by the European spruce bark beetle. Ecography, 36:1208–1217.

Takov, D., Doychev, D., Linde, A., Draganova, S., Pilarska, D., 2011: Pathogens of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae) in Bulgarian forests. Phytoparasitica, 39:343–352.

Thong, C. H. S., Webster, J. M., 1973: Morphology and postembryonic development of the bark beetle nematode *Contortylenchus reversus* (Sphaerulariidae). Nematologica, 19:159–168.

Valeria, M., Coralie, B., Doležal, P., Krumböck, S., Okrouhlík, J., Stauffer, CH., Moodley, Y., 2016: How differential management strategies affect *Ips typographus* L. dispersal. Forest Ecology and Management, 360:195–204.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 1995: A new Entomopoxvirus in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). Journal of Invertebrate Pathology, 65:203–205.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 1996: Occurrence of *Chytridiopsis typographi* (Microspora, Chytridiopsida) in *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) field populations and in a laboratory stock. Journal of Applied Entomology, 120:595–602.

Wegensteiner, R., Weiser, J., Führer, E., 1996: Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 120:199–204.

Wegensteiner, R., 2004: Pathogens in bark beetles. In: Lieutier, F., Day, K. R., Battisti, A., Grégoire, J. C., Evans, H. F. (eds.): Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a Synthesis, Kluwer, Dordrecht, p. 291–313.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 2004: Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. Journal of Pest Science, 77:221–228.

Wegensteiner, R., Epper, C., Wermelinger, B., 2007: Untersuchungen über das Auftreten und die Dynamik von Pathogenen bei *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Befallsherden unter besonderen Berücksichtigung von Protozoen. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 80:79–90.

Wegensteiner, R., Dedryver, C. A., Pierre, J. S., 2010: The comparative prevalence and demographic impact of two pathogens in swarming *Ips typographus* adults: a quantitative analysis of long term trapping data. Agricultural and Forest Entomology, 12:49–57.

Wegensteiner, R., Stradner, A., Händel, U., 2014: Occurrence of pathogens in *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) and in other spruce bark beetles from the wilderness reserve Dürrenstein (Lower Austria). Biologia, 69:92–100.

Wegensteiner, R., Tkaczuk, C., Bałazy, S., Griesser, S., Rouffaud, M., Stradner, A. et al., 2015: Occurrence of pathogens in populations of *Ips typographus*, *Ips sexdentatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) and *Hylobius* spp. (Coleoptera, Curculionidae, Curculioninae) from Austria, Poland and France. Acta Protozoologica, 54: 219–232.

Weiser, J., Poltar, O., Žižka, Z., 2000: Biological protection of forest against bark beetle outbreaks with poxvirus and other pathogens. IUAPPA, Section B, 12:168–172.

Weiser, J., Wegensteiner, R., 1994: A new type of Entomopoxvirus in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Czechoslovakia. Zeitschrift für Angewandte Zoologie. German Journal for Applied Zoology, 80:425–434

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.

Žižka, Z., Weiser, J., Wegensteiner, R., 1996: Ultrastructures of Oocysts of *Mattesia* sp. (Neogregarina) in the fat body of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). 26. Jírovcovy dny, Protozoology Meeting, Benetice 1996, Journal of Eukaryotic Microbiology, 44:26A.

Žižka, Z., Weiser, J., Wegensteiner, R., 1997: Ultrastructures of syzygies and gametocysts of *Mattesia* sp. in the bark beetle *Ips typographus*. 27. Jírovcovy dny, Protozoology Meeting, Dolní Vestonice 1997, Journal of Eukaryotic Microbiology, 45:8A.

Žižka, Z., Weiser, J., Wegensteiner, R., 1998: Ultrastructures of oocysts of *Menzbieria* cf. *chalcographi* in *Ips typographus* from Austria. 7th European Meeting IUCB/WPRS, Vienna 1999, 108 p.

Appendix 1. Study locations from Table 1.

Locality*	Forest management	GPS coordinates	Country
Aigen-Schlägl	Y	48.665 N, 13.973 E	AUT
Białowieża I	Y	52.701 N, 23.886 E	POL
Białowieża II	Y	52.739 N, 23.786 E	POL
Białowieża III	Y	52.704 N, 23.899 E	POL
Białowieża IV	Y	52.666 N, 23.759 E	POL
Białowieża V	Y	52.670 N, 23.770 E	POL
Białowieża VI	Y	52.727 N, 23.842 E	POL
Białowieża VII	Y	52.683 N, 23.785 E	POL
Białowieża VIII	Y	52.730 N, 23.831 E	POL
Block N71	N	41.860 N, 43.234 E	GEO
Block N78	N	41.839 N, 43.283 E	GEO
Block N79	N	41.873 N, 43.334 E	GEO
Borjomi	Y	41.782 N, 43.494 E	GEO
Bystřice na Olší	Y	49.601 N, 18.717 E	CZE
Combloux	Y	46.470 N, 07.054 E	CHE
Edelwies	N	47.759 N, 15.056 E	AUT
Forêt de la Haute-Joux	Y	47.157 N, 06.106 E	FRA
Grünau	Y	47.767 N, 13.933 E	AUT
Horní Maršov	Y	50.670 N, 15.813 E	CZE
Hubhof	Y	48.392 N, 15.353 E	AUT
Hundsau I	N	47.779 N, 15.043 E	AUT
Hundsau II	N	47.778 N, 15.042 E	AUT
Hundsau III	N	47.777 N, 15.042 E	AUT
Chaux-des-Crotenay	Y	47.098 N, 06.569 E	FRA
Jánské Koupele	Y	49.733 N, 17.717 E	CZE
Kechkhobi	Y	41.782 N, 43.469 E	GEO
Keprnik	N	50.181 N, 17.116 E	CZE
Kobernaußer Wald I	Y	48.088 N, 13.381 E	AUT
Kobernaußer Wald II	Y	48.087 N, 13.381 E	AUT
Kobernaußer Wald III	Y	48.088 N, 13.382 E	AUT
Kobernaußer Wald IV	Y	48.088 N, 13.380 E	AUT
Kozlov	Y	49.633 N, 17.504 E	CZE
Kreisbach	Y	48.097 N, 15.629 E	AUT
Kremsmünster	Y	48.086 N, 14.132 E	AUT
Lacelle	Y	46.063 N, 02.400 E	FRA
Lambach	Y	48.101 N, 13.872 E	AUT
Les Tenelles	Y	46.024 N, 01.622 E	FRA
Libani	Y	41.784 N, 43.462 E	GEO
Melk	Y	48.240 N, 15.393 E	AUT
Millevaches	Y	46.079 N, 02.144 E	FRA
Na Ztraceném, Ptačí potok	N	48.986 N, 13.502 E	CZE
Nasswald	Y	47.737 N, 15.664 E	AUT
Nová Pec	N	48.784 N, 13.951 E	CZE
Ossiach	Y	46.677 N, 14.003 E	AUT
Pec pod Sněžkou	N	50.703 N, 15.730 E	CZE
Prášily	N	49.107 N, 13.371 E	CZE
Pustá Polom	Y	49.868 N, 18.006 E	CZE
Puy de Montchal	Y	45.822 N, 03.476 E	FRA
Rothenburg	N	47.101 N, 08.233 E	CHE
Rothenburg Wald	Y	47.113 N, 08.284 E	CHE
Rothwald	N	47.749 N, 15.084 E	AUT
Siedlce	Y	52.188 N, 22.163 E	POL
Smrk Mt.	N	49.505 N, 18.378 E	CZE
St. Georgen/ Lavanttal	Y	46.724 N, 14.954 E	AUT
Staré Oldřůvky	Y	49.717 N, 17.609 E	CZE
Tamsweg	Y	47.117 N, 13.629 E	AUT
Tamsweg, Salzburg	Y	47.115 N, 13.849 E	AUT
Tösstock	N	47.306 N, 08.962 E	CHE
Treffen	Y	46.674 N, 13.862 E	AUT
Tsagveri	Y	41.794 N, 43.484 E	GEO
Václavovice	Y	49.733 N, 18.350 E	CZE

*Y = managed area, N = unmanaged area.

10.2 Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe)

Forest Ecology and Management 470–471 (2020) 118209

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Interventions have limited effects on the population dynamics of *Ips typographus* and its natural enemies in the Western Carpathians (Central Europe)

Hana Vanická[a], Jaroslav Holuša[a,*], Karolina Resnerová[a], Ján Ferenčík[b], Mária Potterf[c,d,e], Adam Véle[a], Wojciech Grodzki[f]

[a] Faculty of Forestry and Wood Sciences, Department of Forest Protection and Entomology, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, 16500 Prague 6, Czech Republic
[b] State Forests Tatra National Park, 05960 Tatranska Lomnica, Slovakia
[c] University of Jyväskylä, Department of Biological and Environmental Science, P.O. Box 35, 40014 University of Jyväskylä, Finland
[d] School of Resource Wisdom, University of Jyväskylä, P.O. Box 35, FI-40014 Jyväskylä, Finland
[e] Institute of Forest Ecology, Slovak Academy of Sciences, Štúrova 2, 960 53 Zvolen, Slovakia
[f] Department of Mountain Forests, Forest Research Institute, Ul. Fredry 39, 30605 Krakow, Poland

ARTICLE INFO

Keywords:
European spruce bark beetle
Intraspecific competition
Large-scale windthrow
Outbreak dynamics
Pathogens
Parasitoids
Picea abies
Predators

ABSTRACT

Outbreaks of the European spruce bark beetle *Ips typographus* kill extensive areas of Norway spruce forests in Central Europe, affecting both protected areas and neighboring commercial forests. In protected areas, uncontrolled (non-intervention) management allows natural beetle-induced tree mortality, while in commercial forests infested trees are salvage-logged in order to lower *I. typographus* numbers and stabilize wood production. However, the effects of active pest controls on *I. typographus* population are often ambiguous, and little is known about how antagonists, beetle density, or intraspecific competition help terminate *I. typographus* outbreaks. To answer this question, we studied *I. typographus* population development, breeding performance, and natural antagonists under intervention and non-intervention management in the High Tatra Mts. from 2014 to 2017. We used sentinel logs and windthrown trees, following the current legislation in Tatranský národný park (TANAP, Slovakia) and Tatrzański Park Narodowy (TPN, Poland). Both parks are mountainous, are covered by Norway spruce forests that have been extensively affected by windthrows and extensive *I. typographus* outbreaks over the last 20 years, and are zoned under intervention and non-intervention types of management. We found that *I. typographus* was a dominant species and that its numbers gradually increased during the study, but that the numbers of maternal galleries in sentinel logs (from 50 to 300 per m^2) and sex ratio (1 male:2.5 females) remained the same among years. The length of maternal galleries and egg production (per m^2 of bark), however, gradually declined, and breeding performance decreased from 10 daughter beetles per female in 2014 to almost zero in 2017. These parameters did not significantly differ between intervention and non-intervention sites. Antagonists were not abundant and had limited effects on *I. typographus* numbers.

Active intervention did not affect *I. typographus* population dynamics or rates of parasitism but increased numbers of *Thanasimus* beetles, which are predators of bark beetles. In other words, intervention increased the numbers of some natural enemies of *I. typographus* but did not affect *I. typographus* population dynamics. Because control measures did not reduce *I. typographus* numbers in the intervention zone, the natural ecological processes crucial for maintaining ecosystem functioning and biodiversity were evidently preserved.

1. Introduction

The European spruce bark beetle *Ips typographus* (Linné, 1758) is a keystone species that initiates (Müller et al., 2008) decomposition of wood (Wermelinger, 2004), provides resources for a large number of associated species (Weslien, 1992), and even facilitates forest

Abbreviations: *C typographi*, *Chytridiopsis typographi*; *G typographi*, *Gregarina typographi*; *I amitinus*, *Ips amitinus*; *I typographus*, *Ips typographus*; *M schwenkei*, *Mattesia schwenkei*; RDA, redundancy analysis; TANAP, Tatranský národný park; TPN, Tatrzański Park Narodowy

* Corresponding author.
E-mail address: holusaj@seznam.cz (J. Holuša).

https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118209
Received 10 January 2020; Received in revised form 28 April 2020; Accepted 30 April 2020
0378-1127/ © 2020 Elsevier B.V. All rights reserved.

succession by creating disturbances of various scales (Martikainen et al., 1999). *I. typographus*, however, is considered one of the most common and damaging pests in Eurasian Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests that are managed to provide ecosystem services such as timber production or protection against natural hazards. When a surplus of breeding material is available (Mulock and Christiansen, 1986) due to windthrows (Wermelinger, 2004) or long-term drought (Rouault et al., 2006), spruce bark beetle populations increase to such high numbers that the beetle can overcome the defences and kill vigorous Norway spruce trees. Mass outbreaks of *I. typographus* affect both managed and protected forest areas across Europe. To protect the economic value of wood and to reduce beetle numbers during outbreaks, foresters removed trees infested with immature beetles from the forest (Burton, 2006; Lindenmayer et al., 2008; Stadelmann et al., 2013). Other control methods, such as deployment of trap trees and application of pesticides, are effective only when *I. typographus* densities are relatively low (Holuša et al., 2017).

Approximately 10% of the forest area in Europe is located in protected conservation areas (Bauhus et al., 2009; Parviainen and Schuck, 2011). In these areas, conservation-oriented management aims to promote multi-layered forests stands (Carey, 2003; Zenner et al., 2012; O'Hara et al., 2013) and tends to follow a "benign neglect strategy" in response to bark beetle outbreaks and other natural disturbances (Angelstam, 1998; Lindenmayer and Noss, 2006). Nevertheless, most stands of commercial forests across a wide range of temperate and boreal conditions are single-layered due to historical silvicultural strategies and high economic efficiency (Nyland, 2003).

Because recently windthrown or drought-stressed trees with compromised health provide optimal habitat for the growth of spruce bark beetle populations, *I. typographus* outbreaks often follow wind disturbance, especially if warm and dry weather conditions support beetle reproduction and survival. Within 1–3 years following a windthrow, *I. typographus* switches from attacking and reproducing on weakly defended, wind-thrown trees to attacking standing trees (Komonen et al., 2011; Modlinger and Novotný, 2015). Under natural conditions, i.e., without human intervention, *I. typographus* outbreaks last approximately 3–6 years (Wermelinger, 2004) and end due to intraspecific competition (Komonen et al., 2011; Holuša and Lukášová, 2017), natural antagonists (Grodzki et al., 2010), weather (see Grodzki et al., 2006), and rarely by exhaustion of host trees (Økland and Bjørnstad, 2006).

Several studies have attempted to understand how different types of forest management, i.e., intervention (active pest management) or non-intervention (passive management), affect the relationship between *I. typographus* population numbers and levels of beetle-induced tree mortality (Šebek et al., 2015; Winter et al., 2015). According to some authors, active management practices have only limited effectiveness in reducing beetle-induced tree mortality in Tatras National Park Mts. (Sproull et al., 2017; Havašová et al., 2017). The probable reason is that classical forest protection procedures may actually increase forest susceptibility to bark beetle attack by altering forest edges, which expose newly sun-stressed trees that are more attractive to beetles (Grodzki et al., 2006; Kautz et al., 2013), and by decreasing habitat heterogeneity and complexity, a known defense against bark beetle outbreaks (Raffa et al., 2008; Nelson et al., 2014). However, other authors reported that spruce bark beetle-induced tree mortality is lower and forest recovery is faster in pest-controlled stands than in non-managed stands in the same mountains (Grodzki et al., 2006; Grodzki, 2016).

I. typographus has a variety of natural enemies (Wegensteiner and Weiser, 1996; Reeve, 1997; Gilbert and Grégoire, 2003; Hedgren, 2004; Kenis et al., 2004; Hilszczański et al., 2007), but their effects on the beetle's populations in forests under different intervention regimes are poorly understood.

Most of the parasitoids of *I. typographus* are larval ectoparasitoids. The majority of the larval parasitoids are wasps that attack their host through the bark. This biology is manifested mainly in the Braconidae and Pteromalidae, but also in the Ichneumonidae, Eurytomidae, Torymidae, and Eupelmidae (Nuorteva, 1957; Hedqvist, 1963, 1998; Mills, 1983). The best known cryptoparasitoid is the holarctic *Roptrocerus xylophagorum* (Ratz.), a common and polyphagous parasitoid of conifer bark beetles (e.g., Hedqvist, 1963; Samson, 1984; Sullivan et al., 1999; Pettersson et al., 2000). *Coeloides bostrichorum* Giraud, *Rhopalicus tutela* (Walker), and *Dendrosoter middendorffii* (Ratzeburg) are also parasitoids of *I. typographus* larvae (Sachtleben, 1952; Bombosch, 1954; Krüger and Mills, 1990; Hougardy and Grégoire, 2001). Parasitoids usually locate their host by walking on the bark, paralysing the larvae or pupae by injecting venom via a long ovipositor, and laying a single egg on the paralysed host. Larval ectoparasitoids of Scolytinae are thought to be more host-tree specific than host-specific, but this is highly variable (Kenis et al., 2004).

The pteromalid *Tomicobia seitneri* (Ruschka) is a frequent parasitoid of *I. typographus* adults. Females oviposit into adult beetles. Parasitized beetles are still able to bore into the bark and lay eggs, but fecundity is reduced by an average of 30% (Sachtleben, 1952). *T. seitneri* seems to be present in most *I. typographus* populations, and parasitism rates range from 20 to 100% (Faccoli, 2000). *Ropalophorus clavicornis* (Wesmael) is a frequently encountered parasitoid of *I. typographus* adult (Nuorteva, 1957; Hedqvist, 1998; Faccoli, 2001) with parasitism as high as 18% (Bombosch, 1954). The high specificity of parasitoids attacking eggs and adults could be explained by the fact that female wasps probably locate their host by the host aggregation pheromone, as shown for *T. seitneri* (Mills and Schlup, 1989; Faccoli, 2000). Parasitism rates and consumption rates are poor indicators of the real effect of natural enemies on bark beetle populations. The ectoparasitoids showed a density-dependent response only above a certain host density. Several authors have concluded that natural enemies do not play an important role in regulating bark beetle populations (e.g., Sachtleben, 1952; Bombosch, 1954; Faccoli, 2001), but a few others affirm the contrary (e.g., Mendel, 1987).

Many generalist predators, such as clerid beetles and dolichopodid flies, feed indiscriminately on both hosts and parasitoids (Mills, 1983). Predators generally have a larger range of prey species than parasitoids. They can be efficient antagonists because many species are more mobile and active during winter than their prey. Like parasitoids, many predators are known to locate their prey by semiochemicals, i.e., by bark beetle pheromones or tree volatiles (Kenis et al., 2004). Insect predators do not seem to prefer specific tree parts, but tend to colonise the lower parts of bolts (Wermelinger, 2002). Most predatory species belong to the Coleoptera and Diptera.

Some important coleopteran families of predators are Cleridae, Monotomidae, and Trogossitidae. Many species of other families are also associated with bark beetles. Among the Diptera, the Dolichopodidae and Lonchaeidae are the most relevant families. Both their larvae and adults may feed on larvae or adults. Experimental studies showed that *Thanasimus formicarius* (L.) can reduce a brood of *I. typographus* by 18% (Mills, 1985).

The most relevant genus of predator in the Dolichopodidae is *Medetera*. The adult flies prey on small insects with soft integuments (Nuorteva, 1956; Lieutier, 1979; Nicolai, 1995). Most species are known to prey on scolytid larvae, pupae, and teneral adults (Beaver, 1966; Lieutier, 1979). The effect of dolichopodid flies on scolytid survival is controversial. Bark beetle mortality caused by *Medetera* species was found to be minor (Mills, 1986) and to be independent of *Medetera* density (Mills, 1985). However, species of these predaceous flies can reach densities of up to 10 larvae per 100 cm^2 (Dippel et al., 1997) and cause mortality rates of 70–90% (Hopping, 1947; Nuorteva, 1959). Among the Lonchaeidae, only the genus *Lonchaea* lives subcortically, i.e., below the tree bark (Morge, 1963). In conifers, some species are known to be obligatory predators, occurring in high numbers. They can feed on eggs, larvae, and adults (Morge, 1967).

The larvae of some Raphidioptera prey on beetles or on larvae under the bark. A few species of Raphidiidae are known to forage non-

specifically on cerambycids, bark beetles, and other subcortical organisms (Schimitschek, 1931; Wichmann, 1957).

Quantifying the effects of predators on bark beetles is difficult. The consumption of prey in the field is difficult to measure, and predators may not only forage on the target bark beetle but also on other subcortical insects, including predators and parasitoids (Mendel et al., 1990), thereby reducing the overall detrimental effect of natural enemies on a bark beetle population. Predators showed a density-dependent response at low beetle densities, but became inversely density-dependent at higher densities. Futher study is needed to assess the importance of natural enemies as regulatory factors of scolytids and to develop strategies to enhance their effects (Kenis et al., 2004).

Studying the effects of all of the natural enemies of beetles in a forest is challenging and time consuming. Parasitoids and predators are probably susceptible to forest management practices because they are specialist consumers of high trophic level prey (Weslien and Schroeder, 1999; Shaw and Hochberg, 2001; Hilszczański et al., 2005). However, this inference has not been widely supported, and reported results have been ambiguous or even contradictory. For example, Bałazy (1966) found that forest management lowered numbers of natural enemies of *I. typographus* in a mixed forest, but a subsequent study in the same region found that forest management did not influence the abundance of *I. typographus* predators (Mazur et al., 1996). No differences in predator levels among management types were recently reported by Fora et al. (2014) or Wermelinger et al. (2013). In a non-intervention reserve, natural enemies did not affect beetle reproductive success (Komonen et al., 2011).

For parasitism, Feicht (2004) found that levels of parasitism were high in both managed and natural forests. Wermelinger et al. (2013) reported that both parasitoids and *I. typographus* were more abundant in uncleared windthrown areas than in cleared areas. Contradictory results might origin from differences in the *I. typographus* outbreak phase, i.e., whether the beetle population is developing on windthrown trees or has shifted to attacking standing trees. Abundances of parasitoids in both managed and non-managed forests could depend on the availability of supplemental food sources. In spite of the reduced diversity of flowering plants expected in even-aged spruce plantations, several plant species are present that might provide nectar and pollen throughout the growing season to the hymenopteran parasitoid complex of *I. typographus*. Conifer aphids are also abundant in these stands and produce large amounts of honeydew, which might also be consumed by the parasitoids (Hougardy and Grégoire, 2000).

We found only one study that supported the hypothesis that natural enemies are less abundant in commercially managed than in unmanaged forests (Weslien and Schroeder, 1999). However, some of the methods in that study are unclear, and it is therefore difficult to have confidence in the results.

A recent meta-data analysis found that pathogen levels were generally higher in unmanaged than in managed locations, except that the microsporidium *Chytridiopsis typographi* (Weiser, 1954) was more common in managed than in unmanaged locations (Vanická et al., 2016). Beetle infestations in well-managed forests are patchier because foresters rapidly remove infested trees. Removal of trees heavily infested by bark beetles prevents the kind of pathogen buildup that occurs in unmanaged forests (Holuša et al., 2009). In unmanaged or poorly managed forests, trees infested by bark beetles usually occur in groups that generate hot spots of high beetle and pathogen numbers. The repeated development of new generations of bark beetles is common in these groups of infested trees, and beetle numbers can remain very high over many generations. When their numbers are very high, young beetles often cannot find enough space for their maturation feeding and are forced to continue feeding by crossing other nearby galleries. Such movement increases the chance of pathogen transmission and therefore results in an increase in pathogens (Wegensteiner and Weiser, 1996).

Over 20 bark beetle pathogens are currently known. Some species of spruce bark beetle pathogens are considered to be generalists because they occur in several bark beetle species and in the majority of beetle populations studied. The most common pathogens of *I. typographus* are the virus ItEPV (Wegensteiner and Weiser, 1995), the microsporidium *C. typographi*, the gregarine *Gregarina typographi* (Fuchs, 1915), and the neogregarine *Mattesia schwenkei* (Purrini, 1977) (Wegensteiner et al., 1996, 2014; Wegensteiner, 2004; Lukášová and Holuša, 2012; Holuša and Lukášová, 2017). These pathogens can be horizontally transmitted to bark beetles by contact, ingestion of faeces, or ingestion of parts of dead bodies of infected individuals (ItEPV, *Gregarina*, *Chytridiopsis*, *Mattesia*) (Wegensteiner and Weiser, 1996; Wegensteiner et al., 1996; Wegensteiner, 2004; Lukášová and Holuša, 2011). Because microsporidia and other microbial groups are density-dependent pathogens (Weiss and Becnel, 2014), high beetle population density increases transmission caused by contact between hosts (Wegensteiner et al., 2014; Holuša and Lukášová, 2017). Some of the less common or rare pathogens (e.g., members of the genera *Nosema* and *Unikaryon*) are vertically, transovarially transmitted via the gonadal tissues or are transmitted by a combination of horizontal and vertical routes (Wegensteiner and Weiser, 1996; Wegensteiner et al., 1996; Wegensteiner, 2004).

Environmental and forest structural conditions do not greatly affect pathogen transfer. Only microclimatic factors (temperature, humidity, moisture) surrounding hosts or trees where spores persist can affect pathogen growth and development. Most pathogen spores do not persist in the environment for more than 1 year (survival is substantially reduced by dryness or direct sunlight), and survival is increased when spores are bound in the faeces or cadavers of infected individuals (Kramer, 1976; Weiss and Becnel, 2014).

Additional research is clearly needed to understand how intervention type affects *I. typographus* population numbers, its intraspecific competition, and its regulation by natural enemies.

To fill this gap in understanding, the current study assessed *I. typographus* population numbers, *I. typographus* breeding performance, and the development of natural antagonists under intervention and non-intervention types of management. We hypothesized that numbers of predators and parasites would be similar at intervention and non-intervention sites but that pathogen infection levels would be higher at non-intervention sites than at intervention sites. We conducted the research in two adjacent national parks in Central Europe: Tatranský národný park (TANAP, Slovakia) and Tatrzański Park Narodowy (TPN, Poland). Both parks are mountainous and are covered by Norway spruce forests that have been extensively affected by windthrows and widespread *I. typographus* outbreaks over the past 20 years (Fig. 1). Both parks also include zones with intervention and non-intervention types of management.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The Tatra Mts. are located at the border between Slovakia (73,058 ha, i.e., 77.6% of the Tatra Mts. area are in Slovakia) and Poland (21,076 ha, i.e., 22.4% of of the Tatra Mts. area are in Poland) (Grodzki et al., 2003). The area is the highest part of the Carpathians, and many peaks exceed 2000 m a.s.l.; the longest ridge is 26 km, but the alpine vegetation occupies only 341 km^2 (~40% of the area). Although the area has been affected by human intervention for more than 100 years, natural forests (without intervention) still cover approximately 400 km^2 (Fleischer et al., 2017). The area dominated by Norway spruce ranges from 81% at low elevations to 98% at the middle elevations (Bodziarczyk et al., 2019). In TANAP, the area dominated by Norway spruce has dramatically decreased in recent years and ranges from ~25% at low to ~40% at high elevations due to recent large-scale disturbances (Konôpka et al., 2019).

Both national parks have been affected by a number of large windthrow events (i.e., an event affecting > 20,000 m^3 of wood) over

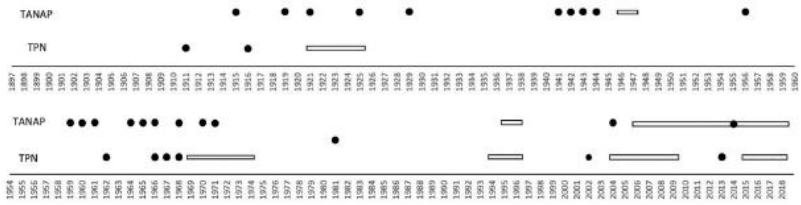


Fig. 1. Occurrences of windthrow events affecting > 20,000 m^3 timber (circles) and *Ips typographus* outbreaks (bands) in TANAP and TPN from 1897 to 1960 (the upper time line) and from 1954 to 2018 (the lower time line).

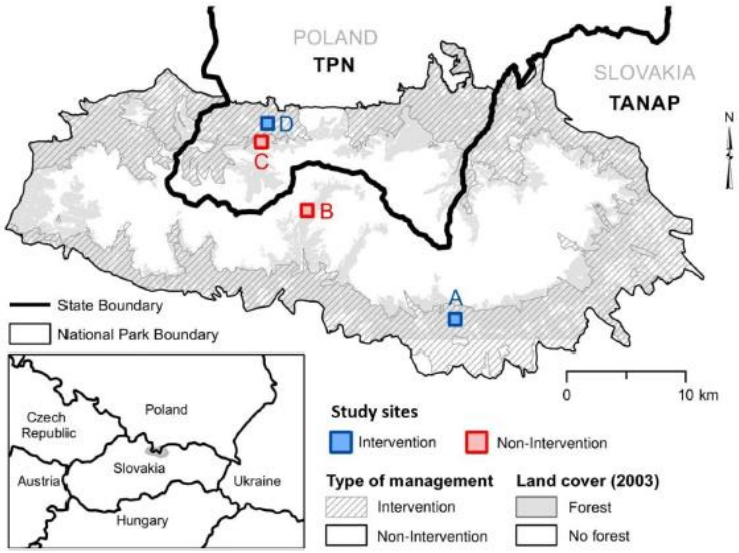


Fig. 2. Study sites in the two national parks: TANAP (Tatranský Národný Park) and TPN (Tatrzański Park Narodowy) are located in the Tatra Mts. on the border between Slovakia and Poland. Locations: A - Vyšné Hágy (intervention), B - Tichá Dolina (non-intervention), C - Potok Kościeliski (non-intervention), and D - Kiry (intervention).

the last 100 years, and some of these events have been followed by increases in *I. typographus* population density (Grodzki and Guzik, 2009; Koreň, 2015; Holeksa et al., 2016; Fleischer et al., 2017; Grodzki and Gąsienica Fronek, 2018), especially over the past 20 years. Because TANAP lies on the southern slopes and TPN lies on the northern slopes of the mountain range, the two parks are affected by different storm events (Figs. 1 and 2).

2.2. Recent outbreaks of spruce bark beetles in TANAP

The Norway spruce forests in the Tatra Mts. have been affected by two main windthrow events and long-lasting *I. typographus* outbreaks over the past 20 years. The windstorm Elisabeth (November 2004) damaged more than 2,500,000 m^3 of forest (mainly spruce forest) across 12,600 ha in TANAP (Némethy et al., 2018) (Fig. 1). This windfall event was followed by unprecedented *I. typographus* outbreaks during which beetle-induced tree mortality extended to the timber line (1500–1650 m a.s.l., Potterf et al., 2019) and affected/disturbed more than 70 km^2 of mature, mostly natural, Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst and European larch *Larix decidua* Mill.) forest (Fleischer et al., 2016). The outbreak persisted for 10 years (Fig. 1; Appendices A and B), during which time up to 19 million m^3 of timber was salvage logged in the intervention areas.

In May 2014, the windstorm Žofia hit the Tatra Mts. (Gubka et al., 2014; Kunca et al., 2014). The volume of damaged wood was estimated at 5 million m^3; 67% of the damage occurred in small plots scattered over the region, and 33% of the damage was concentrated in large windthrow areas (Kunca et al., 2014). The windthrows in 2004 and 2014 together with the *I. typographus* outbreaks caused a 90% decrease in the forested area, i.e., 90% of the former TANAP forested area is currently deforested or is covered by forest stands younger than 10 years (Gubka et al., 2014; Konôpka et al., 2015). The windthrow in 2014 restarted an *I. typographus* outbreak, as indicated by the increasing quantity of salvage-logged timber (Appendix A) along with increasing numbers of *I. typographus* beetles caught in pheromone traps in both the intervention and non-intervention zones throughout TANAP (Appendix B).

2.3. Recent outbreaks of I. typographus in TPN

In October and November of 2002, strong winds damaged ~45,000 m^3 spruce trees occupying over 3000 ha at TPN; over 350 ha of Norway spruce forests were completely destroyed. The breakage and uprooting of trees provided ample breeding material for *I. typographus* populations in the eastern part of TPN. Extensive beetle-induced tree mortality began in 2004 (Grodzki et al., 2010; Sproull et al., 2017) and was augmented by windthrows in 2007 (Grodzki and Guzik, 2009).

At the end of 2013, the Kościeliska Valley was hit by a storm that

affected both intervention and non-intervention zones of the forests. Fallen and broken trees were removed from the intervention zone but not from the non-intervention zone in 2014. Since 2015, the number of trees infested by *I. typographus* has doubled in the intervention zone and tripled in the non-intervention zone (Grodzki and Gąsienica Fronek, 2017, 2018).

2.4. History of forest management approaches

The establishment of national parks (TANAP in 1949 and TPN in 1954) has resulted in major changes in land use at the landscape scale. The type of forest management and zonation of intervention zones has also changed multiple times over past decades. These changes have affected recreational values, tourism, water regulation, habitat protection, timber extraction, and many related ecosystem services (Fleischer et al., 2017).

Since the mid-1990s, a non-intervention approach has been applied to approximately 30% of the TANAP forests (Koreň, 2015). However, exceptional pest control measures of varying intensity were allowed until 2012, at which time logging was prohibited in several reserves (Ministry of Environment of the Slovak Republic, 2012; Havašová et al., 2017). Since 2004 (Fig. 2), windthrown and spruce bark beetle-infested trees have been logged in the intervention area (but not in the non-intervention area), which has created extensive clearings in the intervention area. As of 2012, pheromone traps were allowed for the monitoring of *I. typographus* beetle numbers but not for its control.

A total of 71% of TPN is strictly maintained without intervention (Fig. 2); only pest monitoring is allowed (Grodzki and Gąsienica Fronek, 2017). The remaining part of TPN is under partial intervention management that permits pest control via sanitary felling and deployment of pheromone traps but prohibits the use of insecticides (Grodzki et al., 2003, 2006). After 2013, an additional large portion of the forests, including those in the study area, was designated as a non-intervention protection area, regardless of the legal status of individual areas (Grodzki and Gąsienica Fronek, 2017, 2019).

2.5. Study sites

The current research was conducted in the Tatra Mts. from 2014 to 2017. We selected four study sites: one under intervention and one under non-intervention management in each of the two national parks (Fig. 2, Table 1). In TANAP (Slovakia), the non-intervention site was located in the core of the non-intervention zone, i.e., 6 km from the intervention zone and study site. In TPN (Poland), the intervention and non-intervention sites were 2 km apart (Figs. 2 and 3, Table 1).

The selected forest stands were > 100 years old with Norway spruce, *P. abies*, as the dominant tree species (> 90% of the basal area) (Fig. 3). Age and tree species composition were similar among all four sites.

The disturbance history of the four sites is illustrated in Fig. 4. The non-intervention sites (Fig. 4B and C) are characterized by uncleared windthrows (2004, 2014) and *I. typographus* outbreaks beginning in 2006; no salvage logging or sanitary felling was conducted at the non-intervention sites. At the intervention sites (A, D), in contrast, the windthrows were salvage-logged, and beetle-infested trees were sanitary felled. After 2014, the beetle-infested area expanded at study sites (the grey area in B, C, and D in the bottom row of Fig. 4). We conducted two experiments, one in TANAP and one TPN; the experiments differed because the legislated limitations differed between the parks.

2.6. Experiment I (TANAP)

We used sentinel logs to assess the relationships between *I. typographus* abundance, *I. typographus* breeding performance, and *I. typographus* natural enemies. We deployed spruce sentinel logs because standing trees infested by spruce bark beetles cannot be cut in non-intervention areas. The sentinel logs were cut from four spruce trees each year; the trees were similar in size, were healthy and without *I. typographus* infestation, and originated from the closest healthy stand in the intervention zone (49.1280N, 19.8970E). The sentinel logs were 30.5 cm ± 6.2 cm (mean ± SE) in diameter and 1 m long, and their ends were sealed with wax to prevent desiccation.

In each year from 2014 to 2017, 10 new sentinel logs were placed on the ground (with 10 m between logs) at each site (A and B). To exclude the effects of microhabitat on large-scale parasitoid distribution (Feicht, 2004; Hilszczański et al., 2007), we placed the logs in an open area at each site, parallel to the forest edge and ~30 m from any *I. typographus*-infested tree. The logs were deployed before the initial flight of *I. typographus* in mid-April of each year and were assessed in mid-August of each year.

To assess development of *I. typographus* and its enemies, we used knives and axes to debark entire sentinel logs. For *I. typographus*, we recorded the number and length of the maternal galleries, the number of eggs laid by each female, and the number of individuals of each stage (egg, 1st- to 3rd-instar larvae, pupae, callow beetles, imagoes). We also recorded data for (i) ectoparasitoids including the numbers of larvae, pupae, or cocoons of the Braconidae and Pteromalidae of the order Hymenoptera, and for (ii) predators, including the numbers of larvae and adults of the order Raphidioptera and genera Diptera (Lonchaidae, Dolichopodidae) and *Thanasimus* (Coleoptera) and the numbers of other predators. We also recorded all other species found at the sample sites (Table 2). For the detection of pathogens, all mature (parental) *I. typographus* were collected and placed in Eppendorf tubes containing a piece of wet gauze (to maintain 100% relative humidity) and were stored −4 °C.

For the analysis of pathogenic organisms, the obtained *I. typographus* adults were placed in a drop of water and dissected using surgical forceps. Bowel organs of the adults were examined with a Nikon Eclipse-Ci light microscope at 100–400× magnification. The methods recommended by Wegensteiner (2004) were used to determine the presence of viruses, microsporidia, protozoa, and nematodes.

2.6.1. Experiment I data analysis

For analysis of *I. typographus* numbers on the sentinel logs, only L3 (3rd-instar larvae) and more advanced individuals were used. Less developed individuals (e.g., eggs and L1 individuals) were assumed to be unable to overwinter under normal weather conditions (Fleischer et al., 2016). Table 2 lists the data recorded at the logs and the related calculations and statistical analysis.

Table 1
Background information on the selected sites (TANAP - Tatranský národný park, TPN - Tatrzański Park Narodowy).

Site name	National park	Type of management	Elevation (m a.s.l.)	Coordinates
Vyšné Hágy	TANAP, Slovakia	intervention	1,305	49.1255N, 20.1005E
Tichá Dolina	TANAP, Slovakia	non-intervention	1,115	49.2007N, 19.9244E
Potok Kościeliski	TPN, Poland	non-intervention	1,100	49.2497N, 19.8650E
Kiry	TPN, Poland	intervention*	980	49.2639N, 19.8709E

*: intervention was applied only in 2014.

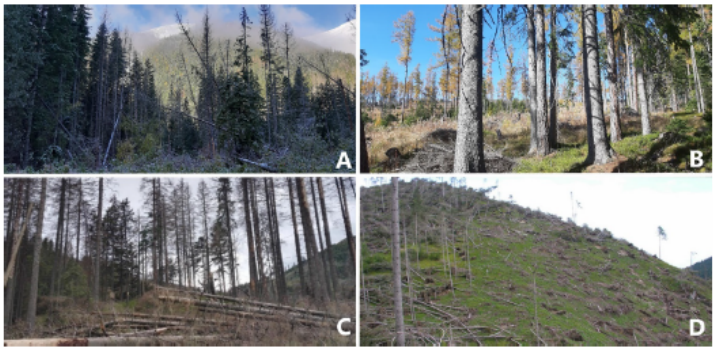


Fig. 3. Non-intervention (left) and intervention (right) study sites in TANAP (Tatranský Národný Park, Slovakia) (top) and TPN (Tatrzański Park Narodowy, Poland) (bottom): A - Tichá Dolina, B - Vyšné Hágy, C - Potok Kościeliski, and D - Kiry.

Because of non-normality of the data sets, the Kruskal-Wallis test in Statistica 12.0 was used to compare the variables between years and sites (the variables are listed in Table 2).

The variability of dependent variables in relation to two explanatory variables (year and type of management: intervention or non-intervention) was analyzed by redundancy analysis (RDA) in Canoco 5.0 (Ter Braak and Šmilauer, 2012) (Table 2). The response data were log-transformed, centered, and standardized by species. Statistical significance was evaluated with Monte Carlo permutation tests (with 499 permutations). *t*-value biplots were then used with separate independent variables to illustrate significant dependences.

2.7. Experiment II (TPN)

Experiment II was similar to experiment I but did not use sentinel logs because such logs were not permitted in TPN. Rather than using sentinel logs, we used naturally uprooted trees (only one per year at each of the two sites, i.e., at sites C and D). For each uprooted tree (DBH: 31.57 cm ± SE 10.77), we analyzed four sections. The sample area width (along the longitudinal axis of the tree) was ~0.5 m, and the length was equal to one-half of the circumference of the trunk. Sections were located (i) 0.5 m from the tree base; (ii) midway between the base and the bottom of the crown; (iii) at the base of the crown; and (iv) at the center of the crown (Grodzki, 2007). Because we had only four samples from different part of tree per year and site, we provide descriptive statistics without statistical analysis (Table 5). Numbers of *I. typographus* beetles, numbers of predators, and pathogen incidence were evaluated as described for experiment I.

3. Results

3.1. Experiment I

Ips typographus was detected in all sentinel logs. *Ips amitinus* (Eichhoff, 1871) and *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1758) were detected in 9.1% and 17.5%, respectively, of sentinel logs (Table 4).

Neither the number of *I. typographus* maternal galleries (50 to 300 per m^2) nor the sex ratio (from 1.0 to 2.5 females per male) differed between years at both study sites (Fig. 5).

Other variables decreased over time, but this decrease was significant (see Fig. 5) only for the length of maternal galleries, number of eggs per m^2 of bark, production per m^2 of bark, and breeding performance. Breeding performance decreased from 9.9 (intervention site) or 5.9 (non-intervention site) daughter beetles per female in 2014 to nearly zero at both sites in 2017.

From 2014 to 2016, parasitism ranged from 14.3 to 31.3% at the intervention site and from 1.3 to 4.8% at the non-intervention site, but was zero in 2017 at both sites. The numbers of predaceous dipterans, larvae of *Thanasimus*, and other predators ranged from 0 to 20 per m^2 in any year at both sites. Over time, the frequency of *Tetropium* increased at the non-intervention site. *Dryocetes* spp. and *Raphidioptera* occurred only occasionally (Tables 3 and 4).

In total, we inspected 2.433 parental beetles of *I. typographus* from TANAP. Intestinal and extra-intestinal nematodes were found in 0 to 33% of the beetles at the intervention site and in 1 to 63% at the intervention site. More than 99% of these nematodes were invasive larvae and were therefore very difficult to identify (Fig. 6). Almost no pathogens were detected in *I. typographus* beetles during the study period (Table 2). The microsporium *C. typographi*, the gregarine *G. typographi*, and the virus ItEPV were found in 2, 1, and 5%, respectively, of the paternal beetles only in the non-intervention site in 2014. The most common pathogen was *M. schwenkei* (Fig. 6); it was detected at both study sites in several years, as high as in 17% of beetles.

The results of the redundancy analysis of experiment I data are shown in Fig. 7. Explanatory variables accounted for 25.3% of the variation in the dependent variables; year alone accounted for 17.7% of the variation ($p = 0.002$), and type of management alone accounted for 17.6% of the variation ($p = 0.002$). All four axes accounted for 64.1% of the total variation. The *t*-value biplots indicated that the abundance of predacious dipteran larvae and *Thanasimus* increased with time and that the abundance of *Thanasimus* and the sex ratio of *I. typographus* were higher at the intervention site than at the non-intervention site.

We found several strong positive and negative correlations between dependent variables. The number of eggs per gallery was positively correlated with parasitism, and both the number of eggs per gallery and parasitism were negatively correlated with maternal gallery length. The infection level of *M. schwenkei* was positively correlated with the number of maternal galleries per m^2, and both the infection level of *M. schwenkei* and the number of maternal galleries per m^2 were negatively correlated with *I. amitinus* abundance, sex ratio of *I. typographus*, and *Thanasimus* larval abundance (Fig. 7).

3.2. Experiment II

Across both sites and all years, *I. typographus* infested 97% of the sampled areas of the windthrown trees. Because only one tree (with four sampled areas) was investigated per site per year, we did not statistically compare individual samples. Instead, we provide a summary of the population parameters of *I. typographus* (Table 5). Parasitism of *I. typographus* larvae ranged from 1 to 21%. The numbers of predaceous dipteran larvae and larvae of *Thanasimus* ranged from 2 to 15 per m^2 in any year. A total of 524 paternal beetles were inspected;

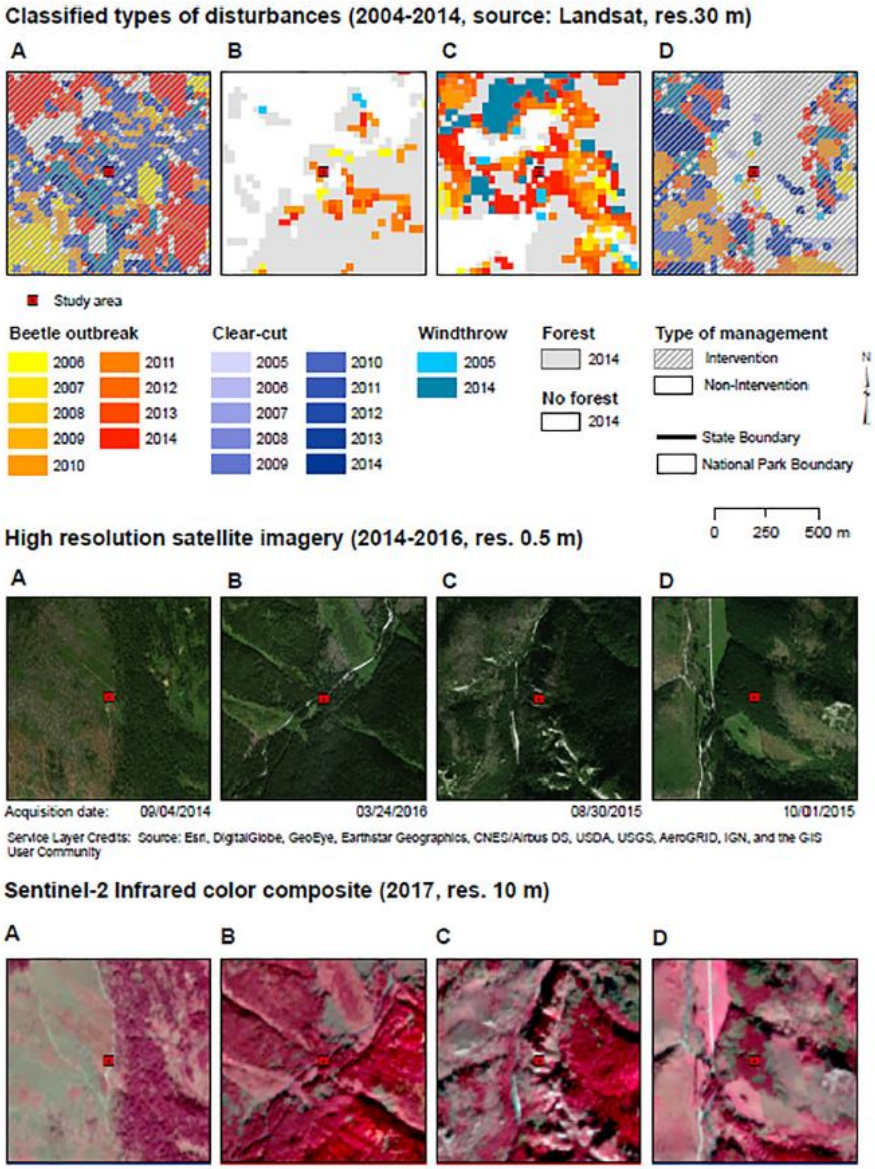


Fig. 4. Disturbance history of the four study sites (A, B, C, and D) based on classified Landsat imagery (2005–2014; top row), ESRI high-resolution satellite imagery (2014–2016; middle row), and color-infrared Sentinel 2 imagery (2017; bottom row; healthy vegetation is in red, beetle infestations and tree removal are in grey). Each panel represent a 1x1 km area around the indicated study site. A and D are intervention sites, and B and C are non-intervention sites. The locations of the four study sites are indicated in Fig. 2. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

ItEPV was detected in only five *I. typographus* beetles. Nematodes were detected in more than 10% of the beetles on only 1 year at 2 site (Table 5).

4. Discussion

Perhaps the most important findings of this study were that the length of *I. typographus* maternal galleries, number of eggs, production per m^2 of bark, and breeding performance decreased over time but did not differ between the intervention site and non-intervention site in

Table 2
Overview of the variables used in analysis of data in experiment I. (Parameters recorded at the logs are in bold; Lt.-*Ips typographus*).

Variable	Description of calculation	Used for RDA analyse
breeding performance of *Ips typographus*	number of emerging daughters per mother (i.e., per maternal tunnel), the total number of offspring was divided by two because the sex ratio was assumed to be 1:1 (Annila, 1971)	yes
***Dryocetes* sp. (m^2)**	**calculated as means per sentinel log**	**no**
eggs laid by one female	**calculated as means per sentinel log**	**no**
Gregarina typographi (%)	percentage of number of infected Lt. per site	yes
Chytridiopsis typographi (%)	percentage of number of infected Lt. per site	yes
Ips typographus Entomopoxvirus (%)	percentage of number of infected Lt. per site	yes
Mattesia schwenkei (%)	percentage of number of infected Lt. per site	yes
***Ips amitinus* per m^2**	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
larval gallery length (mm)	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
maternal gallery length of *Ips typographus* (mm)	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
Nematodes – extra-intestinal (%)	percentage of number of infected Lt. per site	yes
Nematodes – intestinal (%)	percentage of number of infected Lt. per site	no
number of eggs of *Ips typographus* per m^2	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
number of eggs per gallery of *Ips typographus*	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
number of maternal galleries of *Ips typographus* per m^2 of bark	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
number of *Thanasimus* larvae per m^2	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
numbers of larval galleries per maternal gallery	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
other Coleoptera predators (Histeridae, Monotomidae, Nitidulidae, Staphylinidae)	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
parasitism (%)	calculated as percentage of *I. typographus* beetles at all stages with parasitoids, i.e. parasitoid larvae on or outside the beetle larvae, and parasitoid cocoons, pupae, and adults as means	yes
***Pityogenes chalcographus* per m^2**	**calculated as means per sentinel log**	**no**
predator dipteran larvae per m^2	**calculated as means per sentinel log**	**yes**
production of *Ips typographus* per m^2 bark	number of *I.t.* not killed by natural enemies or intraspecific competition	yes
production of specimens of offspring generation per m^2 per bark	number of beetles not killed by natural enemies or intraspecific competition per sentinel log	no
***Raphidioptera* larvae (m^2)**	**calculated as means (± SE)**	**no**
sex ratio of *Ips typographus*	the ratio of the number of maternal galleries and the number of families per sentinel log	yes
***Tetropium* sp. (m^2)**	**calculated as means (± SE)**	**no**

experiment I, and the number of maternal galleries and the sex ratio did not differ between years in the intervention and the non-intervention site in experiment I.

We hypothesized that if parasitoids and predators affected *I. typographus* population dynamics, *I. typographus* production would be negatively related with parasitoid and predator densities in galleries. However, we found only weak negative relationships between *I. typographus* production and the abundance of predaceous dipteran larvae and the abundance of predaceous *Thanasimus* larvae. The abundance of predacious dipteran larvae and *Thanasimus* larvae increased with time, and the abundance of *Thanasimus* larvae and the *I. typographus* sex ratio were higher in the intervention site than in the non-intervention site of experiment I. Parasitism ranged from 0 to 33% at the intervention site and was unrelated to any measure of European spruce bark beetle population performance in experiment I.

Across both experiments, the population dynamics of *I. typographus* seemed to be unaffected by parasites or pathogens in both intervention and non-intervention sites, i.e., parasite and pathogen levels were very low regardless of management. The infection levels of microsporium *C. typographi*, the gregarine *G. typographi*, and the virus ItEPV were also very low during the study period. The abundance of the most common pathogen, *M. schwenkei*, was positively correlated with the number of maternal galleries per m^2.

4.1. Population densities

We found high numbers of maternal galleries in sentinel logs (50–300 per m^2) at the TANAP sites (Table 3), which is consistent with

Table 3
Assessment of natural enemies of *I. typographus* offspring on sentinel logs at TANAP study sites (experiment I). Values are means with variance (± SE) or without variance.

Year	2014	2015	2016	2017	2014	2015	2016	2017
Study site	A	A	A	A	B	B	B	B
Intervention	Yes	Yes	Yes	Yes	No	No	No	No
Parasitism (%)	14.3 ± 2.6	31.3 ± 3.0	28.0 ± 6.3	–	2.8 ± 1.0	1.3 ± 1.4	4.8 ± 1.8	–
number of *Thanasimus* larvae per m^2	–	3.9 ± 2.2	9.4 ± 1.5	3.1 ± 3.5	–	1.6 ± 1.6	–	0.7 ± 0
other *Coleoptera* predators (*Histeridae*, Monotomidae, *Nitidulidae*, *Staphylinidae*) (m^2)	10.0 ± 0	12.0 ± 0.5	20.0 ± 0	10.1 ± 0	10.1 ± 0	8.2 ± 0.3	20.4 ± 0	10.6 ± 0
predator dipteran larvae per m^2	–	0.9 ± 1.2	3.1 ± 1.1	2.6 ± 2.5	2.6 ± 1.6	0.1 ± 0	–	6.1 ± 4.4
Raphidioptera larvae (m^2)	–	–	3.6 ± 2.0	–	–	0.1 ± 0.4	–	–
Nematodes – intestinal (%)	3	11	33	9	9	25	63	1
Nematodes – extra-intestinal (%)	3	16	–	4	18	23	13	12
Gregarina typographi (%)	–	–	–	–	2	–	–	–
Chytridiopsis typographi (%)	–	–	–	–	1	–	–	–
I. typographus ItEPV (%)	3	–	–	–	5	–	–	–
Mattesia schwenkei (%)	–	–	17	2	12	1	–	3
Number of *I. typographus* beetles examined	240	319	260	247	346	722	180	119

Table 4
Assessment of other species of bark beetles on sentinel logs at the TANAP study sites (experiment I). Values are means (± SE).

Year	2014	2015	2016	2017	2014	2015	2016	2017
Study site	A	A	A	A	B	B	B	B
Intervention	Yes	Yes	Yes	Yes	No	No	No	No
Ips amitinus per m^2	1.7 ± 0	30.7 ± 0	652.7 ± 55.3	0 ± 0	0.5 ± 0	6.0 ± 14.7	18.9 ± 31.3	0 ± 0
Pityogenes chalcographus per m^2	9.2 ± 0	186.2 ± 149.5	185.5 ± 87.6	57.4 ± 66.2	1.4 ± 4.9	169.0 ± 144.1	30.6 ± 35.8	0 ± 0
Tetropium sp. (m^2)	0 ± 0	0 ± 0	0.5 ± 0.7	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	6.9 ± 8.2	9.3 ± 7.9
Dryocetes sp. (m^2)	0 ± 0	0 ± 0	1.5 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0

previously reported high infestation levels (see Holuša and Lukášová, 2017) that were part of the long-term and widespread outbreak in TANAP. The ranges of *I. typographus* densities were similar at TANAP and TPN sites from 2015 to 2017, but no *I. typographus* infestation was detected in 2014 at sites C and D in TPN. The lack of differences between sites C and D probably results from the similarity in management, i.e., infested trees were no longer removed from the entire TPN from 2015 to the end of the study. Our findings are largely consistent with the low densities reported in 2016 by Grodzki and Gąsienica Fronek (2018).

The relatively similar densities of gallery numbers on sentinel logs at TANAP during the 4 years of the study likely resulted from the fact that *I. typographus* evenly and ideally used the available space (Saarenmaa, 1983). Although the abundance of *I. typographus* in the surrounding area has increased (Appendices A and B), the numbers of beetles infesting standing trees and sentinel logs corresponded with the available space. Moreover, the large number of damaged trees that remained standing in the study area were likely more attractive to *I. typographus* than the sentinel logs due to the warm and dry weather (Fleischer et al., 2016; Mezei et al., 2017).

The small effect of management type on *I. typographus* beetle population dynamics may result from the close proximity between zones with opposing types of management, such that beetles may have readily migrated between between zones. Under endemic conditions, however, *I. typographus* beetles are likely to migrate from managed to non-managed forests due to the lack of available breeding trees in carefully managed forests (Montano et al., 2016). Under outbreak conditions, in contrast, forest edges that are newly exposed by windthrows or salvage logging might increase solar radiation and predispose trees to *I. typographus* outbreak (Kautz et al., 2013; Mezei et al., 2012). In addition, unclear *I. typographus* management strategies in our study area combined with legislative obstacles and the large-scale die off of Norway spruce forests under past forest management and climate change (Schurman et al., 2018) likely contributed to the unprecedented *I. typographus* outbreak in the High Tatra Mts. and rendered previously accepted *I. typographus* control measures as ineffective.

4.2. Intraspecific competition reduces I. typographus numbers

Competition resulting from high population densities greatly affects the mortality and fertility of *I. typographus* females (Anderbrant, 1988, 1990; de Jong and Grijpma, 1986; Faccoli and Bernardinelli, 2011; Hedgren and Schroeder, 2004; Holuša and Lukášová, 2017; Marini et al., 2012; Wermelinger, 2004). This suggests that *I. typographus* density may affect reproduction in both the current and following generation (Anderbrant et al., 1985; de Jong and Grijpma, 1986; de Jong and Sabelis, 1988; Grodzki, 2004; Sallé et al., 2005) and could terminate beetle outbreaks (Komonen et al., 2011). Although gallery density may affect population dynamics (Ginzburg and Taneyhill, 1994), such effects are difficult to assess based on field data (Berryman, 2002; Grodzki and Gąsienica Fronek, 2017).

The decreasing production of *I. typographus* offspring beetles per m^2 of bark and the decreasing breeding performance in our study are excellent examples of the changes in *I. typographus* population dynamics as an outbreak weakens. High *I. typographus* population densities increase larval competition and thereby reduce larval survival (Anderbrant, 1990). If larvae fail to find unexploited bark areas within a radius of < 1 cm, the larvae may either die or pupate prematurely (de Jong and Sabelis, 1988). The sizes of both sexes were previously reported to decrease with increasing density (Thalenhorst, 1958; Ogibin, 1973; Botterweg, 1983; Anderbrant et al., 1985; Schlyter and Anderbrant, 1993; Sallé et al., 2005), which was consistent with the reductions in gallery length over time in our study (Fig. 5). Females are smaller and lay fewer eggs in maternal galleries that are short than in

Table 5
Effects of year, TPN site (C and D), on dependent variables in experiment II. Values are means with variance (± SE) or without variance.

Year	2014	2015	2016	2017	2014	2015	2016	2017
Study site	D	D	D	D	C	C	C	C
Intervention	Yes	no	no	no	no	no	no	no
Number of maternal galleries of *I. typographus* per m^2	–	9.7 ± 5	93.6 ± 55	–	–	79.7 ± 33.3	176.9 ± 65.9	58.2 ± 36.5
Sex ratio of *I. typographus*	–	1.1 ± 0.1	1.3 ± 0.3	–	–	2 ± 0.3	1.4 ± 0.3	1.4 ± 0.3
Eggs laid by one female	–	39.6 ± 15.6	47.4 ± 6	–	–	38.9 ± 5.6	29.7 ± 5.7	40.9 ± 7.5
Numbers of larval galleries per maternal gallery	–	32.3 ± 11.6	41.9 ± 4.1	–	–	34.1 ± 5	23 ± 4.4	36.2 ± 9.8
Production of specimens of offspring generation per m^2 per bark	–	457 ± 269	27765 ± 14909	–	–	9982 ± 3376	34837 ± 12757	16292 ± 10766
Breeding performance of *I. typographus*	–	13.8 ± 8.4	8.7 ± 7.1	–	–	13.8 ± 7.6	5.1 ± 4.5	6 ± 2.2
Tetropium sp. (m^2)	–	–	14.5 ± 48	–	–	–	1.5 ± 0	–
Dryocetes sp. (m^2)	–	–	–	68.2 ± 0	–	1.2 ± 0	–	37.1 ± 1.5
Parasitism (%)	–	5.8 ± 3.5	1 ± 2.3	–	–	0.9 ± 2.6	–	20.9 ± 9
Number of Thanasimus larvae per m^2	–	–	–	–	–	–	3.8 ± 6.1	–
Predator dipteran larvae per m^2	–	–	2.7 ± 5.2	–	–	3.4 ± 8.1	3.5 ± 7.3	15 ± 12.1
Nematodes - intestinal (%)	–	1	–	–	18	6	–	–
Nematodes - extraintestinal (%)	–	1	–	–	22	14	–	–
Gregarina typographi (%)	–	–	–	–	–	–	–	–
Chytridiopsis typographi (%)	–	–	–	–	–	–	–	–
I. typographus ItEPV (%)	–	–	–	–	2	3	–	–
Mattesia schwenkei (%)	–	–	–	–	6	–	–	–
Number of *I. typographus* beetles examined	2	163	7	–	61	286	5	–

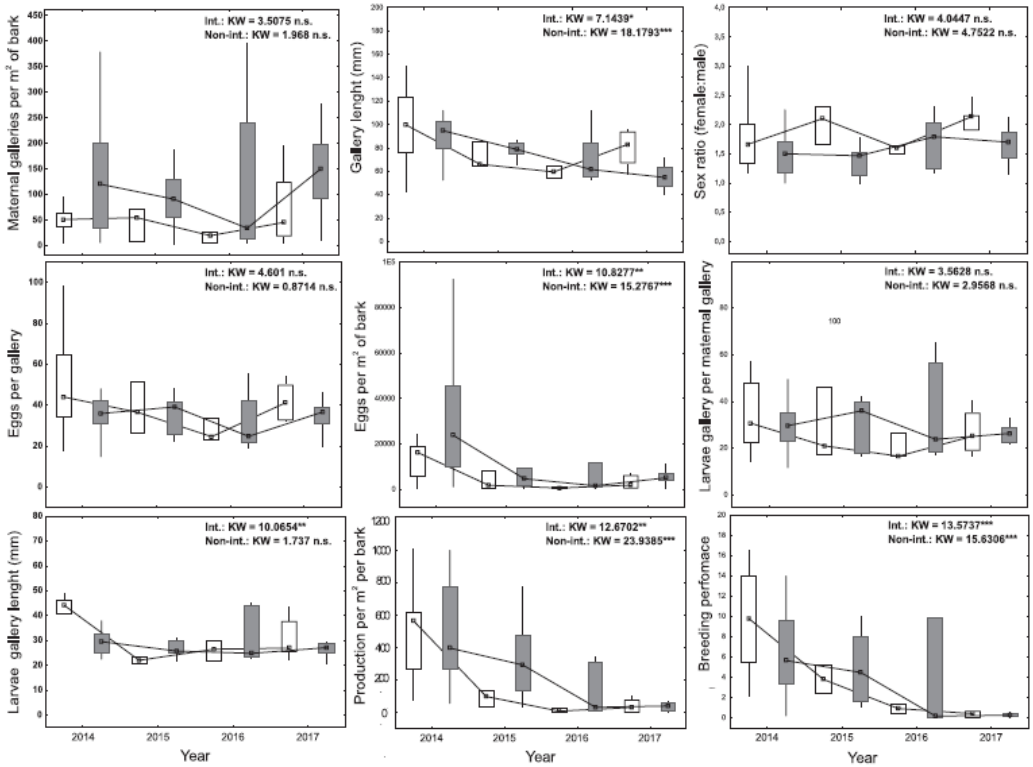


Fig. 5. *Ips typographus* performance on sentinel logs deployed at site A (intervention site, white boxes) and site B (non-intervention site, grey boxes) in TANAP (experiment I): Small circle - median, box – 25% and 75% quartile, whiskers - minimum and maximum). The Kruskal Wallis test (KW) was used to compare years; *, **, ***, and n.s. indicate $p < 0.05$, < 0.01, < 0.001, and non-significant, respectively.

maternal galleries of normal length (Thalenhorst, 1958; Anderbrant, 1990, Fig. 5). This indicates that density affects brood physiology over more than one generation (Anderbrant et al., 1985). As density increases, not only does each female produce fewer offspring, but final offspring production is further reduced by lower survival due to larval competition (Anderbrant, 1990).

Density-dependent offspring survival likely represents an adaptation to the changing abundance of the host tree during the endemic phase of *I. typographus* dynamics, when small numbers of felled trees are colonized by high numbers of beetles (Hedgren and Schroeder, 2004). That trend was evident in experiment I regardless of management type (Table 5, Fig. 5.). The only parameter significantly affected by intervention was the sex ratio (Fig. 7), i.e., the female to male ratio was higher at the intervention site than at the non-intervention site. This could likely be explained by the fact that in the short term, outbreak probabilities may be reduced by management actions (e.g., removal of dying or damaged trees) that reduce the spatial connectivity between outbreak spots (Seidl et al., 2015). By reducing bark beetle numbers, however, removal of damaged trees at intervention sites will reduce intraspecific larval competition and may thereby extend the decline phase of the *I. typographus* outbreak. We therefore found fewer maternal galleries per m^2 of bark but more females per male at the intervention site than at the non-intervention site.

4.3. Predators

Larvae of *Thanasimus* sp. were the dominant predators, and their numbers were as high as 10 specimens per m^2 in both experiments;

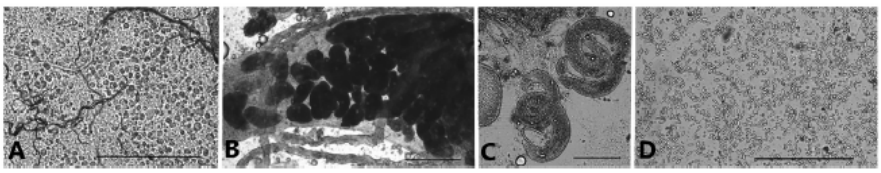


Fig. 6. Light micrographs of spheroids of the virus ItEPV (A), gamonts of the gregarine *Gregarina typographi* (B), the nematode *Contortylenchus diplogaster* (C), and spores of the neogregarina *Mattesia schwenkei* (D) detected in experiment II. bar = 100 µm.

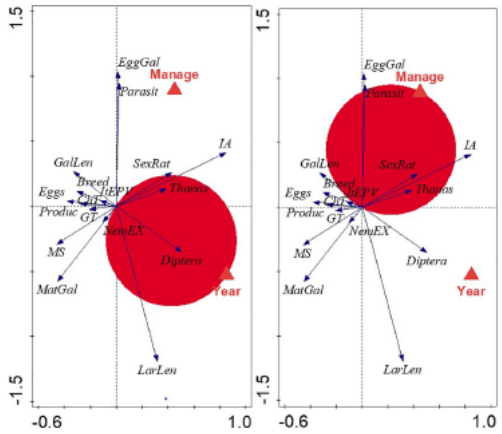


Fig. 7. T-value biplots of the redundancy analysis of experiment I with results of regression of dependent variables on year (left) and type of management (right). Breed = Breeding performance of *I. typographus*, ChT = *Chytridiopsis typographi* (%), Diptera = predaceous dipteran larvae per m^2, Eggs = number of eggs of *Ips typographus* per m^2, EggGal = number of eggs per gallery of *Ips typographus*, GalLen = numbers of larval galleries per maternal gallery, GT = *Gregarina typographi* (%), IA = *Ips amitinus* per m^2, ItEPV = *Ips typographus* Entomopoxvirus (%), LarLen = Larval gallery length (mm), Manage = type of intervention, MatGal = maternal gallery length of *I. typographus* per m^2 of bark, MS = *Mattesia schwenkei* (%), NemEX = Nematodes – extra-intestinal (%), Parasit = Parasitism (%), Produc = Production of *I. typographus* per m^2 per bark, SexRat = Sex ratio of *I. typographus*, Thanas = number of *Thanasimus* larvae per m^2, (arrows of significant factors do not extend beyond the red circle). (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

numbers of all predators exceeded 20 specimens per m^2 in experiment I. This is consistent with a previous report on the density of predacious beetles in the Tatra Mts. (Tykarski, 2006). As was the case in other studies (Mazur et al., 1996; Hilszczański et al., 2007; Fora et al., 2014), we found no effect of management type on the abundance of predaceous beetles.

Thanasimus sp. was significantly more abundant at the intervention site than at the non-intervention site in experiment I, possibly because it is favored by open, sunny stands (Schlyter and Lundgren, 1993; Warzee et al., 2006; Hilszczański et al., 2007).

The abundance of Dipteran predators of beetles ranged from 0 and 6 specimens per m^2 in both experiments. Dipterans (mainly Dolichopodidae and Lonchaeidae) represent the majority of *I. typographus* predators (Wermelinger, 2002; Hedgren and Schroeder, 2004). Densities of predaceous dipterans usually usually exceed hundreds (Kausomović et al., 2018) or even thousands of specimens per m^2 (Dippel et al., 1997; Hedgren and Schroeder, 2004). The low numbers in the current study may be explained by the fact that such predators may prefer standing trees, i.e., *Medetera* flies were nearly 10 times more abundant on standing than on lying trees (Hedgren and Schroeder, 2004). *Medetera* flies are attracted to their prey by a mixture of tree volatiles and prey pheromones (Hulcr et al., 2005). It is clear that standing trees and cut sentinel logs differ with respect to volatile composition and release rate (Kalinová et al., 2014). *Medetera* females typically oviposit in the lower bole of a tree (Wermelinger, 2002), and visual keys such as tree orientation may also influence host location by *Medetera* flies (Goyer et al., 2004). It is also possible that the methods used in our study may have resulted in an underestimation of the numbers of predaceous dipterans.

The abundance of predaceous dipteran and *Thanasimus* larvae increased from 2015 to 2017 in our study, apparently as a result of numerical responses to *I. typographus* density (Weslien, 1994; Reeve, 1997; Wermelinger, 2002, 2004; Schroeder, 2007; Holuša and Lukášová, 2017).

4.4. Parasitism

Parasitism should be ideally evaluated by debarking the infested tree, observing host galleries for immature parasitoids, and then rearing the individual parasitoid larvae, pupae, or cocoons. Unfortunately, only a few studies have been based on dissecting of logs and rearing of individuals (e.g., Schröder, 1974; Mendel, 1986). The rate of parasitism in our study ranged from 0 to 30%. This corresponds with previously published results from regions with extensive *I. typographus* beetle outbreaks during different time periods in the Šumava Mts. (Holuša and Lukášová, 2017). The parasitism rate was < 10% (6 and 8%) in short-term outbreaks (1 year), and ranged from 30 to 40% in long-term outbreaks (> 10 years) (Holuša and Lukášová, 2017). However, comparing the results of different studies is difficult because some authors report only the dominance of hatched parasitoids from logs (Feicht, 2006) or traps (Wermelinger et al., 2013).

Parasitoids do not necessarily respond to *I. typographus* density, although ectoparasitoids showed a density-dependent response to high bark beetle population density in two previous studies (Beaver, 1966, 1967), and parasitism was positively correlated with the number of eggs per gallery in our study (Fig. 7). In other cases, however, parasitism of bark beetle larvae tended to be inversely density-dependent (Lozano et al., 1993, 1994, 1996a, 1996b). Although parasitoids may exhibit a numerical response to bark beetle density, the effect may be substantially delayed, resulting in the relationship being inversely density-dependent, with high levels parasitism occuring only after bark beetle numbers decline (Reeve, 1997; Wermelinger, 2002, 2004; Schroeder, 2007; Holuša and Lukášová, 2017). As a result, the numerical responses may not be positively correlated with beetle (host) densities. Parasitism will also be affected by other parameters such as bark thickness, ovipositor length of the parasitoid species, and alternative food source for adult parasitoids (Hougardy and Grégoire, 2003; Wegensteiner et al., 2015).

Although at first glance parasitism in the current study was higher in most years at the intervention site than at the non-intervention site in experiment I, the difference was not statistically significant (Fig. 7). Thus, the salvage logging of windthrows did not appear to negatively affect the interactions between *I. typographus* and their natural enemies (Gwiazdowicz et al., 2012; Wermelinger et al., 2013). Consistent with this finding, sanitation felling of infested living trees has been reported to have very few negative effects on natural enemy populations (Feicht, 2004; Hilszczański et al., 2007).

4.5. Pathogens

We hypothesized that pathogen levels would be higher at non-intervention sites than at intervention sites (Vanická et al., 2016), but infection levels of most pathogens in the current study were very low regardless of management. The diversity of pathogen species could be generally low in the Tatras Mts. (see also Michalková et al., 2012). The fungus *C. typographi*, the virus ItEPV, and the eugregarine *G. typographi* are the most frequently reported pathogens of *I. typographus*, and their infection levels can vary among locations (Weiser et al., 2000; Weiser, 2002; Wegensteiner, 2004; Takov et al., 2010).

Infections by pathogen species do not lead to the quick and certain death of *I. typographus*; because pathogen transmission between specimens is slow, the pathogens are unlikely to significantly affect beetle population dynamics. Pathogen spores are mainly transferred among *I. typographus* beetles within a single gallery system, and so infection of other beetles by faeces and the remains of dead bodies is unlikely when galleries do not intercept (Wegensteiner and Weiser, 1996). If infection

levels are at or near zero at the beginning of an outbreak, pathogens may be unable to increase before the outbreak ends.

The neogregarina *M. schwenkei* was the most frequently detected pathogen in our study, and infection levels were positively correlated with the number of maternal galleries per m^2, evidently because the levels of infection by pathogens may be influenced by *I. typographus* population density (Wegensteiner and Weiser, 1996; Holuša et al., 2009). Because *M. schwenkei* can increase the tendency of *I. typographus* beetles to emerge from logs (Weiser, 2002; Holuša and Lukášová, 2017), *M. schwenkei* has the potential to reduce *I. typographus* beetle reemergence and to increase the mortality of hibernating *I. typographus* beetles.

Infection levels can vary considerably in managed as well as unmanaged forest stands (Wermelinger, 2004; Wegensteiner et al., 2007, 2015; Lukášová et al., 2012). Perhaps experiment I did not reveal any effects of intervention on pathogen levels because infection levels were too low at the study sites.

5. Conclusion

We found that the type of forest management, i.e., active pest control vs. non-intervention management in bilateral national parks in the High Tatra Mts. (Western Carpathians), did not significantly affect numbers of *I. typographus*, levels of parasitism or predation. Although intervention slightly increased numbers of predaceous *Thanasimus* larvae, natural enemies had little or no effect in suppressing *I. typographus* outbreaks in the High Tatra Mts. Similar results were obtained in other studies. In a long-term study in Norway, for example, the population size of *I. typographus* was not regulated by parasitoids or predators (Økland and Christiansen, 2001). Our findings indicate that increases in intraspecific competition rather than natural enemies trigger declines in *I. typographus* populations. Pest control was not effective in stopping an *I. typographus* outbreak in the studied area.

Credit authorship contribution statement

Hana Vanická: Conceptualization, Methodology, Writing - original draft. **Jaroslav Holuša:** Conceptualization, Methodology, Writing - original draft. **Karolina Resnerová:** Conceptualization, Methodology, Writing - original draft. **Ján Ferenčík:** Investigation. **Mária Potterf:** Visualization, Writing - review & editing. **Adam Véle:** Writing - review & editing, Formal analysis. **Wojciech Grodzki:** Conceptualization, Writing - review & editing, Funding acquisition.

Declaration of Competing Interest

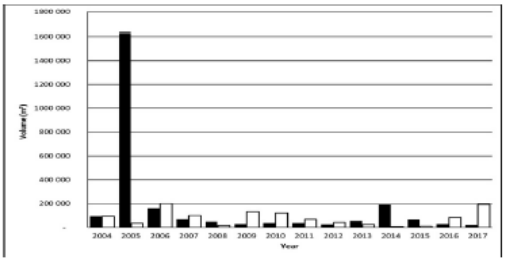
The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

The authors thank Roman Berčák, Soňa Zimová, Pavlína Daňhelková, and Jiří Trombik for help with the field work. This research was supported by the the Czech University of Life Sciences Prague project No. IGA B_02_18, and by a grant from the Ministry of Agriculture no. QK1920433 "Influence of protective measures to populations bark beetles according on population density". The authors thank Dr. Bruce Jaffee (USA) for linguistic and editorial improvements.

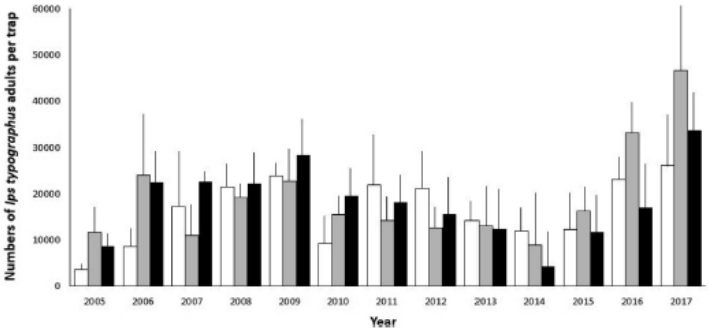
Appendix A

Volume of wood disturbed by wind (black column) (m^3) and infested by bark beetles (white column) (m^3) that was subsequently logged in Tatra national park (TANAP). The data are from Mizerák (2012); Olajec (2011); Novotný (2009, 2010); Ondrejčák (2007, 2008); Líška (2005, 2006, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017); and Fabian (2018).



Appendix B

Numbers of *Ips typographus* adults per pheromone trap in TANAP: Throughout the park (white columns), at the intervention site (Vyšné Hágy) (black columns), and at the non-intervention site (Tichá dolina) (grey columns) (values are means + SD). A total of 100 pheromone traps (IT Ecolure, Fytofarm sro, Slovakia) were installed in 2004; 50 were in the intervention zone and 50 were in the non-intervention zone. According to current recommendations (Jakuš et al., 2015), one pheromone trap was installed per ~5 ha of forest. The traps were monitored weekly from 2004 to 2017.



Appendix C. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118209.

References

Anderbrant, O., 1988. Survival of parent and brood adult bark beetles, *Ips typographus*, in relation to size, lipid content and re-emergence or emergence day. Physiol. Entomol. 13, 121–129. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1988.tb00915.x.

Anderbrant, O., 1990. Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. Ecol. Entomol. 15, 1–8. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1990.tb00777.x.

Anderbrant, O., Schlyter, F., Birgersson, G., 1985. Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. Oikos 45, 89–98. https://doi.org/10.2307/3565226.

Angelstam, P.K., 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. J. Veg. Sci. 9 (4), 593–602. https://doi.org/10.2307/3237275.

Annila, E., 1971. Sex ratio in *Ips typographus* L (Col, Scolytidae). Ann. Entomol. Fenn. 37, 7–14.

Bałazy, S., 1966. Organizmy żywe jako regulatory liczebności populacji kornikόw w drzewostanach świerkowych ze szczególnym uwzględnieniem owadobójczych grzybόw. I. Pr. Kom. Nauk roln. i leśn. 1, 3–50.

Bauhus, J., Klaus, P., Christian, M., 2009. Silviculture for old-growth attributes. Forest. Ecol. Manag. 258 (4), 525–537. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.053.

Beaver, R.A., 1966. Development and expressions of population tables for bark beetle *Scolytus scolytus* (F.). J. Anim. Ecol. 35, 27–41. https://doi.org/10.2307/2687 DOI: 10.2307/2687.

Beaver, R.A., 1967. Regulation of population density in bark beetle *Scolytus scolytus* (F). J. Anim. Ecol. 36, 435–451. https://doi.org/10.2307/2924.

Berryman, A., 2002. Population: a central concept for ecology? Oikos 9, 439–442. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970314.x.

Bodziarczyk, J., Szwagrzyk, J., Zwijacz-Kozica, T., Zięba, A., Szewczyk, J., Gazda, A., 2019. The structure of forest stands in the Tatra National Park: The results of 2016–2017 inventory. Forest. Res. Paper 80 (1), 13–21. https://doi.org/10.2478/frp-2019-0002.

Bombosch, S., 1954. Zur Epidemiologie des Buchdruckers (Ips typographus L.). In: Die Grosse Borkenkäferkalamität in Sudwestdeutschland 1944-1951. Wellenstein, G. (Ed.). Forstschutzstelle Sudwest, Ringingen, Germany, pp. 39–83.

Botterweg, P.F., 1983. The effect of attack density on size, fat content and emergence of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. Z. Angew. Entomol. 96, 47–55. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1983.tb03640.x.

Burton, P.J., 2006. Restoration of forests attacked by mountain pine beetle: misnomer, misdirected, or must-do? BC. J. Ecosyst. Manage. 7 (2), 1–10.

Carey, A.B., 2003. Biocomplexity and restoration of biodiversity in temperate coniferous forest: inducing spatial heterogeneity with variable-density thinning. Forestry 76 (2), 127–136. https://doi.org/10.1093/forestry/76.2.127.

de Jong, M.C.M., Grijpma, P., 1986. Competition between larvae of *Ips typographus*. Entomol. Exp. Appl. 41, 121–133. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1986.tb00518.x.

de Jong, M.C.M., Sabelis, M.W., 1988. How bark beetles avoid interference with squatters: an ESS for colonization by *Ips typographus*. Oikos 51, 88–96. https://doi.org/10.2307/3565811.

Dippel, C., Heidger, C., Nicolai, V., Simon, M., 1997. The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems (Coleoptera: Scolytidae). Entomol. Gen. 21, 161–175. https://doi.org/10.1127/entom.gen/21/1997/161.

Fabian, P., 2018. Výročná správa za rok 2017. Štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.

Faccoli, M., 2000. Osservazioni bio-ecologiche relative a *Tomicobia seitneri* (Ruschka) (Hymenoptera Pteromalidae), un parassitoide di *Ips typographus* (L.) (Coleoptera Scolytidae). Frust. Ent. 23, 47–55.

Faccoli, M., 2001. *Tomicobia seitneri* (Ruschka), *Ropalophorus clavicornis* (Wesmael) and *Coeloidesbostrychorum Giraud*: three hymenopterous parasitoids of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) new to Italy. B. Soc. Ent. Ital. 133, 237–246.

Faccoli, M., Bernardinelli, I., 2011. Breeding performance of the second generation in some bivoltine populations of *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) in the south-eastern. Alps. J. Pest. Sci. 84, 15–23. https://doi.org/10.1007/s10340-010-0320-7.

Feicht, E., 2004. Parasitoids of *Ips typographus* (Col., Scolytidae), their frequency and composition in uncontrolled and controlled infested spruce forest in Bavaria. J. Pest. Sci. 77, 165–172. https://doi.org/10.1007/s10340-004-0047-4.

Feicht, E., 2006. Frequency, species composition and efficiency of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) parasitoids in infested spruce forests in the national Park "Bavarian Forest" over three consecutive years. J. Pest. Sci. 79, 35–39. https://doi.org/10.1007/s10340-005-0098-1.

Fleischer Jr., P., Fleischer, P., Ferenčík, J., Hlaváč, P., Kozánek, M., 2016. Elevated bark temperature in unremoved stumps after disturbances facilitates multi-voltinism in *Ips typographus* population in a mountainous forest. Lesn. Čas. – For. J. 62, 1522. https://doi.org/10.1515/forj-2016-0002.

Fleischer, P., Pichler, V., Fleischer Jr., P., Holko, L., 2017. Forest ecosystem services affected by natural disturbances, climate and land-use changes in the Tatra Mountains. Clim. Res. 79, 87–171. https://doi.org/10.3354/cr01461.

Fora, C.G., Banu, C.M., Chisalita, L, Moatar, M.M., Oltean, I., 2014. Parasitoids and predators of *Ips typographus* (L.) in unmanaged and managed spruce forests in natural park Apuseni, Romania. Not. Bot. Horti. Agrobo. 42, 270–274. https://doi.org/10.15835/nbha4219430.

Gilbert, M., Grégoire, J.C., 2003. Site condition and predation influence a bark beetle's success: a spatially realistic approach. Agric. For. Entomol. 5, 87–96. https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00167.x.

Ginzburg, L.R., Taneyhill, D.E., 1994. Population-cycles of forest lepidoptera - a maternal effect hypothesis. J. Anim. Ecol. 63 (1), 79–92. https://doi.org/10.2307/5585.

Goyer, R.A., Lenhard, G.J., Strom, B.L., 2004. The influence of silhouette color and orientation on arrival and emergence on Ips pine engravers and their predators in loblolly pine. For. Ecol. Manage. 191, 147–155. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.012.

Grodzki, W., 2004. Some reactions of *Ips typographus* (L.) (Col.: Scolytidae) to changing breeding conditions in a forest decline area in the Sudeten Mountains, Poland. J. Pest. Sci. 77, 43–48. https://doi.org/10.1007/s10340-003-0026-1.

Grodzki, W., 2007. Wykorzystanie pułapek feromonowych do monitoringu populacji kornika drukarza w wybranych parkach narodowych w Karpatach. Pr. Inst. Badaw. Leśn., Rozprawy i Monografie 8.

Grodzki, W., 2016. Mass outbreaks of the spruce bark beetle *Ips typographus* in the context of the controversies around the Białowieża Primeval Forest. Forest. Res. Papers 77 (4), 324–331. https://doi.org/10.1515/frp-2016-0033.

Grodzki, W., Gąsienica Fronek, W., 2017. Occurrence of *Ips typographus* (L.) after wind damage in the Kościeliska Valley of the Tatra National Park. Forest. Res. Papers 78 (2), 113–119. https://doi.org/10.1515/frp-2017-0012.

Grodzki, W., Gąsienica Fronek, W., 2018. Wpływ postępowania ochronnego na występowanie kornika drukarza *Ips typographus* (L.) w Dolinie Kościeliskiej w Tatrzańskim Parku Narodowym. Sylwan 162 (8), 628–637.

Grodzki, W., Gąsienica Fronek, W., 2019. The European spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) in wind-damaged stands of the eastern part of the Tatra National Park – the population dynamics pattern remains constant. Fol. For. Pol., A 61 (3), 174–181. https://doi.org/10.2478/ffp-2019-0017.

Grodzki, W., Guzik, M., 2009. Wiatro – i śniegołomy oraz gradacje kornika drukarza w Tatrzańskim Parku Narodowym na przestrzeni ostatnich 100 lat. Próba charakterystyki przestrzennej. W: Guzik M. [red.]. Konferencja Długookresowe zmiany w przyrodzie i użytkowaniu obszaru TPN", TPN, Zakopane, pp. 33–46. ISBN 978 – 83 – 61788 – 08 – 9.

Grodzki, W., Jakuš, R., Gazda, M., 2003. Patterns of bark beetle occurrence in Norway spruce stands of national parks in Tatra Mts. in Poland and Slovakia. J. Pest. Sci. 76, 78–82. https://doi.org/10.1046/j.1439-0280.2003.03018.x.

Grodzki, W., Jakuš, R., Lajzová, E., Sitková, Z., Maczka, T., Škvarenina, J., 2006. Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. Ann. For. Sci. 63, 55–61. https://doi.org/10.1051/forest:2005097.

Grodzki, W., Turčáni, M., Jakuš, R., Hlásny, T., Raši, R., McManus, M.L., 2010. Bark beetles in the Tatra Mountains. International research 1998–2005 – an overview. Fol. For. Pol. A 52, 114–130. https://doi.org/10.5281/zenodo.30733.

Gubka, A., Kunca, A., Longauerová, V., Maľová, M., Vakula, J., Galko, J., Nikolov, C., Rell, S., Zúbrik, M., Leontovyč, R., 2014. Vetrová kalamita Žofia z 15. 5. 2014. Usmernenie Lesníckej ochranárskej služby, NLC, Zvolen 8.

Gwiazdowicz, D.J., Kamczyc, J., Teodorowicz, E., Błoszyk, J., 2012. Mites communities associated with *Ips typographus* in managed and natural Norway spruce stands. Cent. Eur. J. Biol. 7, 910–916. https://doi.org/10.2478/s11535-012-0070-z.

Havašová, M., Ferenčík, J., Jakuš, R., 2017. Interactions between windthrow, bark beetles and forest management in the Tatra national parks. For. Ecol. Manage 391, 349–361. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.009.

Hedgren, P.O., 2004. The bark beetle *Pityogenes chalcographus* (L.) (Scolytidae) in living trees: reproductive success, tree mortality and interaction with *Ips typographus*. J. Appl. Entomol. 128, 161–166. https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2003.00809.x.

Hedgren, P.O., Schroeder, L.M., 2004. Reproductive success of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) and occurrence of associated species: a comparisonbetween standing beetle-killed trees and cut trees. For. Ecol. Manage. 203. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.055.

Hedqvist, K.J., 1963. Die Feinde der Borkenkäfer in Schweden, 1. Erzwespen (Chalcidoidea) Stud. For. Suec. 11, 1–176.

Hedqvist, K.J., 1998. Bark beetle enemies in Sweden 2. Braconidae (Hymenoptera). Entomol. Scand.Supplent 52, 1–86.

Hilszczański, J., Gibb, H., Hjältén, J., Atlegrim, O., Johansson, T., Pettersson, R., Ball, J.P., Danell, K., 2005. Parasitoids (Hymenoptera, Ichneumonoidea) of saproxylic beetles are affected by forest successional stage and dead wood characteristics in boreal spruce forest. Biol. Conserv. 126, 456–464. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.026.

Hilszczański, J., Gibb, H., Bystrowski, C., 2007. Insect natural enemies of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytinae) in managed and unmanaged stands of mixed lowland forest in Poland. J. Pest. Sci. 80, 99–107. https://doi.org/10.1007/s10340-006-0160-7.

Holeksa, J., Zielonka, T., Zywiec, M., Fleischer, P., 2016. Identifying the disturbance history over a large area of larch–spruce mountain forest in Central Europe. For. Ecol. Manage. 361, 318–327. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.031.

Holuša, J., Lukášová, K., 2017. Pathogen's level and parasitism rate in *Ips typographus* at high population densities: importance of time. J. Appl. Entomol. 114, 768–779. https://doi.org/10.1111/jen.12392.

Holuša, J., Lukášová, K., Hubáčková, J., Knížek, M., Wegensteiner, R., 2017. Pathogens and nematodes associated to three bark beetle species of the genus Orthotomicus (Coleoptera Curculionidae) in central-south Europe. Bull. Insectol. 70 (2), 291–297.

Holuša, J., Weiser, J., Žižka, Z., 2009. Pathogens of the spruce bark beetles Ips typographus and Ips duplicatus. Cent. Eur. J. Biol. 4, 567–573. https://doi.org/10.2478/s11535-009-0044-y.

Hopping, G.R., 1947. Notes on the seasonal development of Medetera aldrichii Wheeler (Diptera, Dolichopodidae) as a predator of the Douglas fir bark-beetle, Dendroctonus pseudotsugae Hopkins. Can. Entomol. 79, 150–153.

Hougardy, E., Grégoire, J.-C., 2000. Spruce stands provide natural natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark-beetles. Entomol. Exp. App. 96, 253–263. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00704.x.

Hougardy, E., Grégoire, J.-C., 2001. Bark beetle parasitoid population surveys following storm damage in spruce stands in the Vosges region (France). Int. Pest Man. Rev. 6, 163–168. https://doi.org/10.1023/A:1025727503264.

Hougardy, E., Grégoire, J.-C., 2003. Spruce stands provide natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark beetles. Entomol. Exp. Appl. 96, 253–263. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00704.x.

Hulcr, J., Pollet, M., Ubik, K., Vrkoč, J., 2005. Exploitation of kairomones and synomones by Medetera spp. (Diptera: Dolichopodidae), predators of spruce bark beetles. Eur. J. Entomol. 102, 655–662. https://doi.org/10.14411/eje.2005.093.

Jakuš, R , Blaženec, M., Grutsev, A., Holuša, J., Hrošo, B., Křenová, Z., Longauerová, V., Resnerová, K., Majdák, A., Slivinský, J., Mezei, P., 2015. Princípy ochrany dospelých smrekových porastov pred podkôrnym hmyzom. Ústav ekológie lesa, Slovenská akadémia vied, Zvolen.

Kalinová, B., Brizova, R., Knizek, M., Turcani, M., Hoskovec, M., 2014. Volatiles from spruce trap-trees detected by *Ips typographus* bark beetles: chemical and electrophysiological analyses. Arthropod-Plant Inte. 8, 305–316. https://doi.org/10.1007/s11829-014-9310-7.

Kausomović, L., Lindelöw, A., Hrašovec, B., 2018. Influence of predator abundance ad winter mortality on reproduction of bivoltine populations of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Curculionidae). Šumar. list 9–10, 473–479. https://doi.org/10.31298/sl.142.9-10.2.

Kautz, M., Schopf, R., Ohser, J., 2013. The "sun-effect": microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations. Eur. J. For. Res. 132, 453–465. https://doi.org/10.1007/s10342-013-0685-2.

Kenis, M., Wermelinger, B., Grégoire, J.C., 2004. Research on parasitoids and predators of Scolytidae – a review. In: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.C., Evans, H. F. (Eds.), Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands, pp. 237–290.

Komonen, A., Schroeder, M.L., Weslien, J., 2011. *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in southern Sweden. J. Appl. Entomol. 135 (1–2), 132–141. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01520.x.

Konôpka, B., Pajtík, J., Šebeň, V., Bošeľa, M., 2015. Aboveground Net Primary Production of tree cover at the postdisturbance area in the Tatra National Park, Slovakia. Lesn. Čas. – For J. 61, 167–174. https://doi.org/10.1515/forj-2015-0025.

Konôpka, B., Šebeň, V., Pajtík, J., 2019. Species Composition and Carbon Stock of Tree Cover at a Postdisturbance Area in Tatra National Park, Western Carpathians. Mt. Res. Dev., 39(1). http://dx.doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-19-00008.

Koreň, M., 2015. TANAP's forest development in historical context. Stud. Tan. 11, 59–74.

Kramer, J.P., 1976. The extra-corporeal ecology of microsporidia. In: Bulla, L.A., Cheng, T.C. (Eds.), Comparative Pathobiology, vol 1. Biology of the Microsporidia. Plenum, New York, pp. 127–135.

Krüger, K., Mills, N.J., 1990. Observations on the biology of three parasitoids of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Col., Scolytidae), *Coeloides bostrichorum*, *Dendrosoter middendorffii* (Hym., Braconidae) and *Rhopalicus tutela* (Hym., Pteromalidae). J. Appl. Entomol. 110, 281–291.

Kunca, A., Leontovyč, R., Galko, J., Zúbrik, M., Vakula, J., Gubka, A., Nikolov, C., Rell, S., Longauerová, V., Maľová, M., Konôpka, B., 2014. Vetrová kalamita Žofia z 15. 5. 2014 v lesoch Slovenska a návrh opatrení ochrany lesa. Dendrologické dni v Arboréte Mlyňany SAV 2014 - Zborník príspevkov z vedeckej konferencie. DOI: 10.13140/2.1.4856.7368.

Lieutier, F., 1979. Les diptères associés à *Ips typographus* et *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) en région parisienne, et les variations de leurs populations au cours du cycle annuel. Bull. d'Ecologie 10, 1–13.

Lindenmayer, D.B., Burton, P.J., Franklin, J.F., 2008. Salvage Logging and Its Ecological Consequences. Island Press, Washington.

Lindenmayer, D.B., Noss, R.F., 2006. Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. Conserv. Biol. 20, 949–958. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00497.x.

Líška, P., 2005. Výročná správa za rok 2004. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.

Líška, P., 2006. Výročná správa za rok 2005. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.

Líška, P., 2013. Výročná správa za rok 2012. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.

Líška, P., 2014. Výročná správa za rok 2013. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.

Líška, P., 2015. Výročná správa za rok 2014. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.

Líška, P., 2016. Výročná správa za rok 2015. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.

Líška, P., 2017. Výročná správa za rok 2016. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.

Lozano, C., Campos, M., Kidd, N.A.C., Jervis, M.A., 1994. The role of parasitism and intraspecific competition in the population dynamics of the bark beetle *Leperisinus varius* (Fabr.) (Col. Scolytidae) on European olives (*Olea europaea*). J. Appl. Entomol. 117, 182–189. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1994.tb00723.x.

Lozano, C., Campos, M., Kidd, N.A.C., Jervis, M.A., 1996a. The role of parasitism in the population dynamics of the bark beetle *Phloeotribus scarabaeoides* (Col, Scolytidae) on European olives (*Olea europaea*). J. Appl. Entomol. 120, 347–351. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01617.x.

Lozano, C., Kidd, N.A.C., Campos, M., 1993. Studies on the population-dynamics of the bark beetle *Leperisinus varius* (Fabr.) (Col, Scolytidae) on European olives (*Olea europaea*). J. Appl. Entomol. 16, 118–126. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1993.tb01177.x.

Lozano, C., Kidd, N.A.C., Campos, M., 1996b. The population dynamics of the bark beetle *Leperisinus varius* (Fabr.) (Col, Scolytidae) on European olive (*Olea europaea*). J. Appl. Entomol. 116, 118–126. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01590.x.

Lukášová, K., Holuša, J., 2011. *Gregarina typographi* (Eugregarinorida: Gregarinidae) in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae): transmission in nuptial chambers. Acta Protozool. 50 (4), 311–328. https://doi.org/10.4467/16890027AP.11.028.0065.

Lukášová, K., Holuša, J., 2012. Patogeny lýkožroutů rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): review. [Pathogens of bark beetles of the genus Ips (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): review]. Zprávy Lesn. Výz. 57, 160–164.

Lukášová, K., Holuša, J., Grucmanová, Š., 2012. Reproductive performance and natural antagonists of univoltine population of *Ips typographus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) at epidemic level: a study from Šumava Mountains, Central Europe. Beskydy 5, 153–162. https://doi.org/10.11118/beskyd201205020153.

Marini, L., Ayres, M.P., Battisti, A., Faccoli, M., 2012. Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle. Climatic Change 115, 327–341. https://doi.org/10.1007/s10584-012-0463-z.

Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P., Rauh, J., 1999. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old growth boreal forests in southern Finland. For. Ecol. Manag. 116, 233–245. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00462-9.

Mazur, S., Borowski, J., Byk, A., Mokrzycki, T., 1996. The diversity of predatory beetles complex living under spruce bark in the Biaiowiera Primeval Forest. Ann. Warsaw Agric. Univ. SGGW For. Wood Technol. 47, 27–37.

Mendel, Z., 1986. Hymenopterous parasitoids of bark beetles (Scolytidae) in Israel: Relationships between host and parasitoid size, and sex ratio. Entomophaga 31, 127–137.

Mendel, Z., 1987. Major pests of man-made forests in Israel: Origin, biology, damage and control. Phytoparasitica 15, 131–137.

Mendel, Z., Podoler, H., Livne, H., 1990. Interactions between Aulonium ruficorne (Coleoptera: Colydiidae) and other natural enemies of bark beetles (Coleoptera:

Scolytidae). Entomophaga 35, 99–105.
Mezei, P., Jakuš, R., Blaženec, M., Belánová, S., Šmídt, J., 2012. The relationship between potential solar radiation and spruce bark beetle catches in pheromonetraps. Ann. For. Res. 55, 243–252. https://doi.org/10.15287/afr.2012.64.
Mezei, P., Jakuš, R., Pennerstorfer, J., Havašová, M., Škvarenina, J., Ferenčík, J., Slivinský, J., Bičárová, S., Bilčík, D., Blaženec, M., Netherer, S., 2017. Storms, temperature maxima and the Eurasian spruce bark beetle *Ips typographus*—an infernal trio in Norway spruce forests of the Central European High Tatra Mountains. Agr. For. Meteorol. 242, 85–95. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.04.004.
Michalková, V., Krascsenitsová, E., Kozánek, M., 2012. On the pathogens of the spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytinae) in the Western Carpathians. Biologia 67 (1), 217–221. https://doi.org/10.2478/s11756-011-0154-7.
Mills, N.J., 1983. The natural enemies of scolytids infesting conifer bark in Europe in relation to the biological control of Dendroctonus spp. in Canada. Biocontrol News Infor. 4, 305–328.
Mills, N.J., 1985. Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations. Z. Angew. Entomol. 99, 209–215.
Mills, N.J., 1986. A preliminary analysis of the dynamics of within tree populations of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). Z. Angew. Entomol. 102, 402–416.
Mills, N.J., Schlup, J., 1989. The natural enemies of Ips typographus in Central Europe: Impact and potential use in biological control. In: Kulhavy, D.L., Miller, M.C. (Eds.), Potential for Biological Control of Dendroctonus and Ips Bark Beetles. Cent. Appl. Study, School of For. S. F. Austin State Univ., Nacogdoches, Texas, USA.
Ministry of Environment of the Slovak Republic, 2012. Nature has won in Tichá and Kôprová Valley! [WWW Document]. Minist. Environ. Slovak Repub. URL: https://www.minzp.sk/en/press-centre/press-releases/press-releases-2012/priga-nature-has-won-ticha-koprova-valley.html (accessed 1.1.16).
Mizerák, J., 2012: Výročná správa za rok 2011. Štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.
Modlinger, R., Novotný, P., 2015. Quantification of time delay between damages caused by windstorms and by *Ips typographus*. For. J. 61 (4), 221–231. https://doi.org/10.1515/forj-2015-0030.
Montano, V., Bertheau, C., Doležal, P., Krumböck, S., Okrouhlík, J., Stauffer, C., Moodley, Y., 2016. How differential management strategies affect *Ips typographus* L. dispersal. For. Ecol. Manage. 360, 195–204. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.037.
Morge, G., 1963. Die Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete 1.Teil: Die Lonchaeidae. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 9, 123–312.
Morge, G., 1967. Die Lonchaeidae und Pallopteridae Österreichs und der angrenzenden Gebiete 2.Teil: Die Pallopteridae. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 13, 141–188.
Müller, J., Bussler, H., Gossner, M., Rettelbach, T., Duelli, P., 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. Biodivers. Conserv. 17 (12), 2979–3001. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9409-1.
Mulock, P., Christiansen, E., 1986. The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. Forest. Ecol. Manag. 14, 125–132. https://doi.org/10.1016/0378-1127(86)90097-6.
Nelson, K.N., Rocca, M.E., Diskin, M., Aoki, C.F., Romme, W.H., 2014. Predictors of bark beetle activity and scale-dependent spatial heterogeneity change during the course of an outbreak in a subalpine forest. Landscape Ecol. 29, 97–109.
Némethy, M., Mihálik, D., Steifetten, Ø., Rošteková, V., Mrkvová, M., Janiga, M., Kmic, J., 2018. Genetic differentiation between local populations of *Ips typographus* in the High Tatra Mountains range. Scand. J. Forest. Res. 33 (3), 215–221. https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1368697.
Nicolai, V., 1995. Der Einfluss von Medetera dendrobaena (Diptera, Dolichopodidae) auf Borkenkäferpopulationen. Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie 9, 465–469.
Novotný, J., 2009. Výročná správa za rok 2008. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.
Novotný, J., 2010. Výročná správa za rok 2009. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.
Nuorteva, M., 1956. Über den Fichtenstamm-Bastkäfer, Hylurgops palliatus Gyll., und seine Insektenfeinde. Acta Entomol. Fennica 13, 1–116.
Nuorteva, M., 1957. Zur Kenntnis der parasitischen Hymenopteren der Borkenkäfer Finnlands. Ann. Entomologici Fennici 23, 118–121.
Nuorteva, M., 1959. Untersuchungen über einige in den Frassbildern der Borkenkäfer lebende Medetera-Arten (Dipt., Dolichopodidae). Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja 25, 192–210.
Nyland, R.D., 2003. Even- to uneven-aged: the challenges of conversion. For. Ecol. Manage. 172 (2–3), 291–300. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00797-6.
O'Hara, K.L., Ramage, B.S., International, A., Hara, K.L.O., Hall, M., 2013. Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. Forestry 86, 401–410. https://doi.org/10.1093/forestry/cpt012.
Ogibin, B.N., 1973. Effect of population density on fertility in *Ips typographus* L. Ekologiya 5, 66–72.
Økland, B., Bjørnstad, O.N., 2006. A resource depletion model of forest insect outbreaks. Ecology 87, 283–290. https://doi.org/10.1890/05-0135.
Økland, B., Christiansen, E., 2001. Analysis of data from large-scale trapping of *Ips typographus* 1979–2000. Aktuelt. Fra. Skogforsk. 7 (1), 1–10.
Olajec, I., 2011. Výročná správa za rok 2010. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.
Ondrejčák, M., 2007. Výročná správa za rok 2006. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.
Ondrejčák, M., 2008. Výročná správa za rok 2007. štátne lesy Tatranského národného parku. Tatranská Lomnica.
Parviainen, J., Schuck, A., 2011. Maintenance, conservation and appropriate enhancement of biological diversity in forest ecosystems. In: Forest Europe, Unece and FAO: State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe, pp. 65–97.
Pettersson, E.M., Sullivan, B.T., Anderson, P., Berisford, C.W., Birgersson, G., 2000. Odor perception in bark beetle parasitoid *Roptrocerus xylophagorum* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Pteromalidae) exposed to host associated volatiles. J. Chem. Ecol. 26, 2507–2525.
Potterf, M., Nikolov, C., Kočicka, E., Ferenčík, J., Mezei, P., Jakuš, R., 2019. Landscape-level spread of beetle infestations from windthrown - and beetlekilled trees in the non-intervention zone of the Tatra National Park, Slovakia (Central Europe). For. Ecol. Manage. 432, 489–500.
Raffa, K., Aukema, B., Bentz, B., Carroll, A., Hicke, J., Turner, M., Romme, W., 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. Bio. Science 58, 501–517.
Reeve, J.D., 1997. Predation and bark beetle dynamics. Oecologia 112, 48–54. https://doi.org/10.1007/s004420050282.
Rouault, G., Candau, J.N., Lieutier, F., Nageleisen, L.N., Martin, J.C., Warzée, N., 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in western Europe. Ann. For. Sci. 63, 613–624. https://doi.org/10.1051/forest:2006044.
Saarenmaa, H., 1983. Modeling the spatial pattern and intra- specific competition in Tomicus piniperda (Coleoptera, Scolytidae). Comm. Inst. For. Fenn., 118.
Sachtleben, H., 1952. Die parasitischen Hymenopteren des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Beitrage zur Entomologie 2, 137–189.
Samson, P.R., 1984. The biology of *Roptrocerus xylophagorum* (Hym., Torymidae), with a note on its taxonomic status. Entomophaga 29, 287–298.
Sallé, A., Baylac, M., Lieutier, F., 2005. Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level. Agric. For. Entomol. 7, 297–306. https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2005.00274.x.
Schimitschek, E., 1931. Forstentomologische Untersuchungen aus dem Gebiete von Lunz. I. Standortsklima und Kleinklima in ihren Beziehungen zum Entwicklungsablauf und zur Mortalität von Insekten. Z. Ang. Entomo. 18, 460–491.
Schlyter, F., Anderbrant, O., 1993. Competition and niche separation between two bark beetles: existence and mechanisms. Oikos 68, 437–447. https://doi.org/10.2307/3544911.
Schlyter, F., Lundgren, U., 1993. Distribution of bark beetles and its predators within and outside old growth forest reserves: no increase of hazard near reserves. Scand. J. For. Res. 8, 246–256. https://doi.org/10.1080/02827589309382774.
Schröder, D., 1974. Untersuchungen über die Aussichten einer biologischen Bekämpfung von Scolytiden an Ulmen als Mittel zur Einschränkung des "Ulmensterbens". Z. Ang. Entomol. 76, 150–159.
Schroeder, L.M., 2007. Escape in space from enemies: a comparison between stands with and without enhanced densities of the spruce bark beetle. Agric. For. Entomol. 9, 85–91. https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00323.x.
Schurman, J.S., Trotsiuk, V., Bače, R., Čada, V., Fraver, S., Janda, P., Kulakowski, D., Labusova, J., Mikoláš, M., Nagel, T.A., Seidl, R., Synek, M., Svobodová, K., Chaskovskyy, O., Teodosiu, M., Svoboda, M., 2018. Large-scale disturbance legacies and the climate sensitivity of primary *Picea abies* forests. Glob. Chang. Biol. 24 (5), 2169–2181. https://doi.org/10.1111/gcb.14041.
Seidl, R., Müller, J., Hothorn, T., Bässler, C., Heurich, M., Kautz, M., 2015. Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle. J. Appl. Ecol. 53 (2), 530–540. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12540.
Shaw, M.R., Hochberg, M.E., 2001. The neglect of parasitic Hymenoptera in insect conservation strategies: The British fauna as a prime example. J. Insect. Conserv. 5, 253–263. https://doi.org/10.1023/A:1013393229923.
Sproull, G.J., Bukowski, M., Mcnutt, N., Zwijacz-Kozica, T., Szwagrzyk, J., 2017. Landscape-level spruce mortality patterns and topographic forecasters of bark beetle outbreaks in managed and unmanaged forests of the tatra mountains. Pol. J. Ecol. 65 (1), 24–37. https://doi.org/10.3161/15052249PJE2017.65.1.003.
Stadelmann, G., Bugmann, H., Wermelinger, B., Meier, F., Bigler, C.H., 2013. A predictive framework to assess spatio-temporal variability of infestations by the European spruce bark beetle. Ecography 36, 1208–1217. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00177.x.
Sullivan, B.T., Seltmann, K.C., Berisford, C.W., 1999. A simple continuous-rearing technique for the bark beetle parasitoid, *Roptrocerus xylophagorum* (Ratzeburg). J. Entomol. Sci. 4, 260–264.
Šebek, P., Bače, R., Bartoš, M., Beneš, J., Chlumská, Z., Doležal, J., Dvorský, M., Kovář, J., Macháč, O., Mikatová, B., Perlík, M., Plátek, M., Poláková, S., Škorpík, M., Stejskal, R., Svoboda, M., Trnka, F., Vlasin, M., Zapletal, M., Čížek, L., 2015. Does a minimal intervention approach threaten the biodiversity of protected areas? A multi-taxa short-term response to intervention in temperate oak-dominated forests. For. Ecol. Manage. 358, 80–89. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.09.008.
Takov, D., Pilarska, D., Wegensteiner, R., 2010. List of protozoan and microsporidian pathogens of economically important bark beetle species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Europe. Acta Zool. Bulgar. 62 (2), 201–209.
Ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 2012. Canoco Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, Version 5.0. Microcomputer Power, Ithaca.
Thalenhorst, W., 1958. Grundzüge der Populationsdynamik des großen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Schrift. For. Fakul. Univer. Gottingen 21, 1–126.
Tykarski, P., 2006. Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevational gradient: Diversity and dynamics of the community in the Tatra National Park, Poland. For. Ecol. Manage. 225 (1–3), 146–159. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.034.

Vanická, H., Lukášová, K., Holuša, J., 2016. Infection levels of pathogens in the European spruce bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) at managed and unmanaged forest locations: a meta-data analysis. Lesn. Čas. – For J. 62, 216–222. https://doi.org/10.1515/forj-2016-0023.

Warzee, N., Gilbert, M., Grégoire, J.C., 2006. Predator/prey ratios: a measure of bark-beetle population status influenced by stand composition in different French stands after the 1999 storms. Ann. For. Sci. 63, 301–308. https://doi.org/10.1051/forest:2006009.

Wegensteiner, R., 2004. Pathogens in bark beetles. In: Lieutier, F., Day, K.R., Battisti, A., Grégoire, J.C., Evans, H.F. (Eds.), Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis. Kluwer, Dordrecht, pp. 291–313.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 1995. A new Entomopoxvirus in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). J. Invertebrate Pathol. 65, 203–205. https://doi.org/10.1006/jipa.1995.1030.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 1996. Occurrence of *Chytridiopsis typographi* (Microsporn, Chytridiopsida) in *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) field populations and in a laboratory stock. J. Appl. Entomol. 120, 595–602. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01657.x.

Wegensteiner, R., Weiser, J., Führer, E., 1996. Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). J. Appl. Entomol. 120, 199–204. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01591.x.

Wegensteiner, R., Epper, C., Wermelinger, B., 2007. Untersuchungen über das Auftreten und die Dynamik von Pathogenen bei *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in Befallsherden unter besonderen Berücksichtigung von Protozoen. Mit. Sch. Ges. 80, 79–90.

Wegensteiner, R., Stradner, A., Händel, U., 2014. Occurrence of pathogens in *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae) and in other spruce bark beetles from the wilderness reserve Dürrenstein (Lower Austria). Biologia 69 (1), 92–100. https://doi.org/10.2478/s11756-013-0286-z.

Wegensteiner, R., Tkaczuk, C., Bałazy, S., Griesser, S., Rouffaud, M., Stradner, A., Steinwender, B.M., Hager, H., Papierok, B., 2015. Occurrence of pathogens in populations of *Ips typographus*, *Ips sexdentatus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) and Hylobius spp. (Coleoptera, Curculionidae, Curculioninae) from Austria, Poland and France. Acta Protozool. 54, 219–232. https://doi.org/10.4467/16890027AP.15.018.3215.

Weiss, L.M., Becnel, J.J., 2014. Microsporidia: Pathogens of Opportunity. Wiley-Blackwell, Oxford.

Weiser, J., 1954. Příspěvek k znalosti cizopasníků kůrovce *Ips typographus* L. Vešt. České Spol. Zool. 18, 277–1244.

Weiser, J., 2002. Patogenní organismy. Lýkožrout smrkový (Ips typographus L.) a jeho kalamity. In: Der Buchdrucker und seine KalamitÉaten, Ed. By Skuhravý, V., Agrospoj, Prague, 97–100.

Weiser, J., Poltar, O., Žižka, Z., 2000. Biological protection of forest against bark beetle outbreaks with poxvirus and other pathogens. IUAPPA, Section B 12, 168–172.

Wermelinger, B., 2002. Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. J. Appl. Entomol. 126, 521–527. https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00707.x.

Wermelinger, B., 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. For. Ecol. Manage. 202, 67–82. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018.

Wermelinger, B., Obrist, M.K., Baur, H., Jakoby, O., Duelli, P., 2013. Synchronous rise and fall of bark beetle and parasitoid populations in windthrow areas. Agric. For. Entomol. 15 (3), 301–309. https://doi.org/10.1111/afe.12018.

Weslien, J., 1992. The arthropod complex associated with *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae): species composition, phenology and impact on bark beetle productivity. Entomol. Fenn. 3, 205–213. https://doi.org/10.33338/ef.83730.

Weslien, J., 1994. Interaction within and between species at different densities of bark beetle *Ips typographus* and its predator *Thanasimus formicarius*. Entomol. Exp. Appl. 71, 133–143.

Weslien, J., Schroeder, M.L., 1999. Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. For. Ecol. Manage. 115, 267–275. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00405-8.

Wichmann, H.E., 1957. Untersuchungen an Ips typographus L. und seiner Umwelt Die Kamelhalsfliegen. Z. Ang. Entomol. 40, 433–440.

Winter, M.B., Baier, R., Ammer, C., 2015. Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle-induced spruce dieback. Eur. J. For. Res. 134, 949–968. https://doi.org/10.1007/s10342-015-0901-3.

Zenner, E.K., Peck, J.E., Lahde, E., Laiho, O., 2012. Decomposing small-scale structural complexity in even- and uneven-sized Norway spruce-dominated forests in southern Finland. Forestry 85, 41–49. https://doi.org/10.1093/forestry/cpr052.

10.3 Infection levels of the microsporidium *Larssoniella duplicati* in populations of the invasive bark beetle *Ips duplicatus*: from native to new outbreak areas

forests

MDPI

Article

Infection Levels of the Microsporidium *Larssoniella duplicati* in Populations of the Invasive Bark Beetle *Ips duplicatus*: From Native to New Outbreak Areas

Soňa Zimová [1,*], Karolina Resnerová [1], Hana Vanická [1], Jakub Horák [1], Jiří Trombik [1], Magdalena Kacprzyk [2], Åke Lindelöw [3], Mihai-Leonard Duduman [4] and Jaroslav Holuša [1]

1 Department of Forest Protection and Entomology, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Prague 6-Suchdol, CZ-16500 Prague, Czech Republic; resnerovak@fld.czu.cz (K.R.); vanicka@fld.czu.cz (H.V.); jakub.sruby@gmail.com (J.H.); trombik@fld.czu.cz (J.T.); holusa@fld.czu.cz (J.H.)

2 Department of Forest Protection, Entomology and Forest Climatology, Institute of Forest Ecosystem Protection, University of Agriculture in Krakow, Aleja Adama Mickiewicza 21, PL 31-120 Kraków, Poland; magdalena.kacprzyk@urk.edu.pl

3 Department of Ecology, Forest Entomology Unit, Swedish University of Agricultural Sciences, SLU Department of Ecology, Box 7044, SE-75007 Uppsala, Sweden; ake.lindelow@slu.se

4 Applied Ecology Laboratory, Faculty of Forestry, Ștefan cel Mare University of Suceava, Str. Universitatii 13, RO-720229 Suceava, Romania; mduduman@usv.ro

* Correspondence: zimovas@fld.czu.cz; Tel.: +420-731-069-242

Received: 28 December 2018; Accepted: 4 February 2019; Published: 6 February 2019

check for updates

Abstract: The microsporidium *Larssoniella duplicati* (Weiser, Holuša, Žižka, 2006) is a specific pathogen of the bark beetle *Ips duplicatus* (C.R. Sahlberg, 1836), which is a serious pest of Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst) in Europe. From 2011 to 2016, infection levels of *L. duplicati* and other pathogens in *I. duplicatus* populations were assessed along a gradient, ranging from areas in the north, where the beetle is native, to areas in the south, where the beetle has only recently invaded. The 21 study sites ranged in altitude from 229 to 1009 m a.s.l. We found that pathogen infection levels in *I. duplicatus* populations decreased from the native areas in the north to the new areas of beetle expansion in the south. We also found that pathogen level increased with altitude. The *L. duplicati* infection levels were not associated with the infection levels of other beetle natural enemies. The infection level decreased with the length of time of beetle establishment in an area. The infection level increased with the number of beetles trapped and dissected at a site.

Keywords: *Ips duplicatus*; pathogen; vector; infection level; invasion; latitude

1. Introduction

Changes in climate and land use can increase the spread of organisms [1]. Many of these organisms are non-native to their new area of distribution; some spread to new areas but also increase their population densities in their former areas [2,3]. In some cases, such invasive species begin to damage habitats that are important for humans, like forests with fast-growing tree species [4]. One of the most commercially important tree species in Europe is the Norway spruce (*Picea abies* [5]). This tree is attacked by many species of bark beetles of which *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) is the most important in terms of loss of mature trees before final cutting [6].

The double-spined spruce bark beetle *Ips duplicatus* is a native species in Scandinavia, eastern and northern parts of central Europe and northeast Asia, where it occurs on Norway spruce. The beetle is currently spreading to Norway spruce in many parts of Europe. Its high outbreak potential is

supported by climatic change, the physiological weakness of trees, and the attack of such weakened trees by the fungus *Armillaria ostoyae* (Romagn. Herink, 1973) and other pathogens [7,8]. Current studies focusing on wind and bark beetle disturbances suggest increase damages in Europe under climate change [9–11]. The combination of increasing frequency of drought events, Norway spruce planting in non-native habitats and warmer temperatures are considered important predisposing factors triggering the double-spined spruce bark beetle outbreaks. As a result of these factors affected by climate change, the number of *Ips duplicatus* generations is increasing to two to three during one vegetation period in the central European area [12].

From the beginning of the 20th century, the beetle began spreading from its origin in the Palearctic region to the south because spruce monocultures were being increasingly established in the south in Europe [8], unlike most other bark beetle invasions that extend from south to north [13,14]. *I. duplicatus* was first noted in eastern Czech Republic and south Poland in 1960s [15–17]. That area experienced massive *I. duplicatus* outbreaks in the 1990s. During the last 200 years, Norway spruce has been planted in many areas of Europe, mainly out of the natural range of this tree. As the planted trees are growing out of their natural range, they may be stressed [18], and this has increased the spread of *I. duplicatus* to southern Europe [19]; *I. duplicatus* has even been recorded in south Slovakia [15,20] and throughout Romania [21].

The microsporidium *Larssoniella duplicati* appears to be a specific pathogen of *I. duplicatus*; its presence in other spruce bark beetles, such as *I. typographus*, *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761), and *Ips amitinus* (Einchoff, 1871), has not been reported [22–24]. This specificity of *L. duplicati* is not as usual among pathogens of bark beetles; i.e., the same pathogen usually occurs in multiple bark beetle species, but other examples are known [25–29].

L. duplicati was first described in the Czech Republic and Poland [24], where its infection levels in *I. duplicatus* populations are stable and where the disease is probably chronic [22]. This microsporidium infects the midgut muscularis, the ovaries, and the Malpighian tubules of adult beetles. The infection is always in the infected tissue, because infected muscle fibres hold the spores in position [24]. Its infection levels in the native area of beetle (Scandinavia) and the new outbreak area (Romania) have not been studied [23].

The current study had two objectives. The first was to compare the infection levels of *L. duplicati* in the native and new outbreak areas of *I. duplicatus* in Europe. The second objective was to identify variables associated with differences in *L. duplicati* infection levels in *I. duplicatus* populations.

2. Materials and Methods

Pathogens of *I. duplicatus* were studied at 21 sites: four in the Czech Republic, five in Romania, eight in Poland, and four in Sweden. The altitudes of study sites ranged from 229 to 1009 m a.s.l. (Figure 1). During the years of 2011–2016, beetles were collected using Theysohn pheromone traps (Theyson Kunststoff. GmbH, Germany) or Intercept traps (only in Romania) baited with pheromone lures ID Ecolure (FYTOFARM Group s.r.o., Slovakia), Pheagr IDU (Sci-Tech, s.r.o, Czech Republic), Duplodor (Chemipan, Poland), or an experimental lure (Romania) [30] (Table 1). In all used pheromone lures, the main compound is always E-myrcenol—the main aggregation pheromone component for *I. duplicatus* [31]. The pheromone lures were changed after 10 weeks. Each site was sampled in only 1 or 2 years.

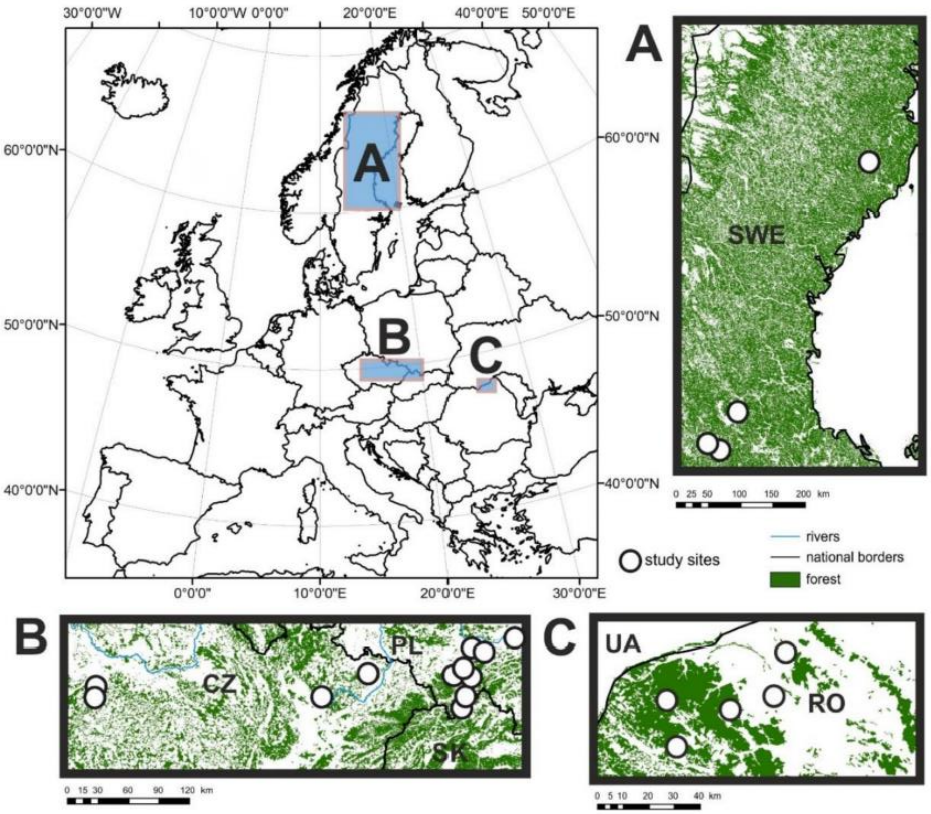


Figure 1. Study sites (circles) in Europe where *Ips duplicatus* was collected during 2011–2015 in forest areas (green).

Beetles were collected from the beginning of May to the end of August. In the study sites, flight barrier traps were placed 1.5 m above the ground and approximately 15–20 m from a standing spruce tree that was more than 30 years old. All forest stands at study sites were composed of a mosaic of trees of all ages, so there was enough suitable material for *Ips duplicatus* infestation.

Trapped beetles were placed in Eppendorf micro-test tubes with a piece of damp gauze to maintain humidity. The tubes were stored frozen until the beetles were dissected.

Each beetle was identified to species [32] and then dissected by removing the gut, Malpighian tubules, ovaries, and the body fat. The dissected tissues were examined with a light microscope (Nikon Eclipse 50 Ni, Nikon Instruments Inc., Melville, NY, USA) at 40 to 400× magnification to determine the presence of *L. duplicati* (oval spores of two sizes, 3–3.5 × 1.5–2 and 2–2.5 × 1.5 in intestinal muscles) and other pathogens and nematodes.

Data concerning the distribution of coniferous forests relative to the study sites were obtained from [32] and were corrected using Corine Land Cover. The program ArcMap 10.0 (ESRI, Redlands, CA, USA) was used to create Figure 1, which shows the distribution of the study sites.

Basic statistical analyses were performed in Statistica 13.1 (Dell software, Austin, TX, USA). We used the Shapiro Wilk test to determine the normality of the data (infection level). The Wilcoxon matched pair test was used to compare infection levels between sexes (percentages of infected males vs. females). Non-parametrical analyses were used as a control for the potential influence of local differences in infection levels at the country level.

Detailed analyses were done in SAM v4.0 [33]; we computed Moran's I to assess the spatial autocorrelation of our dependent variable (infection level of *L. duplicati*) in seven distance classes.

We assessed the relationships between infection level of *L. duplicati* (the percentage of infected individuals at a site, and the dependent variable) and the following independent variables: altitude, latitude (north-south gradient), longitude (east-west gradient), infection level of *Chytridiopsis typographi* parasitism by intestinal nematodes, parasitism by hemolymph nematodes, number of *I. duplicatus* beetles captured and dissected, and year (time of beetle collection). For linear regression of infection level on independent variables, infection level data were arcsine square root transformed to obtain normality. Analyses of the interaction among studied independent variables indicated multicollinearity for longitude (VIF = the variance inflation factor >2), which was the variable that described the east-west gradient in outbreak area of *I. duplicatus*. Thus, longitude was not further analysed. As some independent variables were not significant, we selected variables for inclusion in the final model based on AICc (Akaike information criterion with correction for small sample sizes) as implemented in SAM. In further analyses of *L. duplicati*, we used seven independent variables: latitude (north-south gradient); the infection level of the microsporidium *Chytridiopsis typographi*; the parasitism by intestinal nematodes; the parasitism by nematodes in hemolymph (hereafter termed hemolymph nematodes); the altitude of the study site; the number of *I. duplicatus* beetles trapped and dissected at a site; and the year of beetle collection.

Table 1. Background information on the study sites where *I. duplicatus* specimens were collected and assessed for pathogen infection. Country of origin (Country): Sweden (SWE), Poland (PL), Czech Republic (CZ), Romania (RO). In traps were used different pheromone lures: ID Ecolure, Duplodor, Pheagr IDU and in Romania the experimental lure (exp. lure) [30].

Study Sites	Country	GPS Coordinates		Year of Collection	Pheromone Lure	Altitude (m a.s.l.)
		N	E			
Nås	SWE	60.4677	14.5003	2014	ID Ecolure	232
Siljansfors	SWE	60.9730	15.0578	2014	ID Ecolure	324
Vansbro	SWE	60.5229	14.2389	2014	ID Ecolure	229
Vindeln	SWE	64.2000	19.7833	2014	ID Ecolure	291
Petkówka	PL	49.7333	19.2333	2015; 2016	Duplodor	668
Rajcza	PL	49.7666	19.2333	2015; 2016	Duplodor	646
Romanka Górna I	PL	49.5805	19.2246	2016	Duplodor	829
Romanka Górna II	PL	49.9338	19.3989	2015	ID Ecolure	1009
Sopotnia Dolna	PL	49.9350	19.4664	2015	ID Ecolure	953
Tokarnia	PL	49.9833	19.9833	2015	ID Ecolure	688
Ujsoły	PL	49.7508	19.2009	2015; 2016	Duplodor	859
Złatna	PL	49.4833	19.1666	2015	ID Ecolure	638
Hlubočky	CZ	49.6920	17.4146	2013	ID Ecolure	382
Jílové u Prahy I	CZ	49.8866	14.5055	2016	Pheagr IDU	354
Jílové u Prahy II	CZ	49.9166	14.5071	2016	Pheagr IDU	457
Pustá Polom	CZ	49.8510	18.0242	2014	ID Ecolure	454
Calafindești	RO	47.8513	26.1459	2011	exp. lure	497
Ionu	RO	47.6134	25.4817	2013	exp. lure	1080
Solca	RO	47.7000	25.7963	2013	exp. lure	625
Sucevița	RO	47.7767	25.4817	2013	exp. lure	605
Todirești	RO	47.7127	26.0328	2013	exp. lure	415

3. Results

A total of 1539 adults of *I. duplicatus* from the 21 study sites located throughout the Czech Republic, Romania, Poland, and Sweden were dissected and analyzed.

The *L. duplicati* infection level in *I. duplicatus* populations (i.e., the percentage of specimens at a site with *L. duplicati*) across all countries averaged ± standard error (SE) 16.7% ± 8.4% and ranged from 0% to 39.1%. *L. duplicati* was detected in 20 of the 21 sites (Table 2). *L. duplicati* infection levels did not significantly differ between *I. duplicatus* sexes ($Z = 1.33$, $p > 0.05$). Infection occurred only in the intestinal muscles of *I. duplicatus*.

Table 2. Infection levels of four pathogens in *I. duplicatus*. Infection level refers to the percentage of beetles with the indicated pathogen. The location of the study site (Country): Sweden (SWE), Poland (PL), Czech Republic (CZ), Romania (RO). For each study site there is a number of inspected beetles (N) and infection levels of: *Larssoniella duplicati* (*L.d.*), *Chytridiopsis typographi* (*C.t.*), parasitism by intestinal nematodes (I.n.) and hemolymph nematodes (H.n.).

Study Sites	Country	N	*L.d.* (%)	*C.t.* (%)	I.n. (%)	H.n. (%)
Nås	SWE	46	39.1	-	15.2	-
Siljansfors	SWE	70	21.4	1.43	10.0	4.3
Vansbro	SWE	156	16.7	-	3.2	1.3
Vindeln	SWE	72	23.6	-	11.1	5.6
Petkówka	PL	107	19.6	-	3.8	4.6
Rajcza	PL	103	13.6	-	14.1	5.5
Romanka Górna I	PL	27	7.4	-	14.8	-
Romanka Górna II	PL	192	20.8	-	4.7	7.3
Sopotnia Dolna	PL	35	25.7	-	5.7	2.9
Tokarnia	PL	139	19.4	-	6.5	3.6
Ujsoły	PL	22	9.1	-	13.6	9.1
Złatna	PL	20	10.0	-	10.0	-
Hlubočky	CZ	22	13.6	-	18.2	4.6
Jílové u Prahy I	CZ	18	-	-	5.6	-
Jílové u Prahy II	CZ	43	7.0	2.3	4.7	4.7
Pustá Polom	CZ	237	27.4	0.8	10.1	1.7
Calafindești	RO	20	20.0	-	10.0	-
Ionu	RO	33	18.2	-	12.1	3.0
Solca	RO	80	11.3	-	3.8	3.8
Sucevița	RO	45	8.9	-	13.3	6.7
Todirești	RO	52	1.9	-	5.8	9.6

Average levels of *L. duplicati* infection did not significantly differ among countries ($H = 4.96$; $p > 0.05$). The *L. duplicati* infection level increased from south to north, averaging 12.1% ± 6.5% in Romania, 15.7% ± 6.1% in Poland, 16.1% ± 8.5% in the Czech Republic, and 25.2% ± 8.4% in Sweden (Table 2).

The microsporidium *Chytridiopsis typographi* ((Weiser, 1954) Weiser, 1970) was found at only three study sites, and these were in the Czech Republic and Sweden. Its infection levels were very low (Table 2).

In contrast, nematodes were found in *I. duplicatus* at 21 study sites. The parasitism rate ranged from 3% to 16% for intestinal nematodes and from 0% to 10% for hemolymph nematodes (Table 2). For both kinds of nematodes, average parasitism rate did not significantly differ among countries (intestinal nematodes: $H = 0.08$; $p > 0.05$; nematodes in the hemolymph: $H = 0.81$; $p > 0.05$).

The spatial autocorrelation for *L. duplicati* infection levels was not significant (Table 3). This indicated that infection levels tended to be randomly distributed in space, without a tendency toward clustering or regular spacing. The expected Morans I value was −0.06.

Table 3. Statistics for spatial autocorrelation analysis of *L. duplicati* infection levels in *I. duplicatus* populations at the 21 sites in Europe.

Distance Class	Distance Centre	Moran's I	*p*
1	45.2	0.1	0.6
2	306.6	0.1	0.7
3	650.3	−0.2	0.2
4	877.8	−0.1	0.6
5	1137.8	0.1	0.7
6	1510.1	−0.1	0.9
7	1975.8	−0.4	0.1

In regression analyses, the *L. duplicati* infection level was significantly related to altitude, latitude, year, numbers of dissected beetles, and the infection level of all other pathogens ($F = 6.63$; $p < 0.01$; Table 4). A regression model with all of the variables listed in Table 4 (significant and non-significant) explained a total of 71.2% of the adjusted variance in the *L. duplicati* infection level. The *L. duplicati* infection level was not significantly related with the infection levels of *C. typographi*, parasitism by intestinal nematodes, or hemolymph nematodes. The *L. duplicati* infection level significantly increased with latitude, altitude, and the number of beetles captured and dissected at a site, but significantly decreased with the year of the study (Table 4).

Table 4. Results for a regression model describing the relationship between the *L. duplicati* infection levels in *I. duplicatus* populations and the following variables: latitude (north-south gradient); infection level of *C. typographi*; parasitism by intestinal nematodes; parasitism by hemolymph nematodes (i.e., nematodes detected in the hemolymph); altitude; number of *I. duplicatus* beetles captured and dissected; and year (date of beetle collection). Variance Inflation Factor (VIF), corrected Akaike's Information Criterion (AICc) = −11.93. Significant variables are in bold.

Variable	VIF	*t* Value [a]	*p* Value
Constant		**3.1**	**0.01**
Latitude	**1.1**	**3.5**	**0.01**
C. typographi	1.3	1.4	0.18
Intestinal nematodes	1.4	0.8	0.43
Nematodes in hemolymph	1.1	−0.8	0.46
altitude	**1.4**	**3.8**	**0.01**
number	**1.1**	**2.9**	**0.02**
year	**1.6**	**−3.4**	**0.01**

[a] Positive and negative *t* values indicate positive and negative associations, respectively.

In the next step of the statistical analysis, we deleted non-significant variables from the model; the resulting model explained 70.1% of the adjusted variance in (r^2adj = 0.701; Table 5). We found that only significant variables from the previous regression left in the model and their *p* values were more significant, except of number of dissected beetles.

Table 5. Results of the model that best described (delta AICc <2 based) the relationship between the *L. duplicati* infection level in *I. duplicatus* populations (arcsine square root transformed). The best model included four predictor variables: latitude (north-south gradient); altitude; number of *I. duplicatus* beetles captured and dissected; year (date of beetle collection). Variance inflation factor (VIF). Corrected Akaike's Information Criterion (AICc) = −25.95 (significant variables are in bold).

Variable	VIF	*t* Value	*p* Value
Constant		**3.9**	**0.002**
Latitude	**1.0**	**4.0**	**0.002**
Altitude	**1.2**	**3.7**	**0.002**
Number	**1.0**	**2.8**	**0.020**
Year	**1.1**	**−3.9**	**0.002**

4. Discussion

The current research studied the species-specific pathogen *L. duplicati* associated with the double-spined spruce bark-beetle in areas where *I. duplicatus* is native, as well as in areas where *I. duplicatus* is newly established in Europe. We found two interesting patterns: *L. duplicati* infection levels in *I. duplicatus* populations significantly decreased across the latitudinal gradient from the north to the south and significantly increased with increasing altitude.

In the areas where *I. duplicatus* is native, the *L. duplicati* infection level was as high as 30%; in the areas experiencing new outbreaks of the beetle, infection levels varied around 10% [34]. In the current

study, the highest infection level was 39.1%, and the infection level was higher than 10% at most of the study sites, what is consistent with previous reports [22–24]. The spatial distribution of infection levels was not influenced by the spatial arrangement of the study sites (i.e., sites with high or low infection levels did not tend to cluster in space). This was true even though some of the sites, especially those in Poland and the Czech Republic, were located near areas with spruce forests that have been highly stressed by drought and fungal diseases. Such stressed forests typically support higher population densities of *I. duplicatus* than non-stressed forests [20,35]. Generally, latitude-altitude gradient can be explained by increasing number of individuals in population at northern study sites and in long-term outbreak areas. Study sites with more abundant populations of bark beetles are collected more often and with higher infection levels of pathogens [36].

We also suspect that *L. duplicati* may influence the invasive potential and spread of *I. duplicatus*. This is because *L. duplicati* is likely to reduce the fitness of the infected beetles and infection level is growing more slowly in the newly established outbreak areas. In addition to being infected by *L. duplicati*, *I. typographus* and related bark beetles are also attacked by ectoparasitoids and by the pathogen *Mattesia schwenkei* Purrini, 1977. Infection level of this antagonists of *I. typographus* had lower infection levels in areas with new outbreaks of the beetle than in areas with long-lasting outbreaks (more than 10 years) of the beetle [37]. When bark beetle numbers are low or when contacts between individuals in breeding systems are limited, e.g., as is the case in managed forests, there is a reduced probability of pathogen transmission and therefore a low infection level of some common pathogens [23].

The infection level of *L. duplicati* increased with the number of individuals dissected at a site. Nevertheless, the infection levels do not change with changes in host population density [22–24,34], which suggests that transmission is vertical rather than horizontal [23], as it is for some other microsporidium pathogens [29,38]. Therefore, it is unclear why the infection level should increase with number of analyzed beetles of *I. duplicatus*. In the case of horizontally transmitted pathogens, the infection levels sometimes double or triple during the beetle reproductive period of even one generation [39]. In the current study, the main factor associated with low *L. duplicati* infection levels in *I. duplicatus* was the length of time that the area had been infested with the beetle. This effect of time since beetle establishment is somewhat unclear in the current study, however, the latter factor was confounded with collection date.

I. duplicatus produces only one generation per year in the boreal forests and in northern Poland [8,40] but up to three generations per year in Central Europe [12,15,41]. Although new outbreaks of *I. duplicatus* occur only sporadically at higher altitudes [16,20,42–44], the *L. duplicati* infection level was related to altitude in the current study. This could be explained by the relationship between latitude and altitude, i.e., the more southern sites had both low infection levels and low altitudes.

We also found that the *L. duplicati* infection level did not differ between *I. duplicatus* sexes or among the studied countries, which is consistent with previous reports for *L. duplicati* as well as for other pathogens of bark beetles [39,45].

The only insignificant relationships between *L. duplicati* infection levels and the other variables were with the infection levels of *C. typographi*, parasitism by intestinal nematodes, and hemolymph nematodes. Nematodes and *C. typographi* are the most frequently reported antagonists of *I. duplicatus* [23,26,27,46]. The infection level of *C. typographi* is often very low [23]. In our study, we found *C. typographi* at only three sites, and infection was always less than 2.4%, suggesting that *C. typographi* was probably not affecting *I. duplicatus* population density. Parasitic nematodes are commonly associated with *I. duplicatus*, occurring in more than 70% of the beetle's gallery systems [46–49]. As in the case of *C. typographi*, nematodes did not appear to affect *L. duplicati* infection levels.

5. Conclusions

L. duplicati is probably a chronic pathogen of *I. duplicatus* and might have little or even no negative effect on the beetle—especially out of the native distribution area of its host. This microsporidium may negatively influence the flight capability of pioneer beetles and their ability to successfully invade new host trees, but in time (few years) the infection level of this microsporidium increases in a new population and the differences are minimized. The infection levels of *L. duplicati* in *I. duplicatus* populations decreased with latitude; it was highest in the north (Sweden), where the beetle is native, and was lowest in the south (Romania), where the beetle has only recently invaded. This is most probably connected with colonization aspect of a new sites. Infection levels increased with altitude, but the effect of altitude was confounded with the effect of latitude.

The most important conclusions of our research on an alien pest and its pathogen is that they follow a latitude-altitude gradient. This most probably reflects fact that spread of pathogen is prolonged (e.g., similar to known escape from enemies' hypothesis in bark beetles) [50]. Nevertheless, altitude in coincidence with latitude, indicate some climatic limits of the pathogen—as north sites and high elevations are often more cold and wet than the opposite. This is also important regarding pest management. Even if *L. duplicati* does not have a strong impact on alien bark beetle, its virulence could have some impact on invasive success of the bark beetle.

Author Contributions: S.Z., K.R., and H.V. provided methodology of research and collected field or laboratory data; J.H. (Jakub Horák) and J.T. performed the statistical analyses, and the visualizations; M.K., A.L., and M.-L.D. managed the research and collection of material in their country and took part in finalizing the manuscript; K.R., J.H. (Jakub Horák) and J.H. (Jaroslav Holuša) supervised the research and edited the manuscript. All authors provided feedback on the manuscript and approved the final manuscript.

Funding: This work was supported by the Czech University of Life Sciences Prague project No. IGA C_01_18, by grant "Advanced research supporting the forestry and wood-processing sector's adaptation to global change and the 4th industrial revolution", No. CZ.02.1.01/0.0/0.0/16_019/0000803 financed by OP RDE and by grant No. QK1920433 of the Ministry of Agriculture of the Czech Republic.

Acknowledgments: The authors thank Bruce Jaffee (USA) for linguistic and editorial improvements.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Peltanová, A.; Petrusek, A.; Kment, P.; Juřičková, L. A fast snail's pace: Colonization of Central Europe by Mediterranean gastropods. *Biol. Invasions* **2012**, *14*, 759–764. [CrossRef]
2. Horák, J.; Hui, C.; Roura-Pascual, N.; Romportl, D. Changing roles of propagule, climate, and land use during extralimital colonization of a rose chafer beetle. *Naturwissenschaften* **2013**, *100*, 327–336. [CrossRef] [PubMed]
3. Nováková, P.; Holuša, J.; Horák, J. The role of geography and host abundance in the distribution of parasitoids of an alien pest. *PeerJ* **2016**, *4*, 1–11. [CrossRef] [PubMed]
4. Cudmore, T.J.; Björklund, N.; Carroll, A.L.; Staffan Lindgren, B. Climate change and range expansion of an aggressive bark beetle: Evidence of higher beetle reproduction in native host tree populations. *J. Appl. Ecol.* **2010**, *47*, 1036–1043. [CrossRef]
5. Horák, J.; Brestovanská, T.; Mladenović, S.; Kout, J.; Bogusch, P.; Halda, J.P.; Zasadil, P. Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. *For. Ecol. Manag.* **2019**, *433*, 343–348. [CrossRef]
6. Hilszczański, J.; Jaworski, T.; Plewa, R.; Horák, J. Tree species and position matter: the role of pests for survival of other insects. *Agr. For. Entomol.* **2016**, *18*, 340–348. [CrossRef]
7. Lukášová, K.; Holuša, J. *Invazní Druhy Hmyzu na Lesních Dřevinách*, 1st ed.; Czech University of Life Sciences in Prague: Prague, Czech Republic, 2015; ISBN 978-80-213-2606-4.
8. Pfeffer, A. *Kůrovci—Scolytidae (Řád: Brouci—Coleoptera)*, 6th ed.; Fauna ČSR, Nakladatelství československé akademie věd: Prague, Czech Republic, 1955.
9. Jönsson, A.M.; Schroeder, L.M.; Lagergren, F.; Anderbrant, O.; Smith, B. Guess the impact of Ips typographus-An ecosystem modelling approach for simulating spruce bark beetle outbreaks. *Agric. For. Meteorol.* **2012**, *166–167*, 188–200. [CrossRef]

10. Seidl, R.; Schelhaas, M.J.; Lindner, M.; Lexer, M.J. Modelling bark beetle disturbances in a large scale forest scenario model to assess climate change impacts and evaluate adaptive management strategies. *Reg. Environ. Chang.* **2009**, *9*, 101–119. [CrossRef]
11. Schelhaas, M.J.; Hengeveld, G.; Moriondo, M.; Reinds, G.J.; Kundzewicz, Z.W.; ter Maat, H.; Bindi, M. Assessing risk and adaptation options to fires and windstorms in European forestry. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang.* **2010**, *15*, 681–701. [CrossRef]
12. Holuša, J.; Zahradník, P.; Knížek, M.; Drápela, K. Seasonal flight activity of the double-spined spruce bark-beetle Ips duplicatus (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in Silesia (Czech Republic). *Biologia* **2003**, *58*, 935–941.
13. Fiala, T.; Holuša, J. Occurrence of the Invasive Bark Beetle Phloeosinus aubei on Common Juniper Trees in the Czech Republic. *Forests* **2018**, *10*, 12. [CrossRef]
14. Bentz, B.J.; Régniére, J.; Fettig, C.J.; Hansen, E.M.; Hayes, J.L.; Hicke, J.A.; Kelsey, R.G.; Negrón, J.F.; Seybold, S.J. Climate Change and Bark Beetles of the Western United States and Canada: Direct and Indirect Effects. *Bioscience* **2010**, *60*, 602–613. [CrossRef]
15. Grodzki, W. Mozliwosci kontroli liczebnosci populacji kornika zroslozebnego Ips duplicatus C.R.Sahlb. na poludniu Polski. *Sylwan* **1997**, *11*, 25–36.
16. Grodzki, W. Distribution range of the double spined bark beetle Ips duplicatus CR Sahlb (Col.: Scolytidae) in the mountain areas of southern Poland. *Sylwan* **2003**, *8*, 29–36.
17. Knížek, M.; Zahradník, P. Mass outbreak of Ips duplicatus Sahlberg (Coleoptera, Scolytidae). In Proceedings of the XX. International Congress of Entomology, Firenze, Italy, 25–31 August 1996; p. 527.
18. Holuša, J.; Lubojacký, J.; Čurn, V.; Tonka, T.; Lukášová, K.; Horák, J. Combined effects of drought stress and Armillaria infection on tree mortality in Norway spruce plantations. *For. Ecol. Manag.* **2018**, *427*, 434–445. [CrossRef]
19. Boratyński, A. O dysjunkcjach w zasiegu świerka (About disjunctions in the Norway spruce range). In *Boratyński, A., Bugala, W., Eds.*; Instytut Dendrologii, Bogucki Wydawnictwo Naukowe: Poznań, Poland, 1998; pp. 80–90. ISBN 8386001488.
20. Holuša, J.; Lubojacký, J.; Knížek, M. Distribution of the double-spined spruce bark beetle Ips duplicatus in the Czech Republic: spreading in 1997–2009. *Phytoparasitica* **2010**, *38*, 435–443. [CrossRef]
21. Duduman, M.-L.; Isaia, G.; Olenici, N. Ips duplicatus (Sahlberg) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) distribution in Romania. *Bull. Transylv. Univ. Braşov.* **2011**, *4*, 19–26.
22. Lukášová, K.; Holuša, J. New data on the host specificity of Larssoniella duplicati. *Period. Biol.* **2013**, *115*, 455–457.
23. Holuša, J.; Weiser, J.; Žižka, Z. Pathogens of the spruce bark beetles Ips typographus and Ips duplicatus. *Cent. Eur. J. Biol.* **2009**, *4*, 567–573. [CrossRef]
24. Weiser, J.; Holuša, J.; Žižka, Z. Larssoniella duplicati n.sp. (Microsporidia, Unikaryonidae), a newly described pathogen infecting the double-spined spruce bark beetle, Ips duplicatus (Coleoptera, Scolytidae) in the Czech Republic. *J. Pest Sci.* **2006**, *79*, 127–135. [CrossRef]
25. Wegensteiner, R.; Weiser, J. Annual variation of pathogen occurrence and pathogen prevalence in Ips typographus (Coleoptera, Scolytidae) from the BOKU University Forest Demonstration Centre. *J. Pest Sci.* **2004**, *77*, 221–228. [CrossRef]
26. Takov, D.; Pilarska, D.; Wegensteiner, R. List of Protozoan and Microsporidian Pathogens of Economically Important Bark Beetle Species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Europe. *Acta Zool. Bulg.* **2010**, *62*, 201–209.
27. Lukášová, K.; Holuša, J. Patogeny Lýkožroutů Rodu Ips (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): Review. *Zprávy Lesn. výzkumu* **2012**, *57*, 230–240.
28. Pernek, M.; Matošević, D.; Hrašovec, B.; Kučinić, M.; Wegensteiner, R. Occurrence of pathogens in outbreak populations of Pityokteines spp. (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) in silver fir forests. *J. Pest Sci.* **2009**, *82*, 343–349. [CrossRef]
29. Goertz, D.; Pernek, M.; Haendel, U.; Kohlmayr, B.; Wegensteiner, R. Infection, course of disease and effects of Canningia tomici in Tomicus piniperda and Tomicus minor (Coleoptera: Curculionidae). *Period. Biol.* **2017**, *119*, 285–293. [CrossRef]

30. Duduman, M.L. Field response of the northern spruce bark beetle Ips duplicatus (Sahlberg) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) to different combinations of synthetic pheromone with (-)-α-pinene and (+)-limonene. *Agric. For. Entomol.* **2014**, *16*, 102–109. [CrossRef]
31. Byers, J.A.; Schlyter, F.; Birgersson, G.; Francke, W. E-myrcenol in Ips duplicatus: An aggregation pheromone component new for bark beetles. *Experientia* **1990**, *46*, 1209–1211. [CrossRef]
32. Brus, D.J.; Hengeveld, G.M.; Walvoort, D.J.J.; Goedhart, P.W.; Heidema, A.H.; Nabuurs, G.J.; Gunia, K. Statistical mapping of tree species over Europe. *Eur. J. For. Res.* **2012**, *131*, 145–157. [CrossRef]
33. Rangel, T.F.; Diniz-Filho, J.A.F.; Bini, L.M. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* **2010**, *33*, 46–50. [CrossRef]
34. Holuša, J.; Weiser, J.; Drápela, K. Pathogens of Ips duplicatus (Coleoptera, Scolytidae) in three areas in Central Europe. *Acta Protozool.* **2007**, *46*, 157–167.
35. Holuša, J.; Liška, J. Hypotéza chřadnutí a odumírání smrkových porostů ve Slezsku (Česká Republika). *Zprávy Lesn. výzkumu* **2002**, *47*, 9–15.
36. Lukášová, K.; Holuša, J.; Turčáni, M. Pathogens of Ips amitinus: New species and comparison with Ips typographus. *J. Appl. Entomol.* **2013**, *137*, 188–196. [CrossRef]
37. Holuša, J.; Lukášová, K. Pathogen's level and parasitism rate in Ips typographus at high population densities: importance of time. *J. Appl. Entomol.* **2017**, *141*, 768–779. [CrossRef]
38. Jurc, M. Insect pathogens with special reference to pathogens of bark beetles (Col., Scolytidae: *Ips typographus* L.). Preliminary results of isolation of entomopathogenic fungi from two spruce bark beetles in Slovenia. *Zb. Gozd. Lesar.* **2004**, *74*, 97–124.
39. Lukášová, K.; Holuša, J. Gregarina typographi (Eugregarinorida: Gregarinidae) in the Bark Beetle Ips typographus (Coleoptera: Curculionidae): Changes in Infection Level in the Breeding System. *Acta Protozool.* **2011**, *50*, 311–318. [CrossRef]
40. Schnaider, Z.; Sierpinski, Z. Z biologii kornika zrosłozębnego (Ips duplicatus Sahlb.). *Rocz. Nauk Lesn.* **1955**, *13*, 437–447.
41. Holuša, J.; Voigtová, P.; Kula, E.; Křístek, S. Výskyt lýkožrouta severského (Ips duplicatus Sahlberg, 1836) (Coleoptera: Scolitidae) na LS Bruntál LČR, s.p., v roce 2004–2005. *Zpr. Ochr. Lesa* **2006**, *13*, 1–46.
42. Grodzki, W. An attempt to establish the extent and prevalence of the bark beetle Ips duplicatus C.R. Sahlb. (Coleoptera: Scolytidae) in mountain spruce stands in the Western Carpathians. *Sylwan* **2002**, *146*, 45–52.
43. Vakula, J.; Gubka, A.; Zúbrik, M.; Kunca, A. *New Methods of Protecting Forests from Double-Spined Spruce Bark Beetle and Other Invasive Species*, 1st ed.; National Forest Centre: Zvolen, Slovakia, 2011.
44. Holuša, J.; Lukášová, K.; Trombik, J. The first record of Ips duplicatus (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) infestations in central European inner mountains. *Sci. Agric. Bohem.* **2013**, *44*, 97–101. [CrossRef]
45. Wegensteiner, R.; Weiser, J.; Führer, E. Observations on the occurence of pathogens in the bark beatle *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *J. Appl. Entomol.* **1996**, *120*, 199–204. [CrossRef]
46. Grucmanová, S.; Holuša, J.; Nermut', J. Nematodes associated with the double-spined bark beetle Ips duplicatus (Coleoptera: Curculionidae) in central Europe. *J. Appl. Entomol.* **2014**, *138*, 723–732. [CrossRef]
47. Tenkáčová, I.; Mituch, J. A contribution to the knowledge of nematofauna of Scolytidae bark beetles in norway spruce in forest park in Kosice. *Lesn. Cas. For. J.* **1986**, *32*, 381–387.
48. Tenkáčová, I.; Mituch, J. Nematodes new for the fauna of the Czechoslovak Socialist Republic with the affinity to Scolytids (Coleoptera: Scolytidae). *Helminthologia* **1987**, *24*, 281–291.
49. Tenkáčová, I.; Mituch, J. Nematodes of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) from Tatra National Park. *Zbornik Prac o Tatranskom Narodnom Parku* **1991**, *31*, 173–182.
50. Schroeder, L.M. Escape in space from enemies: A comparison between stands with and without enhanced densities of the spruce bark beetle. *Agric. For. Entomol.* **2007**, *9*, 85–91. [CrossRef]

© 2019 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

10.4 Extremely low infection levels of pathogens and nematodes in *Trypodendron* spp. (Coleoptera: Curculionidae)

Lesn. Cas. For. J. 62 (2016) 202–206 DOI: 10.1515/forj-2016-0025

ORIGINAL PAPER

Lesnícky časopis - Forestry Journal
http://www.nlcsk.sk/fj/

Extremely low infection levels of pathogens and nematodes in *Trypodendron* spp. (Coleoptera: Curculionidae)

Rudolf Wegensteiner[1], Karolina Lukášová[2]*, Hana Vanická[2], Soňa Zimová[2], Magdalena Kacprzyk[3], Jaroslav Holuša[2]

[1] *University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna, Institute of Forest Entomology, Forest Pathology and Forest Protection, Gregor-Mendel-Straße 33, 1180 Vienna, Austria*
[2] *Czech University of Life Sciences, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Kamýcká 129, 165 21 Prague 6, Czech Republic*
[3] *University of Agriculture in Krakow, Faculty of Forestry, Al. 29 Listopada 46, 31 425 Cracow, Poland*

Abstract
The striped ambrosia beetles *Trypodendron lineatum* and *T. domesticum* are timber forest pests in the Palearctic region and North America. Because only a few pathogens are known for *Trypodendron* species, the aim of this work was to determine the spectrum of pathogen species of *T. lineatum*, *T. laeve*, and *T. domesticum*. *Trypodendron* species were collected in pheromone traps at nine localities in the Czech Republic, five localities in Poland, and one locality in Austria. In total, 2,439 *T. lineatum*, 171 *T. domesticum*, and 17 *T. laeve* beetles were dissected and examined. Infection was found in only two of the 17 specimens of *T. laeve* and in only two of the 171 specimens of *T. domesticum*; in all four cases, the parasites were nematodes. Parasitisation of *T. lineatum* by nematodes was found in *T. lineatum* at eight localities with a mean (± SE) parasitisation level of 8.1 ± 4.7%. A *Chytridiopsis* sp. was detected in cells of the midgut epithelium of one *T. lineatum* specimen, and *Gregarina* sp. was detected in the midgut lumen of two *T. lineatum* specimens; no other pathogens were found in *T. lineatum*. The low infection rates and the tendency for infection by nematodes can be explained by the monogamy of *Trypodendron* spp. and their feeding on fungi in short galleries that are not connected to the galleries of conspecifics.

Keywords: *Trypodendron* spp.; nematodes; *Chytridiopsis* cf. *typographi*; *Gregarina* cf. *typographi*; monogamy

Editor: Tomáš Hlásny

1. Introduction

Ambrosia beetles (including *Trypodendron* spp.) are persistent forest pests that significantly reduce the quality of cut wood by producing dark-stained pin holes in lumber or in veneer processed from infested logs. Wood degradation and dark staining arise from the growth of associated fungi ("ambrosia fungi") that are carried into the sapwood by parental adult beetles and that serve as food for their larvae (Massoumi Alamouti et al. 2009; De Fine Licht & Biedermann 2012).

The various species of ambrosia beetles attack both conifers and deciduous trees. The beetles typically attack trees that have been cut or weakened by disease, but some taxa attack apparently healthy trees (Kühnholz et al. 2001). In addition to reducing value of wood products by generating pinholes and staining, the beetles can also vector fungi that are highly pathogenic to living trees (Hulcr & Dunn 2011; Suh et al. 2011; Evans et al. 2013; Freeman et al. 2013; Carrillo et al. 2014).

While the striped ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (Olivier, 1795) and *T. domesticum* (Linnaeus, 1758) are recognized as timber forest pests in the Palearctic region and North America (Wood 1982), the importance of the ambrosia beetle *T. laeve* (Eggers, 1939) is unclear. *T. laeve* is apparently rare but has been occasionally detected in many parts of Europe (Muona 1994; Martikainen et al. 1996, 1999; Martikainen 2000; Daisie 2009; Kirkendall & Faccoli 2010; Knížek 2011; Lukášová et al. 2012).

The species of pathogens that attack bark beetles in the genus *Ips* have been well described for the most important species in this genus (Wegensteiner 2004; Takov et al. 2010; Lukášová & Holuša 2012; Holuša et al. 2013; Lukášová et al. 2013), including the European spruce bark beetle (*Ips typographus*) (Linnaeus, 1758) and the economically important species associated with spruce in Central Europe (Christiansen & Bakke 1988; Wermelinger 2004). In contrast, only a small number of pathogens of *Trypodendron* species have been described.

The microsporidium *Pleistophora xyloteri* (Purrini & Ormiéres 1981) was described in *T. domesticus* (syn. *Xyloterus domesticus*) in Lower Saxony. According to this one report, *P. xyloteri* spreads in the cells of the posterior part of the beetle midgut. The pathogen also invades oenocytes on the surface of the gut, and the infected elements form spherical pseudocysts with masses of spores. In the specimens examined by Purrini & Ormiéres, only spores were present. They were broad and oval and ranged from 2.5 × 2.0 µm to 4.0 × 2.3 µm; the most common size was 3.0 × 2.0 µm. Such variability in the size of spores is common among microsporidian parasites of bark beetles. Purrini & Ormiéres (1981) also observed the presence of one spheri-

*Corresponding author. Karolina Lukášová, e-mail: lukasovak@fld.czu.cz, phone: +420 737 322 550

Brought to you by | Czech University of Life Sciences
Authenticated
Download Date | 4/14/18 5:21 PM

cal nucleus in the middle of the spore. Although the authors examined almost 500 beetles from 11 localities, the rate of infection was only 2%, and infection was detected in only two localities.

In *T. lineatum*, the bacteria *Pseudomonas caviae*, *Pseudomonas septica*, *Cloaca cloacae*, and *Bacillus coagulans* have been reported (Novák 1960; Lysenko 1959). Fungi detected in *T. lineatum* include *Beauveria bassiana* (Magema et al. 1981), *Paecilomyces farinosus* (Kirschner 2001), and *Mucor hiemalis* (Magema et al. 1981). In laboratory tests, Novák & Samsinakova (1962) found that *B. bassiana* caused 100% mortality of *T. lineatum* larvae in 6 to 8 days and 100% mortality of adults in 12 days. The latter authors also found that the effects of temperature, humidity, spore formulation, and spore dose on the infection of *T. lineatum* by *B. bassiana* were similar to those reported by Pražák (1988, 1991, 1997) for other bark beetle species, but different test conditions caused 36% to 55% mortality in most cases, while only a few experiments lead to mortality rates higher than 80% (Pražák 1988, 1991, 1997). Novák & Samsinakova (1962) reported that male beetles inoculated with *B. bassiana* transmitted the fungus to healthy female beetles and that the transmission reduced the number of eggs laid by 20%. Application of *B. bassiana* spores to the bark surface reduced the number of egg niches by up to 44% depending on the spore concentration, and treatment of soil caused 88 to 100% mortality of hibernating offspring beetles (Pražák 1988).

The aim of the current research was to determine the spectrum of species pathogenic to *T. lineatum*, *T. laeve*, and *T. domesticum* in Central Europe.

2. Methods

Trypodendron species were studied at nine localities in the Czech Republic, five localities in Poland, and one locality in Austria. Beetles were collected with Theysohn pheromone traps containing the lure Linoprax ®, Trypodor®, or XL Ecolure® (Table 1, Fig. 1). Traps were placed in forests or, as in the Austrian location, near the forest in early March and were checked at 1-week intervals until the end of June in 1998, 2010, and 2011. The trapped beetles were individually placed in 2-cm^3 Eppendorf micro-test tubes with a piece of wet gauze to maintain 100% relative humidity. The beetles from all localities except Austria were immediately frozen and stored at −10 °C until they were dissected. The beetles collected in Austria were immediately dissected or were stored for < 8 days at 4 °C before they were dissected.

Table 1. Background information on *Trypodendron* beetles trapped and dissected in this study. A = Austria; CZ = Czech Republic; PL = Poland; Lae, Lin, and Dom = number of *T. laeve*, *T. lineatum*, and *T. domesticum*, respectively.

Locality	GPS coordinates	Altitude [m a.s.l.]	Year	Lae	Lin	Dom	Pheromone lure
Dubová (CZ)	48°45'N, 14°23'E	790	2011	5	20	—	XL Ecolure
Hainfeld/Ramsau (A)	47°59'N, 15°49'E	500	1998	—	31	—	Linoprax
Hněvanov (CZ)	48°41'N, 14°25'E	700	2011	12	17	3	XL Ecolure
Horní Maršov (CZ)	50°41'N, 15°50'E	850	2011	—	208	4	XL Ecolure
Hradec nad Moravicí (CZ)	49°50'N, 17°53'E	500	2011	—	1,220	114	XL Ecolure
Jaroník (CZ)	48°58'N, 14°13'E	735	2011	—	2	—	XL Ecolure
Jeleśnia (PL)	49°34'N, 19°16'E	850	2011	—	161	12	Trypodor
Kartuzy (PL)	54°20'N, 17°57'E	260	2011	—	270	15	Trypodor
Lazec (CZ)	48°50'N, 14°17'E	800	2011	—	21	—	XL Ecolure
Lipusz (PL)	54°14'N, 17°47'E	170	2011	—	28	—	Trypodor
Otín (CZ)	49°16'N, 15°33'E	590	2011	—	16	—	XL Ecolure
Staré Hamry (CZ)	49°28'N, 18°24'E	525	2011	—	42	—	XL Ecolure
Tichá (CZ)	48°38'N, 14°33'E	750	2010	—	12	—	XL Ecolure
Węgierska Górka I. (PL)	49°32'N, 19°11'E	860	2011	—	66	13	Trypodor
Węgierska Górka II. (PL)	49°32'N, 19°14'E	1100	2011	—	325	10	Trypodor

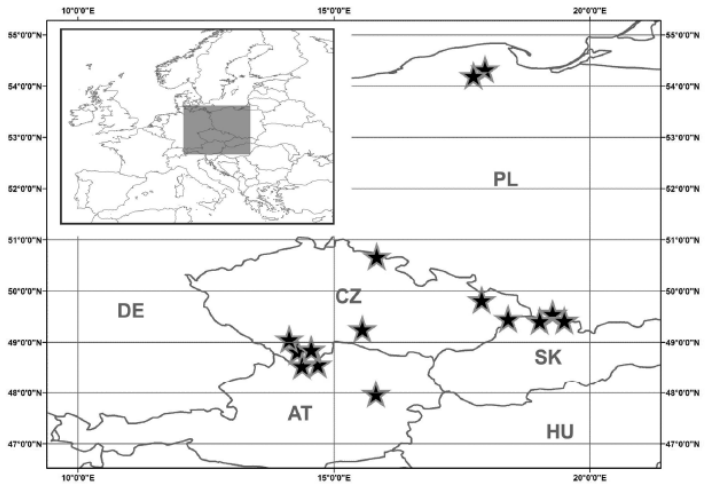


Fig. 1. Map of study localities in 1998, 2010, and 2011.

Brought to you by | Czech University of Life Sciences
Authenticated 203
Download Date | 4/14/18 5:21 PM

Each beetle was dissected by removing the whole gut together with parts of the muscles, the fat body, Malpighian tubules, and ovaries or testes (Wegensteiner et al. 1996). The dissected tissue was then inspected with a light microscope at 40 to 400× magnification.

3. Results

In total, 2,439 *T. lineatum*, 171 *T. domesticum*, and 17 *T. laeve* beetles were trapped and examined (Table 1).

In *T. laeve*, parasites were found in only two of the 17 specimens. Again, nematodes in both cases, were located in the intestines of specimens from Hněvanov.

In *T. domesticum*, parasites were found in only two of the 117 specimens. Once again, nematodes were the only parasites detected; nematodes were found in one male from Jeleśnia and in one female from Węgierska Górka I.

In *T. lineatum*, nematodes were the main parasites detected. They were detected in *T. lineatum* from eight of the 15 localities, and the average (± SE) parasitisation level was 8.1 ± 4.7%. One *T. lineatum* beetle had *Chytridiopsis* sp. in the cells of its midgut epithelium, and two beetles had *Gregarina* sp. in their midgut lumina (Table 2). No other parasites were found in *T. lineatum* specimens.

Table 2. The percentage of *Trypodendron lineatum* specimens at the 15 localities with parasites.

Localities	Nematodes	*Chytridiopsis* sp.	*Gregarina* sp.	Number of specimens examined
		[%]		
Dubová (CZ)	—	—	—	20
Hainfeld/Ramsau (A)	—	3.4	6.9	31
Hněvanov (CZ)	12.0	—	—	17
Horní Maršov (CZ)	—	—	—	208
Hradec nad Moravicí (CZ)	—	—	—	1,220
Jaronín (CZ)	—	—	—	2
Jeleśnia (PL)	3.1	—	—	161
Kartuzy (PL)	—	—	—	270
Lazec (CZ)	4.8	—	—	21
Lipusz (PL)	7.1	—	—	28
Otín (CZ)	11.1	—	—	16
Staré Hamry (CZ)	—	—	—	42
Tichá (CZ)	16.7	—	—	12
Węgierska Górka I. (PL)	1.5	—	—	66
Węgierska Górka II. (PL)	8.3	—	—	325

4. Discussion

Bark beetles include highly aggressive tree-killers, facultative colonizers of weak or recently killed trees, less-aggressive consumers of living trees, and saprophagous exploiters of dead trees (Paine et al. 1997). As is true for many insects with microbial symbionts (Martin 1987), bark beetles feed in nutritionally poor substrates including woody tissues, bark, and phloem, fruits, and the pith of twigs. Associations with fungi are apparently universal within this group, and many species have specialized structures, termed mycangia, for the transport of fungi (Wood 1982).

Ambrosia beetles represent the most advanced of such associations, and this specialization has allowed them to exploit the three-dimensional niche of xylem and not to be limited to the essentially two-dimensional niche of inner bark, where competition with other phloeophagous organisms may be fierce (Lindgren & Raffa 2013). *Trypodendron* spp. are included among ambrosia beetles because the brood in the chambers along the galleries feed on a cultivated ambrosia fungus. Adults bore into dead trees and winter-felled logs and introduce "ambrosia" fungi upon which they and their larvae feed (Borden 1988). Infestation density is indicated by the number of penetration holes in the host, and *T. linetaum* can produce almost 400 entrance holes/m^2 (Borkowski & Skrzecz 2016).

The genus *Trypodendron* includes 14 species (Robideau et al. 2015) that differ in the amount of damage they cause to host trees, as well as in geographic distribution and host range. The most economically important species *T. lineatum* commonly attacks coniferous trees. On the contrary, *T. domesticum* is usually found in deciduous forest (Salom & McLean 1990; Petercord 2006; Humble 2009). It was therefore not surprising that, in the current study, *T. lineatum* was the most abundant and most common of these beetles, followed by *T. domesticum* and *T. laeve*.

In bark beetle genera other than *Trypodendron*, larvae and offspring beetles can feed in the gallery formed by the parent and also in the galleries formed by neighbouring beetles because the galleries could interconnect. This facilitates the horizontal transfer of pathogens that are spread perorally via pathogen-loaded faeces (for pathogens localized in the intestine, including *C. typographi* and *G. typographi*) and of those that are transmitted after the death of the host [for pathogens localized in the fat body, such as *Mattesia schwenkei* (Purrini, 1977)]. Infection levels by these pathogen species are influenced by beetle population density (Wegensteiner & Weiser 1996). In contrast, the gallery systems of *Trypodendron* species don't interconnect, and offspring larvae only feed on fungi in their own galleries. This may explain why nematodes were the dominant parasite at some localities and why levels of infection were very low in the current study relative to those reported for *Ips* spp. (Grucmanová & Holuša 2013; Grucmanová et al. 2014, 2016).

The low rate of parasitism documented in the current study may also be explained by monogamy of *Trypodendron* spp. Females initiate the attack and are joined by a single male. Although the *Trypodendron* male remains with the female in the gallery and helps the female clean the gallery (McIntosh 1994), only one pair of beetles is in close contact per gallery. In polygamous species, like *Ips* spp., the male initiates the attack, generally by excavating a nuptial chamber, and mates with several females (Raffa et al. 2015). This increases parasite transmission and infection levels in the population (Lukášová & Holuša 2011).

Other than nematodes, only two pathogens were found in the current study: a *Chytridiopsis* sp. and a gregarine *Gregarina* cf. *typographi* commonly occur in the midgut of a number of representatives of the Scolytinae subfamily, and their infection level varies greatly among sites (Takov et al. 2007; Holuša et al. 2009; Takov et al. 2010). *Chytridiopsis typographi* [(Weiser, 1954) Weiser, 1970] also occurs in many species of bark beetles (Haidler 1998; Händel et al. 2001) and is apparently a non-specific pathogen in the intestine of a number of pests in coniferous stands (Wegensteiner 2004). The *G.* cf. *typographi* infection level varies greatly

Brought to you by | Czech University of Life Sciences
Authenticated
Download Date | 4/14/18 5:21 PM

(Holuša et al. 2009; Wegensteiner et al. 2010). Because molecular and morphological data were lacking or limited in the current study, we presented both pathogens only as *Chytridiopsis* sp. and *Gregarina* sp.

5. Conclusion

The current study documents very low infection levels by pathogens and nematodes of the ambrosia beetles *T. lineatum*, *T. laeve*, and *T. domesticum*. We suspect that the low infection levels result from the monogamy and feeding behaviour of *Trypodendron* species. These ambrosia beetles feed on fungi in galleries that do not connect with the galleries of conspecifics; this reduces contact and therefore the probability of horizontal transmission.

Acknowledgements

We thank the Austrian Federal Forest Company (ÖBf), the Tyrolean federal state forest protection officer Dipl. Ing. Christian Schwaninger (Tyrol, Austria). This research was supported by project B05/16 from the Internal Grant Agency of Czech University of Life Sciences Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, and project of the National Agency for Agriculture Research of the Czech Republic No. QJ1220317. The authors thank Dr. Bruce Jaffee (USA) for linguistic and editorial improvements.

References

Borden, J., 1988: The striped ambrosia beetle. Dynamics of forest insect populations. Patterns, causes, implications. A. Berryman, Plenum Press, p. 579–596.

Borkowski, A., Skrzecz, I., 2016: Ecological segregation of bark beetle (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) infested Scots pine. Ecological Research, 31:135–144.

Carrillo, D., Duncan, R. E., Ploetz, J. N., Campbell, A. F., Ploetz, R. C., Peña, J. E., 2014: Lateral transfer of a phytopathogenic symbiont among native and exotic ambrosia beetles. Plant Path, 63:54–62.

Christiansen, E., Bakke, A., 1988: The spruce bark beetle of Eurasia. Dynamics of Forest Insect Populations. Plenum Press, New York, p. 479–503.

Daisie, 2009: Handbook of alien species in Europe. Springer, Dordrecht, 387 p.

De Fine Licht, H. H., Biedermann, P. H. W., 2012: Patterns of functional enzyme activity in fungus farming ambrosia beetles. Frontiers in Zoology, 9:13.

Evans, J. P., Scheffers, B. R., Hess, M., 2013: Effect of laurel wilt invasion on redbay populations in a maritime forest community. Biological Invasions, 16:1581–1588.

Freeman, S., Sharon, M., Maymon, M., Mendel, Z., Protasov, A., Aoki, T. et al., 2013: *Fusarium euwallaceae* sp. nov. – a symbiotic fungus of *Euwallacea* sp., an invasive ambrosia beetle in Israel and California. Mycologia, 105:1595–1606.

Grucmanová, Š., Holuša, J., 2013: Nematodes associated with bark beetles, with focus on the genus *Ips* (Coleoptera: Scolytinae) in Central Europe. Acta Zoologica Bulgarica, 65:547–556.

Grucmanová, Š., Holuša, J., Trombik, J., Lukášová, K., 2014: Large larch bark beetle *Ips cembrae* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in the Czech Republic: analysis of population development and catches in pheromone traps. Forestry Journal, 60:143–149.

Grucmanová, Š., Holuša, J., Čermák, V., Nermuť, J., 2016: Nematodes associated with *Ips cembrae* (Coleoptera: Curculionidae): comparison of generations, sexes and sampling methods. Journal of Applied Entomology, 140:395–403.

Haidler, B., 1998: Pathogene und Parasiten von Fichtenborkenkäfern in einem Fichtenbestand am Achner Kogel bei Tamsweg. (Diploma thesis), Formal- und Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Wien, 144 p.

Händel, U., Kenis, M., Wegensteiner, R., 2001: Untersuchungen zum Vorkommen von Pathogenen und Parasiten in Populationen überwinternder Fichtenborkenkäfer (Col., Scolytidae). Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie, 13:423–428.

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., Lukášová, K., Wegensteiner, R., Grodzki, W., Pernek, M., Weiser, J., 2013: Pathogens of the bark beetle *Ips cembrae*: microsporidia and gregarines also known from other *Ips* species. Journal of Applied Entomology, 137:181–187.

Hulcr, J., Dunn, R. R., 2011: The sudden emergence of pathogenicity in insect-fungus symbioses threatens naive forest ecosystems. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences, 278:2866–2873.

Humble, L. M., 2009: Distinguishing native and non-indigenous *Trypodendron* species in surveillance trap captures. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Victoria, BC: 3.

Kirschner, R., 2001: Diversity of filamentous fungi in bark beetle galleries in Central Europe. In: Trichomycetes and Other Fungal Groups: Professor Robert W. Lichtwardt Commemoration Volume, Science Publishers, Inc., Enfield (NH), USA: 175–196.

Kirkendall, L. R., Faccoli, M., 2010: Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae, Platypodinae) alien to Europe. ZooKeys, 56:227–251.

Knížek, M., 2011: Scolytinae. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Apollo Books, Stenstrup, 7:204–251.

Kühnholz, S., Borden, J.H., Uzunovic, A., 2001: Secondary ambrosia beetles in apparently healthy trees: adaptations, potential causes and suggested research. Integrated Pest Management Reviews, 6:209–219.

Lindgren, B.S., Raffa, K.F., 2013: Evolution of tree killing in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae): trade-offs between the maddening crowds and a sticky situation. The Canadian Entomologist, 145:471–495.

Lukášová, K., Holuša, J., 2011: *Gregarina typographi* (Eugregarinorida: Gregarinidae) in the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Curculionidae): changes in infection level in the breeding system. Acta Protozoologica, 50:311–318.

Lukášová, K., Holuša, J., 2012: Patogeny lýkožroutů rodu *Ips* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): review. Zprávy lesnického výzkumu, 57:160–164.

Lukášová, K., Holuša, J., Turčáni, M., 2013: Pathogens of *Ips amitinus*: new species and comparison with *Ips typographus*. Journal of Applied Entomology, 137:188–196.

Lukášová, K., Knížek, M., Holuša, J., Čejka, M., Kacprzyk, M., 2012: Is the bark beetle *Trypodendron laeve* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) an alien pest in the Czech Republic and Poland? Polish Journal of Ecology, 60:789–795.

Lysenko, O., 1959: Report on diagnosis of bacteria isolated from insects (1954–1958). Entomophaga, 4:15–22.

Magema, N., Verstraeten, C., Gaspar, C., 1981: Les ennemis naturels du Scolyte *Trypodendron lineatum* (Olivier, 1795) (Coleoptera, Scolytidae) dans la forest de Hazeilles et des Epioux. Annales de la Société royale zoologique de Belgique, 111:89–95.

Brought to you by | Czech University of Life Sciences
Authenticated 205
Download Date | 4/14/18 5:21 PM

Martikainen, P., 2000: Flight period and ecology of *Trypodendron proximum* (Niijima) (Col., Scolytidae) in Finland. Journal of Applied Entomology, 124:57–62.

Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P., 1996: Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions: a comparison between Finnish and Russian Karelia. Journal of Applied Entomology, 120:257–264.

Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P., Rauh, J., 1999: Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old growth boreal forests in southern Finland. Forest Ecology and Management, 116:233–245.

Martin, M. M., 1987: Invertebrate microbial interactions: ingested fungal enzymes in arthropod biology. Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY: 176.

Massoumi Alamouti, S., Tsui, C. K. M., Breuil, C., 2009: Multigene phylogeny of filamentous ambrosia fungi associated with ambrosia and bark beetles. Mycological Research, 113:822–835.

McIntosh, R. L., 1994: Dispersal and development of the striped ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (Oliv.) in industrial sorting and storage areas. MSc. Thesis. The University of British Coloumbia. Vancouver, British Columbia, 145 p.

Muona, J., 1994: Tarkennuksia eraiden kuoriaislajien esiintymiseen Suomessa ja Venajan Karjalassa (Coleoptera). Sahlbergia, 1:7–10.

Novák, V., 1960: Přirození nepřátelé a nemoci dřevokaze čárkovaného *Trypodendron lineatum* Oliv. Zoologické listy – Folia Zoologica, 9:309–322.

Novák, V., Samsinsakova, A., 1962: Les essais d'aplication du champignon parasite *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. dans la lutte contre les parasites en agriculture et sylviculture en CSSR. Colloques Internationaux de Pathologique des Insectes, Paris, p. 133–135.

Paine, T. D., Raffa, K. F., Harrington, T. C., 1997: Interactions among scolytids bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. Annual Review of Entomology, 42:179–206.

Petercord, R., 2006: Flight period of the broad-leaved ambrosia beetle *Trypodendron domesticum* L. in Luxembourg and Rhineland-Palatinate between 2002 and 2005. IUFRO Working Party 7.03.10. Proceedings of the Workshop 2006, Gmunden/Austria, p. 213–218.

Pražák, R., 1988: Die Wirkung des insektenpathogenen Pilzes *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Auf den Gestreiften Nutzholzborkenkäfer *Trypodendron lineatum* Oliv (Coleoptera: Scolytidae). (PhD thesis), Universität für Bodenkultur Wien.

Pražak, R., 1991: Studies on direct infection of *Trypodendron lineatum* Oliv. With *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Journal of Applied Entomology, 111:431–441.

Pražak, R., 1997: Laboratory Evaluation of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. (Deuteromycotina: Hyphomycetes) against *Trypodendron lineatum* Oliv. (Coleoptera: Scolitidae). Zeitschrift fur Pflankrankheiten und Pflanschutz - Journal of Plant Diseases and Protection, 104:459–465.

Purrini, K., Ormiéres, R., 1981: On three new sporozoan parasites of bark beetles (Scolytidae, Coleoptera). Zeitschrift für angewandte Entomologie, 91:67–74.

Raffa, K. F., Aukema, B., Bentz, B., Carroll, A. L., Hicke, J. A., Kolb, T. E., 2015: Responses of tree-killing bark beetles to a changing climate. CABBI 2015, p. 173–201.

Robideau, G. P., Foottit, R. G., Humble L. M, Noseworthy, M. K., Wu, T.,. Bilodeau, G. J., 2015: Real-time PCR identification of the ambrosia beetles, *Trypodendron domesticum* (L.) and *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Coleoptera: Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 140:299–307.

Salom, S. M., McLean, J. A., 1990: Flight and landing behavior of *Trypodendron lineatum* (Coleoptera: Scolytidae) in response to different semiochemicals. Journal of Chemical Ecology, 16:2589–2604.

Suh, J., Rivest, A. J., Nakashiba, T., Tominaga, T., Tonegawa, S., 2011: Entorhinal cortex layer III input to the hippocampus is crucial for temporal association memory. Science, 334:1415–1420.

Takov, D., Doychev, D., Wegensteiner, R., Pilarska, D., 2007: Study on the pathogens of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) from different coniferous stands in Bulgaria. Acta Zoologica Bulgarica, 59:87–96.

Takov, D., Pilarska, D., Wegensteiner, R., 2010: List of protozoan and microsporidian pathogens of economically important bark beetle species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Europe. Acta Zoologica Bulgarica, 62:201–209.

Wegensteiner, R., 2004: Pathogens in bark beetles. Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a Synthesis, Kluwer, Dordrecht: 291–313.

Wegensteiner, R., Weiser, J., 1996: Occurrence of *Chytridiopsis typographi* (Microspora, Chytridiopsida) in *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) field population and in a laboratory stock. Journal of Applied Entomology, 120:595–602.

Wegensteiner, R., Weiser, J., Führer, E., 1996: Observations on the occurrence of pathogens in the bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae). Journal of Applied Entomology, 120:199–204.

Wegensteiner, R., Dedryver, C. A., Pierre, J. S., 2010: The comparative prevalence and demographic impact of two pathogens in swarming *Ips typographus* adults: a quantitative analysis of long term trapping data. Agricultural and Forest Entomology, 12:49–57.

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.

Wood, S. L., 1982: The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. Great Basin Naturalist Memoirs, 6:1–1359.

Brought to you by | Czech University of Life Sciences
Authenticated
Download Date | 4/14/18 5:21 PM