

**RAZŠIRJENOST TUJERODNEGA AMBROZIJSKEGA PODLUBNIKA
Xylosandrus germanus (Blandford, 1894) V SLOVENIJI IN NJEGOV VPLIV
NA GOZDNE EKOSISTEME**

Tine HAUPTMAN¹, Roman PAVLIN², Danijel BORKOVIČ³, Maja JURC⁴

¹⁻⁴Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Ljubljana

IZVLEČEK

Ambrozijske podlubnike (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) uvrščamo med najpomembnejše tujerodne invazivne organizme. Dober zgled je vrsta *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894), ki sicer izvira iz Vzhodne Azije, danes pa je razširjena tudi v večjem delu Severne Amerike in Evrope. V Sloveniji je bila vrsta prvič najdena leta 2000 na pravem kostanju (*Castanea sativa* Mill.) v bližini Solkana. Od leta 2008 naprej smo vrsto večkrat našli tudi v drugih predelih Slovenije, največkrat smo hrošče ujeli v pasti, namenjene spremljanju hroščev iz rodu *Monochamus*, zabeležili pa smo tudi nekaj zgledov napadenih dreves. Prvo večjo škodo smo zabeležili leta 2016, ko je vrsta napadla večje količine sveže posekanega lesa pri Lovrencu na Pohorju. V letih 2017 in 2018 smo z uporabo pasti z etanolom na več lokacijah po Sloveniji spremljali razširjenost in številčnost vrste. Rezultati naših raziskav kažejo, da je vrsta splošno razširjena v različnih gozdnih sestojih, in da predstavlja najštevilčnejšo vrsto ambrozijskih podlubnikov pri nas. V prispevku natančneje predstavljamo rezultate spremljanja vrste in razpravljamo o možnih vplivih, ki bi jih ta vrsta lahko imela na naše gozdne ekosisteme. Omenjene so tudi nekatere druge tujerodne vrste ambrozijskih podlubnikov, ki smo jih našli v sklopu istih raziskav.

Ključne besede: varstvo gozdov, *Xylosandrus germanus*, ambrozijski podlubniki, invazivne vrste, monitoring, pasti z etanolom, Slovenija

ABSTRACT

DISTRIBUTION OF NON-NATIVE AMBROSIA BARK BEETLE *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) IN SLOVENIA AND ITS IMPACT ON FOREST ECOSYSTEMS

Ambrosia bark beetles (Coleoptera: Curculionidae; Scolytinae) are one of the most important non-native invasive organisms. A good example is species *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894), an East Asian species, which is now widely spread in much of North America and Europe. In Slovenia, *X. germanus* was first time recorded in 2000. It was found on infested sweet chestnut tree (*Castanea sativa* Mill.) near Solkan. Since

¹ doc. dr., Večna pot 83, SI-1000 Ljubljana

² univ. dipl. inž. gozd., prav tam

³ dipl. inž. gozd., prav tam

⁴ prof. dr., prav tam

2008, the species began to appear also in other parts of Slovenia. It was often caught in traps intended for monitoring of *Monochamus* beetles, and in few cases, infestations of trees were also found. The first major damage was recorded in 2016 when the species attacked larger quantities of freshly harvested timber at Lovrenc na Pohorju. In different parts of Slovenia, monitoring of the species with ethanol-baited traps was conducted in 2017 and 2018. The results of our research show that the species is generally present in different forest stands, and that it has become a dominant ambrosia beetle species in our forests. In the article we will present more detailed results of the monitoring and discuss the impact that this species could have on our forest ecosystems. Mentioned are also some other alien ambrosia beetle species, we found within the same research.

Key words: Forest health, *Xylosandrus germanus*, Ambrosia beetles, Invasive species, Monitoring, Ethanol-baited traps, Slovenia

1 UVOD

Ambrozijski podlubniki (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) so hrošči, ki večinoma napadajo oslABLJENO drevje oziroma sveže posekan les. V napadenem lesu izdelujejo rovne sisteme, v katere v mikangijih zanašajo in omogočajo razrast različnih ambrozijskih gliv, ki jim predstavljajo glavni vir hrane. Ambrozijski podlubniki preživijo večino življenja zavrtani v les. Zaradi prikritega načina življenja je njihov napad včasih težko opaziti in so zato zlahka z lesenim pakirnim materialom ali drugimi lesnimi izdelki vneseni na nova območja po vsem svetu (Rassati in sod., 2016). Za veliko vrst je značilno haplodiploidno določanje spola, parjenje v sorodstvu in zelo širok nabor gostiteljskih rastlin. Vse te lastnosti omogočajo, da se majhne začetne populacije v novem okolju uspešno naselijo in razširijo (Kirkendall, 1983), in prav zato ambrozijske podlubnike uvrščamo med najpomembnejše tujerodne invazivne organizme (Kirkendall in Faccoli, 2010).

Vrsta *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894), izvira iz Vzhodne Azije (Kirkendall in Faccoli, 2010). V Evropi je bila prvič najdena leta 1952 v Nemčiji (Groschke, 1953). Vrsta se kasneje, predvsem po letu 1980, hitro širila po Evropi in je danes prisotna v 21 evropskih državah (Galko in sod., 2019). V Sloveniji smo vrsto prvič odkrili leta 2000 v bližini Solkana pri Novi Gorici na pravem kostanju (*Castanea sativa* Mill.) (Jurc in sod., 2010). Od leta 2008 naprej smo vrsto večkrat našli tudi v drugih predelih Slovenije, večinoma smo hrošče *X. germanus* ujeli v pasti, namenjene spremljanju hroščev iz rodu *Monochamus* (lokacije Brdo pri Kranju, Bitnje pri Kranju, Podpeč). V naravnem rezervatu Mali plac na Ljubljanskem barju smo odkrili napad na treh drevesih navadne jelke (*Abies alba* Mill.), na lokacijah Anovec pri Krškem in Ajševica pri Novi Gorici pa smo vrsto ponovno našli na pravem kostanju (Jurc in sod., 2010; Jurc in sod., 2012). Prvo večjo škodo smo zabeležili leta 2016, ko je vrsta napadla večje količine sveže posekanega lesa pri Lovrencu na Pohorju (Hauptman in sod., 2018). *X. germanus* je izrazit polifag, saj je znanih več kot dvesto gostiteljskih rastlin. V Sloveniji smo vrsto doslej odkrili na pravem kostanju, navadni jelki, navadni smreki (*Picea abies* (L.) H. Karst), rdečem boru (*Pinus sylvestris* L.), bukvi (*Fagus sylvatica* L.) in gradnu (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) (Hauptman in sod., 2018).

X. germanus v Severni Ameriki velja za enega najpomembnejših škodljivcev v gozdnih in okrasnih drevesnicah (Ranger in sod., 2016). V Evropi velja za sekundarno vrsto, ki praviloma napada oslabiljeno drevje oziroma sveže posekan les (Henin in Versteirt, 2004; Lakatos in Kajimura, 2007). Veliko škodo lahko povzroči v gozdovih, ki so jih prizadele naravne ujme. V nekaterih predelih Evrope je *X. germanus* že med najštevilčnejšimi vrstami podlubnikov in bi po predvidevanjih lahko negativno vplival na avtohtone vrste podlubnikov (Henin in Versteirt, 2004).

2 RAZISKAVE RAZŠIRJENOSTI IN ŠTEVILČNOSTI VRSTE *X. germanus* V SLOVENIJI

Škoda, ki jo *X. germanus* leta 2016 povzročil na Pohorju, je sprožila raziskave razširjenosti in številčnosti vrste v Sloveniji. Najbolj obširna raziskava je potekala leta 2017 v osrednjem delu Slovenije, in sicer v 19 različnih gozdnih sestojih, na območju krajevnih enot ZGS Ljubljana, Domžale, Škofljica in Vrhnika (Hauptman in sod., 2019a). Križne cevne pasti (WitaPrall IntPt, Witasek, Nemčija) z etanolom so bile postavljene v sestojih, kjer so med drevesnimi vrstami prevladovala bukev (*F. sylvatica*), graden (*Q. petraea*) oziroma navadna jelka (*A. alba*). Spremljanje je potekalo od 10. marca do 3. novembra, ulovili pa smo 11 različnih ambrozijskih hroščev (preglednica 1). V ulovu je močno prevladovala prav vrsta *X. germanus*, ki je predstavljala 71,8 % celotnega ulova ambrozijskih podlubnikov in 65,4 % celotnega ulova hroščev. Vrsta je bila ujeta na vseh 19 lokacijah, najštevilčnejša je bila na vseh, razen eni. Najštevilčnejša avtohtona vrsta je bila *Xyleborinus saxesenii* (Ratzburg, 1937), sledile so vrste *Xyleborus monographus* (Fabricius, 1792), *Anisandrus dispar* (Fabricius, 1792), *Trypodendron domesticum* (Linnaeus, 1758) in *Trypodendron signatum* (Linnaeus, 1758). Ulov slednjih dveh vrst bi bil najverjetneje nekoliko večji, če bi s spremljanje začeli prej, saj smo na nekaterih lokacijah zamudili začetek rojenja.

Preglednica 1: Ulov ambrozijskih podlubnikov v pasti z etanolom v 19 različnih gozdnih sestojih v širši okolici Ljubljane. Tujerodne vrste so zapisane v krepkem tisku.

Vrsta	Število lokacij	Skupno število osebkov	Delež v ulovu (%)
<i>Xylosandrus germanus</i>	19	67592	71,83
<i>Xyleborinus saxesenii</i>	19	18825	20,00
<i>Xyleborus monographus</i>	14	3385	3,60
<i>Anisandrus dispar</i>	19	2336	2,48
<i>Trypodendron domesticum</i>	17	1127	1,20
<i>Trypodendron signatum</i>	19	558	0,59
<i>Xyleborus dryographus</i>	11	208	0,22
<i>Trypodendron lineatum</i>	6	59	0,06
<i>Gnathotrichus materiarius</i>	4	12	0,01
<i>Xyleborus cryptographus</i>	1	1	0,00
<i>Xyleborinus attenuatus</i>	1	1	0,00
SKUPAJ		94104	100

V ulovu smo odkrili še dve tujerodni vrsti, in sicer *Gnathotrichus materiarius* (Fitch, 1858) in *Xyleborinus attenuatus* (Blandford, 1894). *G. materiarius* je severnoameriška vrsta, ki je bila v Sloveniji prvič najdena leta 2004. Podobno kot *X. germanus*, smo tudi to vrsto večkrat odkrili v pasteh, namenjenih spremljanju hroščev iz rodu *Monochamus* (Jurc in sod., 2012), škod, ki bi jih ta vrsta povzročila v naših gozdovih, pa še nismo zabeležili. Ulovljen osebek azijske vrste *X. attenuatus* po naših podatkih predstavlja prvo najdbo te vrste v Sloveniji. V Evropi je bila prvič najdena leta 1987, njena razširjenost pa zaradi podobnosti s sorodno vrsto *X. saxeseni* ni povsem jasna (Knižek, 1988; Björklund in Boberg 2017a).

Ulov vrste *X. germanus* je bil sicer največji v bukovih sestojih, vendar statistično značilnih razlik v ulovu vrste med različnimi sestoji (bukev, graden, navadna jelka) nismo ugotovili. Ker izbrani sestoji ležijo na različnih nadmorskih višinah (med 303 in 941 m.n.v.), smo preverili tudi vertikalno razširjenost vrste. Tudi v tem primeru statistično značilnih razlik v ulovu med različnimi nadmorskimi pasovi (< 450 m.n.v., 450 – 600 m.n.v., > 700 m.n.v.) ni bilo, ulov pa je bil sicer največji na srednjih nadmorskih višinah. V najvišje ležečo past se je ulovilo še relativno veliko osebkov (2060), zato predvidevamo, da se vrsta pri nas pojavlja še nekoliko višje, vendar bo razširjenost na višjih nadmorskih višinah potrebno še raziskati.

Tudi v raziskavi na Slovaškem (Galko in sod., 2019) so ugotovili, da tip gozda (raziskava je potekala v hrastovih, bukovih in smrekovih sestojih) značilno ne vpliva na številčnost vrste *X. germanus*, vendar so na podlagi razlik v ulovu med različnimi višinskimi pasovi prišli do zaključka, da vrsti najbolj ustrezajo bukovi gozdovi med 500 in 700 m.n.v. Naši rezultati po eni strani potrjujejo to ugotovitev, saj je bil tudi v Sloveniji ulov največji na srednjih nadmorskih višinah (450 – 600 m.n.v.) in v bukovih sestojih, po drugi strani pa naši rezultati kažejo, da so nižinski hrastovi gozdovi (v nižje ležečih sestojih so prevladovali hrasti) podobno primerni za razvoj vrste *X. germanus*, kot višje ležeči bukovi sestoji, saj razlike v ulovu niso bile značilno različne. Številčnosti *X. germanus* v nižinskih hrastovih sestojih bi lahko bila velika tudi zaradi relativno velikega deleža domačega kostanja v teh gozdovih. Rassati in sod. (2016) so namreč v Italiji ugotovili, da je številčnost vrste *X. germanus* v kostanjevih sestojih značilno večja kot v bukovih sestojih oziroma sestojih belega gabra.

Zaradi suma prisotnosti novih tujerodnih podlubnikov v Sloveniji, smo leta 2018 manjšo raziskavo opravili tudi v Zahodni Sloveniji, in sicer na območju območne enote ZGS Tolmin (Hauptman in sod., 2019b). Tudi v tem primeru smo uporabili križne cevne pasti (WitaPrall IntPt, Witasek, Nemčija) z etanolom, spremljanje pa je potekalo od 3. aprila do 13. oktobra. V sestojih, kje so prevladovali bukev (*F. sylvatica*), beli gaber (*Carpinus betulus* L.) in črni gaber (*Ostrya carpinifolia* Scopoli), smo ujeli 10 različnih vrst ambrozijskih podlubnikov (preglednica 2). Tudi na tem območju je močno prevladoval *X. germanus*, ki je predstavljal 68,9 % skupnega ulova ambrozijskih podlubnikov, in tudi v tem primeru je bila najštevilčnejša avtohtona vrsta *X. saxeseni* (19,8 %). V raziskavi smo odkrili tudi dve novi tujerodni vrsti ambrozijskih podlubnikov za Slovenijo, in sicer *Ambrosiodmus rubricollis* (Eichoff, 1875) in *Ambrosiophilus atratus* (Eichoff, 1875), ter ponovno potrdili prisotnost vrste *X. attenuatus*.

Manjšo raziskavo razširjenosti in številčnosti vrste *X. germanus* smo izvedli tudi v revirju Šentvid (KE ZGS Škofljica). V tem primeru je bila ta vrsta še bolj dominantna v ulovu, saj je predstavljala 95,3 % vsega ulova podlubnikov (Pajek, 2019). Pri tem je potrebno poudariti, da je spremljanje potekalo le 8 tednov, ravno v času viška pojavljanja vrste *X. germanus*. Če bi spremljanje potekalo daljše obdobje, bi bil delež vrste v ulovu vsekakor nižji.

Preglednica 2: Ulov ambrozijskih podlubnikov v pasti z etanolom v treh različnih gozdnih sestojih v območju enoti ZGS Tolmin. Tujerodne vrste so zapisane v krepkem tisku.

Vrsta	Število lokacij	Skupno število osebkov	Delež v ulovu (%)
<i>Xylosandrus germanus</i>	3	2644	68,93
<i>Xyleborinus saxesenii</i>	3	759	19,79
<i>Anisandrus dispar</i>	3	387	10,09
<i>Ambrosiodmus rubricollis</i>	3	29	0,76
<i>Xyleborus dryographus</i>	2	7	0,18
<i>Trypodendron signatum</i>	2	4	0,10
<i>Ambrosiophilus atratus</i>	1	2	0,05
<i>Xyleborus monographus</i>	1	2	0,05
<i>Trypodendron domesticum</i>	1	1	0,03
<i>Xyleborinus attenuatus</i>	1	1	0,03
SKUPAJ		3836	100

117

3 SKLEPI

Na podlagi rezultatov naših spremljanj lahko zaključimo, da je vrsta *X. germanus* pri nas splošno razširjena. Še več, tako kot v nekaterih drugih evropskih državah (Gregoire in sod., 2001; Holzinger in sod., 2014; Rassati in sod., 2016; Galko in sod., 2019), so tudi naša spremljanja pokazala, da je *X. germanus* postal dominantna vrsta med ambrozijskimi podlubniki. Kljub veliki številčnosti in splošni prisotnosti vrste v naših gozdovih, poškodb stoječega drevja ne beležimo (izjema so v uvodu navedene redke najdbe). Pravzaprav je tudi v gozdovih, kjer vemo, da so populacije *X. germanus* velike, znake prisotnosti vrste zelo težko odkriti. Kot kaže gre res za sekundarno vrsto, ki zaenkrat večjih škod ne povzroča. Kljub vsemu pa je potrebno opozoriti na primere, ko so ambrozijski podlubniki, s širokim naborom svojih gostiteljev, na novo naseljenih območjih postali primarni škodljivci ožjega kroga svojih gostiteljev (Huler in Dunn, 2011). Tudi vrsto *X. germanus* v Severni Ameriki že omenjajo kot primarnega škodljivca (Björklund in Boberg 2017b), zato obstaja nevarnost, da tudi v Evropi postane bolj škodljiva (Galko in sod., 2019).

Zaradi klimatskih sprememb v naših gozdnih ekosistemih beležimo vse več ekstremnih dogodkov (npr. suš) in veliko površinskih poškodb gozdov. V ujmah prizadeti gozdovi so zaradi povečane trofične kapacitete ustrezni za razvoj vrste *X. germanus* (Jurc in sod., 2010), zato lahko z veliko verjetnostjo trdimo, da bomo v primeru prej omenjenih dogodkov beležili dodatne škode tudi zaradi tega ambrozijskega podlubnika. Na to kaže tudi naša raziskava, kjer smo ugotovili, da je žledolom, ki je Slovenijo prizadel leta 2014, pozitivno vplival na številčnost vrste *X. germanus* (Hauptman in sod., 2019a).

To je še posebej veljalo za območja, kjer je bil sanitarni posek izveden prepozno. Daljše skladiščenje sveže posekanega lesa v gozdu se je pri nas že izkazalo za napačno (Hauptman in sod., 2018). Ob tako veliki številčnosti vrste *X. germanus* v naših gozdovih je takojšnji odvoz posekanega lesa, vsaj v času od marca do avgusta, nujen ukrep, če hočemo preprečiti razvrednotenje lesa, ki bi ga lahko povzročili hrošči in njihovi simbiotski partnerji.

Globalni transport in mednarodna trgovina močno ogrožata gozdne ekosisteme po vsem svetu. Vnos tujerodnih podlubnikov v Evropo se je v zadnjih desetletjih izredno povečal (Kirkendall in Faccoli, 2010) in nič ne kaže, da bi se ta trend ustavil. V Sloveniji smo v zadnjih dveh desetletjih odkrili 6 novih tujerodnih vrst ambrozijskih podlubnikov (Hauptman in sod., 2019b). Zaenkrat še nobena vrsta ne povzroča večjih škod, vendar ni nobenega zagotovila, da bo tako tudi ostalo. V luči klimatskih sprememb, lahko celo z dokaj veliko verjetnostjo pričakujemo prav nasprotno.

4 ZAHVALA

Omenjene raziskave smo opravili s finančno pomočjo Pahernikove ustanove in programske skupine Gozd, gozdarstvo in obnovljivi gozdni viri (P4-0059).

5 LITERATURA

- Björklund, N., Boberg, J. 2017a. Rapid pest risk analysis *Xylosandrus germanus*. Swedish University of Agricultural Sciences: 22 str.
- Björklund, N., Boberg, J. 2017b. Rapid pest risk analysis *Xyleborinus attenuatus*. Swedish University of Agricultural Sciences: 17 str.
- Galko, J., Dzurenko, M., Ranger, C., Kulfan, J., Kula, E., Nikolov, C., Zubrik, M., Zach, P. 2018. Distribution, habitat preference, and management of invasive Ambrosia beetle *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in European forests with emphasis on the west Carpathians. *Forests*, 10: 10.
- Groschke, F. 1953. Der «schwarze Nutzholzborkenkäfer», *Xylosandrus germanus* Blandf., ein neuer Schädling in Deutschland. *Z. Angew. Entomol.* 34: 297–302.
- Grégoire, J.C., Piel, F., De Proft, M., Gilbert, M. 2001. Spatial distribution of ambrosia-beetle catches: a possibly useful knowledge to improve mass-trapping. *Integrated pest management reviews*, 6, 3–4: 237–242
- Hauptman, T., Pavlin, R., Jurc, M. 2018. Ambrozijski podlubnik (*Xylosandrus germanus*). *Gozdarski vestnik*. 76: 5–6.
- Hauptman, T., Pavlin, R., Grošelj, P., Jurc, M. 2019a. Distribution and abundance of alien ambrosia beetle *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) and other ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in different forest stands in central Slovenia. *iForest*, 12: 451–458.
- Hauptman, T., Piškur, B., Faccoli, M., Rekanje, B., Marinč, A., Jurc, M. 2019b. The first record of two non-native ambrosia beetles in Slovenia: *Ambrosiodmus rubricollis* (Eichhoff, 1875) and *Ambrosiophilus atratus* (Eichhoff, 1875) (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae). *Zootaxa*, 4657, 2: 397–400.
- Henin, J. M., Versteirt, V. 2004. Abundance and distribution of *Xylosandrus germanus* (Blandford 1894) (Coleoptera, Scolytidae) in Belgium: New observations and an attempt to outline its range. *J. Pest Sci.*, 77: 57–63.
- Holzinger, W.E., Frieß, T., Holzer, E., Mehlmauer, P. 2014. Xylobionte Käfer (Insecta: Coleoptera part.) in Wäldern des Biosphärenparks Wienerwald (Österreich: Niederösterreich, Wien). *Wissenschaftliche Mitteilungen des Niederösterreichischen Landesmuseums, St. Pölten*, 25: 331–362.

- Hulcr, J., Dunn, R.R. 2011. The sudden emergence of pathogenicity in insect–fungus symbioses threatens naive forest ecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278, 1720: 2866–2873.
- Jurc, M., Bojovic, S., Fernaández, M.F., Jurc, D. 2012. The attraction of cerambycids and other xylophagous beetles, potential vectors of *Bursaphelenchus xylophilus*, to semiochemicals in Slovenia. *Phytoparasitica*, 40: 337–349.
- Jurc, M., Zavrtanik, Z., Reščič, M. 2010. Tujerodni podlubnik *Xylosandrus germanus* se širi v gozdovih Slovenije. *Novice iz varstva gozdov*, 3: 10–13
- Kirkendall, L.R. 1983. The evolution of mating systems in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 77: 293–352.
- Kirkendall, L.R., Faccoli, M. 2010. Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae, Platypodinae) alien to Europe. *ZooKeys*, 56: 227–251.
- Knížek, M. 1988. *Xyleborus alni* Nijima, 1909. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 85: 396.
- Lakatos, F., Kajimura, H. 2007. Occurrence of the introduced *Xylosandrus germanus* (Blandford, 1894) in Hungary—a genetic evidence (Coleoptera: Scolytidae). *Folia Entomol. Hung.*, 68: 97–104.
- Pajek, L. 2019. Ambrozijski podlubnik (Curculionidae, Scolytinae, *Xylosandrus germanus*) v revirju Šentvid: diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 32 str.
- Ranger, C. M. in sod. 2016. Biology, ecology, and management of nonnative ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in ornamental plant nurseries. *Journal of Integrated Pest Management*, 7, 1: 25.
- Rassati, D., Faccoli, M., Battisti, A., Marini, L. 2016. Habitat and climatic preferences drive invasions of non-native ambrosia beetles in deciduous temperate forests. *Biological Invasions*, 18, 10: 2809–2821.