

akutní toxicity vody uniknout. A jakékoli umělé zarybňování nepřichází v I. zóně národního parku nebo v národní přírodní rezervaci v úvahu.

Další vývoj

V dlouhodobé perspektivě jezera ovlivňuje zejména kyselá depozice, k níž se v poslední dekádě připojila těžba nebo odumírání dospělého lesa gradací lýkožrouta. Zatímco působení kyselé depozice bude i při jejím současném příznivém trendu odeznívat ještě desítky let, vliv poškozovacího stromového patra pravděpodobně odezní během další dekády. V krátkodobé perspektivě zatím naše výsledky naznačují relativně malý rozdíl mezi dopadem umělého odlesnění, nebo bezzásahové kůrovcové gradace. V dlouhodobé perspektivě ale lesnický zásah a odvoz biomasy z povodí vytváří předpoklady k horšímu průběhu regenerace – půdy jsou více vystaveny světlu a teplotním extrémům, více narušeny pojezdem těžké techniky a ochuzeny o odvezené živiny, včetně bazických kationtů nezbytných pro další růst lesa i k neutralizaci kyselých půdních vod; regenerace lesa bude určitě pomalejší.

Atmosférická depozice síry je dnes velmi nízká, hodnoty mezi 3–5 kg/ha/rok se zřejmě nebudou nadále snižovat, protože to technicky již téměř není možné. Hodnoty u dusíku nejspíš také příliš neklesnou, protože dva nejdůležitější zdroje – doprava a zemědělství – jsou na setrvalé úrovni a snahy o další snížení emisí narážejí na omezování současného způsobu života evropské společnosti. I politická ochota je v tomto poměrně nízká, protože současná situace nezpůsobuje žádné celospolečensky problematické a viditelné důsledky, jakými bylo odumírání lesů a acidifikace jezer zapříčiněné imisemi síry v 60. až 90. letech 20. stol. Dusík vyvolává pomalejší a pro laiky méně viditelné změny ekosystémů, které se projevují především změnou biodiverzity a jen v extrémních případech (a těmi jsou šumavská jezera) se depozice dusíku odrazí i v acidifikaci vod. Šumavská jezera tedy zřejmě čeká pozvolná regenerace, která by se postupně více než změnou chemických vlastností měla projevit alespoň v částečném návratu některých vymizelých druhů živočichů a rostlin. Je ale obtížné v tuto chvíli dělat konkrétní prognózy, kdy se

kteří druh znovu objeví. Významnou překážkou je rovněž omezená schopnost šíření některých druhů na poměrně velké vzdálenosti, jaké mezi jezery existují. Je možné, že se ryby vrátí do některého z menších jezer (nejnadějněji vypadá Laka) nejdříve v příštím desetiletí. Návrat bentosu a zooplanktonu je ale pravděpodobnější i v kratším čase.

Dlouhodobé monitorování se provádí v rámci výzkumného záměru České geologické služby (MŽP 0002579801), Centra excellence EU CzechGlobe – Centrum pro studium dopadů globální změny klimatu, Reg. No. CZ.1.05/1.1.00/02.0073 a projektu GA ČR č. P504–12–1218.

Kompletní obrazová příloha (grafy a tabulky nezařazené z prostorových důvodů do textu) je uvedena na webové stránce Živy.

Kolektiv spoluautorů: Filip Oulehle, Tomáš Chuman, Jiří Kopáček, Jaroslav Vrba, Martina Čtvrtlíková a Vladimír Majer

Petr Doležal

Jak se žije v lese (smrkovém) – kapitoly ze života lýkožrouta smrkového

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je v současnosti jedním z ekonomicky nejvýznamnějších „škůdců“ produkčních smrkových porostů v Eurasii a následky kůrovcových gradací jsou v krajině patrné po desetiletí. Bez ohledu na ohlas, kterého se mu v posledních letech dostává v souvislosti s přemnožením na území NP Šumava, je však přirozenou součástí lesních ekosystémů (o gradacích lýkožrouta a o dynamice a obnově horských smrčín bližší v článcích na str. 231–233, 213–216 a 216–219 tohoto čísla Živy). Některé aspekty biologie druhu jsou navíc nesmírně zajímavé a navzdory pozornosti, která je mu věnována, nejsou dostatečně prostudovány.

Taxonomie a zoogeografie

Lýkožrout smrkový je jedním ze 110 skupin podčeledi kůrovcovitých (*Scolytinae*), s nimiž se můžeme setkat v České republice. Původně byli kůrovci řazeni do samostatné čeledi, nyní se však považují za vysoce specializované „nosatce bez nosu“ a řadí se tedy do čeledi nosatcovitých (*Curculionidae*). Rod *Ips*, do něhož lýkožrout smrkový náleží, je u nás zastoupen dalšími pěti druhy: lýkožrout vrcholkový (*I. acuminatus*) a l. borový (*I. sexdentatus*) na borovici (*Pinus*), l. modřínový (*I. cembrae*) na modřínu (*Larix*), l. menší (*I. amitinus*) a l. severský (*I. duplicatus*) na

smrku (*Picea*). Vesměs jde o velmi běžné druhy. Ve starší literatuře se můžeme setkat s odlišným označením rodu jako např. *Dermestes*, *Bostrichus*, případně *Tomicus*, od konce 19. stol. se však ustálilo používání jména *Ips*. Obdobně i v českém jazyce se vyvíjelo od nejstaršího korovec, kůrovec a lýkohub až ke dnes používanému názvu lýkožrout.

Tento druh patří v Eurasii mezi nejvýznamnější hospodářské „škůdce“ kulturních porostů s převahou smrku, zejména pro svou schopnost rychle se namnožit v příhodných potravních a klimatických podmínkách. Geografický areál vymezuje



1 Dospělec lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) – jeho průměrná velikost je 4–5 mm

na západě Francie, severní hranice rozšíření zasahuje do Norska, Švédska a Finska (až přibližně do 66° severní šířky), na jihu sahá do severní Itálie, Bulharska a země bývalé Jugoslávie, na východě pak přes Kavkaz a Sibiř až do Číny. V Evropě je hlavní hostitelskou dřevinou smrk ztepilý (*Picea abies*), i když jsou zdokumentovány případy, kdy žir a vývoj lýkožrouta probíhal v jedlích (*Abies*), borovicích a modříněch. V severovýchodní části areálu napadá rovněž smrk sibiřský (*P. obovata*) a smrk východní (*P. orientalis*). Geograficky izolovaná asijská forma *I. typographus* f. *japonicus* (popsaná jako samostatný druh, ale často považovaná jen za synonymum lýkožrouta smrkového) se zaměřuje na smrk ajanský (*P. jezoensis*).

Životní cyklus

Jako první nalétávají na stromy samečci. Teprve po 2–4 dnech, během nichž vyhledávají tzv. snubní komůrku, přilétají samičky.

Na jednoho samečka připadnou zpravidla 1–3 samičky. Po spáření hlodá každá z nich svou matečnou chodbu a do zářezů po stranách klade jednotlivá vajíčka. Během života samička naklade 100–150 vajíček, v průměru 30–50 kusů na jeden ovariální cyklus. Hlodání matečné chodby a kladení vajíček zabere obvykle 7–10 dní. Po 6–18 dnech se líhnou larvy, jejichž vývoj může trvat v optimálních podmínkách 7 dní, v nepříznivých až 50 dní. Období kukly představuje v průměru 8 dní. Vylíhli brouci jsou zpočátku bílí, postupně žlutnou, dále tmavnou a pohlavně dozrávají. Přitom prodělávají tzv. zralostní žír, a to buď přímo v místě vylíhnutí, anebo po přeletu na jiné, náhradní místo. Tato fáze trvá obvykle 2–3 týdny. Celkový vývoj od zavrtání rodičovského samce až po ukončení zralostního žíru mladých brouků probíhá za normálních podmínek 6–10 týdnů.

Lýkožrout smrkový má v našich podmínkách v nižších polohách nejčastěji dvě dceřiné generace do roka, ve vyšších polohách pouze jednu. Příznivé počasí (především teplé a bez srážek) během jarních a letních měsíců může způsobit časnější počátek rojení a významně urychlit vývoj nedospělých stadií, takže výjimečně se můžeme setkat s jednou generací navíc. Jarní rojení začíná ve středních a nižších polohách většinou na přelomu dubna a května, v horských oblastech to může být i o měsíc později v závislosti na průběhu teplot a nadmořské výšce. Letní rojení lze sledovat zhruba od poloviny června do počátku srpna. Případně třetí rojení následuje za abnormálně příznivých teplot na konci srpna až počátku září; vývoj generace založené v této době však zůstává v daném roce zpravidla nedokončen. Mimo to se u lýkožrouta smrkového můžeme setkat s fenoménem tzv. sesterských přeletů. Tímto termínem se označuje přelet již dříve oplozených a částečně vykladených samic na jiný strom, kde po prodělání tzv. regeneračního žíru pokračují v kladení, aniž by se nutně znovu pářily. Požerek sesterské samice lze rozpoznat podle absence snubní komůrky (obr. 3). Sesterské rojení bylo pozorováno u všech generací a následuje přibližně 2–3 týdny po základním rojení. Literární údaje odhadující procento přeletujících samic se různí, uvádí se rozptyl od 10 % do 90 % samiček. Podle vlastních pozorování odpovídají sesterská přerojení ovariálním cyklům samic a minimálně první přelet prodělává až 100 % jedinců.

Až se zima zeptá...

Lýkožrout smrkový může zimovat jako larva, kukla nebo dospělec, v závislosti na průběhu letního nebo podzimního počasí. Vývoj larev pokračuje i za teplot kolem 5–10 °C. Zde je třeba říci, že se teploty v lýku mohou vlivem dopadajícího slunečního záření poměrně významně lišit od teplot vzduchu – nedospělá stadia se tak mohou postupně vyvíjet až do zimních měsíců, pokud nedojde kvůli dlouhotrvajícím nízkým teplotám k jejich úhynu. V důsledku toho je při začátku jarního rojení většina jedinců ve stadiu dospělce. Část zimuje v hrabance, někteří pod kůrou, kde se vylíhli, případně po přerojení pod kůrou v místě náhradního žíru.



Na konci léta vyvolá zkrácení délky dne ke kritické hodnotě (u lýkožrouta smrkového přibližně 14,5 hodin, což v našich podmínkách odpovídá zhruba polovině srpna) a pokles nočních teplot u většiny dospělců postupný přechod do stavu imaginální diapauzy. Její nástup je hormonálně řízen a zahrnuje nejrůznější symptomy od změn chování až po změny exprese genů. Navenek se imaginální diapauza projevuje omezením letové aktivity (dobře patrné z monitorování odchytů ve feromonových lapáčcích; např. Wermelinger a kol. v r. 2012 uvádí, že koncem léta vyletuje již zhruba jen 10–36 % dospělců), zastavením rozmnožování, intenzivnějším žírem, hromaděním rezerv energie (především ve formě tuků a glykogenu), jejichž celkový obsah je ve srovnání s lýkožrouty z července přibližně třikrát vyšší a mohou tak tvořit jednu desetinu až pětinu (!) suché hmotnosti těla. Později stoupá i koncentrace látek zabraňujících zmrznutí (kryoprotektorantů). Jejich funkci lze zjednodušeně přirovnat k nemrznoucím kapalinám do chladicích automobilů. U lýkožrouta smrkového bylo obdobných sloučenin zatím identifikováno několik desítek. Podle vlastních měření (Košťál a kol. 2011) přežívají lýkožrouti v počátečních fázích diapauzy teploty kolem -10 až -12 °C, později i více než -20 °C (naměřené minimum bylo -26,9 °C). U jedinců ze skandinávských populací byly zaznamenány hodnoty kolem -33 °C (Annala 1969). Před jarním rojením se schopnost přežití nízkých teplot významně snižuje. K ukončení diapauzy dochází v prosinci a přezimující brouci přejdou do stavu tzv. post-diapauzní kviescence (klidu), při níž v závislosti na teplotě pokračují v příjmu potravy, postupně obnovují hrudní létací svaly, začínají se vyvíjet i pohlavní orgány. Od poloviny února (přesné časování závisí na teplotách) je možno brouky považovat za zcela připravené pro nadcházející sezonu. Po přesunu do uměle indukovaných teplotně příznivých podmínek vyletují a rozmnožují se bez ohledu na délku dne.

Pokles letové aktivity na konci vegetační sezony není způsoben jen změnou cho-



2 Požerek lýkožrouta smrkového.

Uprostřed je patrná rozšířená snubní komůrka, v níž se brouci páří. Od ní paralelně s osou kmene vedou mateřské chodby, na které kolmo navazují larvální chodby (na obr. narušené prasklinou).

3 Sesterský požerek lýkožrouta smrkového po přeletu dříve oplozené a částečně vykladené samice na nový strom.

Na rozdíl od běžného požerku zde chybí snubní komůrka. Snímky P. Doležala

vání. U lýkožrouta smrkového dochází vlivem krátkého dne a nízkých teplot ke zmenšení objemu létacích svalů v hrudi. Jejich údržba v letuschopném stavu je poměrně náročná, takže atrofie během přezimování přináší významné úspory energie. Obdobně jsou u samic redukovány vaječníky, přičemž je rozdíl mezi starými rodičovskými brouky, kteří již prodělali jeden či více cyklů rozmnožování, a mladými, právě vyvinutými samicemi. U první jmenované skupiny jsou vaječníky redukovány a dochází např. ke zpětnému vstřebání bílkoviny vitelinu z již vyvinutých vajíček. U mladých samic se vývoj vajíček zcela zastaví v časně fázi. K obnovení vývoje samičích pohlavních orgánů dochází až počátkem následujícího roku.

Výše popsaná přizpůsobení vedoucí k úsporám energie mohou být významně narušena během nezvykle teplých zim. Dlouhodobé teploty nad bodem mrazu znamenají vyšší energetické výdaje, které sice mohou lýkožrouti vyrovnávat občasným žírem, ovšem limitující je stav lýka v místě přezimování. Pokud jde o lýkožrouty přezimující v hrabance, kteří nemají možnost energii doplňovat žírem, jsou následky mírné zimy vždy fatální. Podle vlastních pozorování přežívali lýkožrouti mnohem lépe dlouhodobě vystavení teplotám -5 °C a -10 °C než 5 °C (viz Košťál a kol. 2011). Přezimujícím lýkožroutům tak může mírná zima ublížit více než dlouhodobě nízké teploty, na něž jsou dobře adaptováni.

Použitou a doporučenou literaturu uvádíme na webové stránce Živý.