

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Srovnání parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé
v oblastech s cyklickým a sporadickým přemnožením**

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Barbora Stejskalová

Vedoucí práce: Mgr. Karolina Resnerová, Ph.D.

© 2021 ČZU v Praze

Czech University of Life Sciences Prague
Faculty of Forestry and Wood Sciences
Department of Forest Protection and Entomology



**Comparison of gypsy moth egg masses parasitism in
areas with cyclic and sporadic outbreak**

Diploma thesis

Author: Bc. Barbora Stejskalová

Thesis supervisor: Mgr. Karolina Resnerová, Ph.D.

© 2021 CULS Prague

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Barbora Stejskalová

Lesní inženýrství

Lesní inženýrství

Název práce

Srovnání parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé v oblastech s cyklickým a sporadickým přemnožením

Název anglicky

Comparison of gypsy moth egg masses parasitisation in areas with cyclic and sporadic outbreak

Cíle práce

- srovnat populační hustoty *L. dispar* ve studovaných oblastech
- detekovat druhy vaječných parazitoidů *Lymantria dispar* na studijních lokalitách
- srovnat parazitaci vaječných snůšek ve všech analyzovaných oblastech

Metodika

V roce 2020 bude vybráno několik lokalit s historickým výskytem gradací bekyně velkohlavé na jižní Moravě, ve středních Čechách a Bulharsku, kde bude zhodnoceno několik porostů metodou pěti transektů (vždy 100 stromů ve 2 liniích) na přítomnost vaječných snůšek a zjištěna hustota populace (Turčekova metoda). Na každé lokalitě budou odebrány vaječné snůšky během dubna až června. Z vaječných snůšek budou dochoováni vaječní parazitoidi. Parazitoidi budou odebíráni každý týden a ihned uloženi do 70% lihu a determinováni. Výsledky obou oblastí budou srovnány a statisticky vyhodnoceny a graficky vyjádřeny v programu Statistica.

Harmonogram

březen-červen 2020 – výběr lokalit, odběr vzorků

červen-září 2020 – laboratorní testování

září-prosinec 2020 – zpracování terénních dat, příprava literární rešerše

leden-březen 2021 – statistické zpracování dat a předložení diskuse

Doporučený rozsah práce

50 stran včetně Příloh

Klíčová slova

Lymantria dispar; Anastatus japonicus; Turčekova metoda; vaječné snůšky

Doporučené zdroje informací

- Assadi M., Daryaei M. G., Sendi J. J., Biravand H. B., 2012: Effect of feeding on four different forest trees on the biology and feeding indices of *Lymantria dispar* (L.), *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 12: 30-36.
- Brown M. W., 1984: Literature review of *Ooencyrtus-kuvanae* [Hym:Encyrtidae] an egg parasite of *Lymantria dispar* [Lep: Lymantriidae]. *Entomophaga*, 29: 249-265.
- Hajizadeh G., Kavosi M. R., Moshashaei E., 2011: Natural enemies of the gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae). *International Research Journal of Agricultural Science and Soil Science*, 8: 301-306.
- Lenteren J. C. V., 2012: The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *Bio Control*, 57: 1-20.
- Masner L., 1958: A new egg-parasite of Gypsy Moth *Lymantria dispar* (L.). *Entomophaga*, 3: 39-44.
- Pilarska D., McManus M., Hajek A., Herard F., Vega F., Pilarski P., Markova G., 2000: Introduction of the entomopathogenic fungus *Entomophaga maimaiga* Hum., Shim. & Sop. (Zygomycetes: Entomophthorales) to a *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) population in Bulgaria. *Journal of Pest Science*, 73: 125-126.
- Reilly J. R., Hajek A. E., Liebhold A. M., Plymale R., 2014: Impact of *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) on outbreak gypsy moth populations (Lepidoptera: Erebidae): the role of weather. *Biological control: Microbials*, 43: 632-641.
- Zúbrik M., Barta M., Pilarska D., Goertz D., Úradník M., Galko J., Vakula J., Gubka A., Rell S., Kunca A., 2014: First record of *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in Slovakia. *Biocontrol Science and Technology*, 24: 710-714.
- Zúbrik M., Novotný J., 1997: Egg parasitization of *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Slovakia. *Biologia*, 52: 343-350.
-

Předběžný termín obhajoby

2020/21 LS – FLD

Vedoucí práce

Mgr. Karolina Resnerová, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ochrany lesa a entomologie

Elektronicky schváleno dne 20. 1. 2021

prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 29. 1. 2021

prof. Ing. Róbert Marušák, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 16. 02. 2021

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma "Srovnání parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé v oblastech s cyklickým a sporadickým přemnožením" vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Karoliny Resnerové, Ph.D. a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, že zveřejněním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V..... dne.....

.....

Bc. Barbora Stejskalová

Poděkování

Ráda bych touto cestou upřímně poděkovala Mgr. Karolině Resnerové, Ph.D. za veškerou pomoc při zpracovávání této práce, trpělivost a ochotu. Rovněž chci poděkovat všem jejím kolegům a kolegyním, kteří se podíleli na sbírání vzorků a dalších dat v Bulharsku a na Moravě. Další díky pak patří Bc. Markétě Kunkelové a Bc. Michaele Boháčkové za asistenci při sbírání dat Turčekovou metodou. Parafrazí českého přísloví: „Ve dvou se to lépe hledá.“ V neposlední řadě bych pak rovněž chtěla poděkovat rodině, ostatním přátelům a partnerovi za jejich trpělivost a podporu při celém studiu, a především během zpracovávání této diplomové práce. A nakonec Bc. Marcele Klapilové za kontrolu psaného slova.

Srovnání parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé v oblastech s cyklickým a sporadickým přemnožením

Abstrakt

Tato diplomová práce se zabývá parazitací vaječných snůšek bekyně velkohlavé. Zmíněný druh způsobuje v některých oblastech významné škody na listnatých dřevinách, a kromě ztráty přírůstu může v krajním případě a při působení dalších faktorů hostitelskou dřevinu zahubit. Cílem této diplomové práce bylo zjistit, zda se na lokalitách v Praze, na Moravě a v Bulharsku vyskytují vaječní parazitoidi bekyně velkohlavé ve snůškách a případně v jakých počtech. Nutno podotknout, že v první zmiňované lokalitě se přemnožení vyskytuje sporadicky, na dalších dvou cyklicky. Vybraná území byla pečlivě probádána pomocí Turčekovy metody a nalezené vaječné snůšky byly odebrány, vajíčka v nich spočítána a z těchto vajíček odchováni parazitoidi. Byly nalezeny dva druhy parazitoidů *Ooencyrtus kuvanae* a *Anastatus japonicus*. V pražských lokalitách se parazitace *A. japonicus* pohybovala okolo $4,8 \pm 5,5\%$, na Moravě $6,3 \pm 11,1\%$ a v Bulharsku $0,2 \pm 0,3\%$. Statisticky zpracované výsledky poukazují na to, že v aktuální fázi retrogradace pravděpodobně nemá přítomnost vaječných parazitoidů významný vliv na populace *L. dispar*. Vzniká tak prostor pro další výzkumy v následujících letech, které mohou objasnit, zda skutečně *A. japonicus* dokáže ovlivnit mortalitu vajíček v námi studovaných oblastech během fáze latence.

Klíčová slova: *Lymantria dispar*, *Anastatus japonicus*, Turčekova metoda, vaječné snůšky

Comparison of gypsy moth egg masses parasitisation in areas with cyclic and sporadic outbreak

Abstract

This thesis deals with parasitisation of the gypsy moth egg masses. In some areas, this species causes important damage to deciduous trees, and in addition to the increment loss it can kill the host tree in extreme cases when it is exposed with other stress factors.

The aim of this work was to find out whether there are any egg parasitoids in Prague, Moravia, and Bulgaria and in what population density. In Prague the gypsy moth outbreak occurs sporadically, while in Bulgaria and Moravia it is cyclical.

Selected areas were carefully examined using Turček's method. The egg masses from these areas were collected, and the eggs were counted. Parasitoids were bred from the egg masses. There were two species of parasitoids found: *Anastatus japonicus* and *Ooencyrtus kuvanae*. The data were statistically analysed. The total percentage of parasitism *A. japonicus* in Prague was $4.8 \pm 5.5\%$, in Moravia it was $6.3 \pm 11.1\%$ and in Bulgaria $0.2 \pm 0.3\%$. The total percentage of parasitism *O. kuvanae* was $0.8 \pm 1.8\%$ in Moravia.

The results indicate that in the retrogradation phase, parasitoids have no significant effects on *L. dispar* populations in these localities due to the low number of parasites. There is an opportunity to clarify whether the presence of *A. japonicus* can affect egg mortality in selected localities during the latency phase.

Keywords: *Lymantria dispar*, *Anastatus japonicus*, Turček's method, egg masses

Obsah

1 Úvod.....	12
2 Cíle práce	14
3 Literární přehled.....	15
3.1 Bekyně velkohlavá.....	15
3.2 Hostitelské dřeviny.....	16
3.3 Predátoři	17
3.3.1 Savci.....	17
3.3.2 Ptáci	18
3.3.3 Bezobratlí.....	18
3.4 Parazitoidi.....	19
3.4.1 Parazitoidi vajíček.....	19
3.4.2 Parazitoidi pozdějších stadií	20
3.5 Patogeny	23
3.5.1 Entomophaga maimaiga	23
3.5.2 Bacillus thuringiensis.....	25
3.5.3 LdNPV	26
4 Metodika	27
4.1 Terénní práce.....	27
4.2 Laboratorní práce	28
4.3 Statistická analýza dat	29
5 Výsledky	30
5.1 Populační hustoty	30
5.2 Hodnocení vaječné parazitace.....	36
6 Diskuse	41
7 Závěr.....	47
8 Seznam literatury a použitých zdrojů	48

Seznam tabulek, obrázků a grafů

Seznam tabulek

Tabulka 1: Základní údaje o zkoumaných lokalitách.	27
Tabulka 2: Procentuální zastoupení druhů dřevin ve studovaných lokalitách.....	30
Tabulka 3: Zastoupení dřevin se snůškami <i>L. dispar</i> na moravských lokalitách.	31
Tabulka 4: Zastoupení dřevin se snůškami <i>L. dispar</i> na lokalitách v Praze.	31
Tabulka 5: Průměrné počty starých a nových snůšek na lokalitách a jejich průměrné plochy.	33
Tabulka 6: Průměrná parazitace na lokalitách, průměrná mortalita parazitovaných vajíček ve snůškách a průměrná mortalita vajíček bez parazitace.	36
Tabulka 7: Mnohonásobné porovnání (Kruskal-Wallisův test) počtu nakladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Tučně zvýrazněné hodnoty poukazují na statisticky signifikantní rozdíly.	37
Tabulka 8: Mnohonásobné porovnání (Kruskal-Wallisův test) celkové mortality vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Tučně zvýrazněné hodnoty poukazují na statisticky signifikantní rozdíly.	38

Seznam obrázků

Obrázek 1: Počítání housenek a detekce parazitoidů.....	29
Obrázek 2: Detekce pohlaví <i>Anastatus japonicus</i>	29
Obrázek 3: Srovnání míry průměrného počtu nových snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých lokalit. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.	32
Obrázek 4: Srovnání míry průměrného počtu nových snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.	33

Obrázek 5: Srovnání míry průměrného počtu starých snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých lokalit. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.	34
Obrázek 6: Srovnání míry průměrného počtu starých snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.	35
Obrázek 7: Srovnání plochy (šířka x délka) nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.	35
Obrázek 8: Srovnání počtu nakladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty.	37
Obrázek 9: Srovnání míry parazitace nakladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.	38
Obrázek 10: Srovnání míry celkové mortality nakladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.	39
Obrázek 11: Srovnání míry mortality nakladených vajíček (s vyloučením parazitace) ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot.	39
Obrázek 12: Srovnání zastoupení samců a samic parazitoida <i>A. japonicus</i> ve snůškách bekyně velkohlavé. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah minimálních a maximálních hodnot.	40

1 Úvod

Prakticky všichni autoři se shodují, že bekyně velkohlavá je velice významným škůdcem listnatých porostů v Evropě (Kamran, 1977; Hoch et al., 2001; Pilarska et al., 2006; a další). Mimo Evropu působí *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) škody i v Asii (Brown, 1984), Severní Americe (Gould et al., 1990) a severní Africe (Berry & Walker, 2004). Při přemnožení způsobují housenky holožíry, které vedou k oslabení a poškození dřevin (Alalouni et al., 2013).

Délka gradačních cyklů se u bekyně velkohlavé liší vzhledem k areálu výskytu. Periodicita gradací se pohybuje v rozmezí osmi až třinácti let. V severněji položených oblastech mají gradace větší časové prodlevy, než v oblastech jižních (Hlásny et al., 2016). V České republice je celá délka gradačního cyklu stanovena na 13 let a gradace samotná trvá dva až tři roky. Na sousedním Slovensku v některých oblastech má například periodicitu výskytu 6-8 let (Novotný et al., 1998). Síla a velikost gradace se mění pravděpodobně v závislosti na podmínkách. Například v Srbsku byly historicky zaznamenány roky, kdy měly gradace téměř fatální dopad na tamější lesy, ale rovněž jsou uváděna období, kdy se gradace sice vyskytly, nicméně jejich přítomnost nebyla nijak zvlášť závažná a porosty se po jejím ústupu poměrně snadno zotavily (Milenković et al., 2010).

Eldered et al. (2013) zmiňují, že jednou z možných příčin střídání fází gradace a latence je přirozená obrana před predátory, parazitoidy a patogeny. Právě tyto zmínění antagonisté se nejčastěji vyskytují při gradacích či retrogradacích a významně redukují počty škůdce. Jejich podíl na snižování počtu populace *L. dispar* je tak zásadní, že jsou někteří z nich využíváni jako bioagens (Novotný et al., 1998). Počty bekyně velkohlavé lze redukovat chemickými přípravky na bázi zeta-cypermethrinu, etofenproxu či alpha-cypermethrinu, nicméně se jedná o přípravky, jejichž použití doprovází riziko kontaminace necílových organismů a životního prostředí (Vakula et al., 2015). Lentern (2012) uvádí, že mezi zemědělci a lesníky je vnímání pesticidů spíše kladné, jelikož jsou schválené, a proto přeci nemohou být přírodě škodlivé. Ač jde o devět let starý názor, zdá se být neustále aktuální a je třeba tyto myšlenky spíše vyvracet a uchylovat se k šetrnějším přístupům ochrany přírody a životního prostředí.

Proto se v poslední době integrovaná ochrana lesa přiklání spíše k využívání přirozených antagonistů, zejména ve formě biopreparátů, které nejenom že jsou velice účinné, ale pokud je zvolen vhodný prostředek, také šetrné k životnímu prostředí. Vzhledem ke stoupajícím nárokům na ochranu prostředí a některých druhů živočichů a rostlin, je vhodné používat monofágní druhy k obraně proti cílovým škůdcům. Jedním z takových druhů, které se používají

na obranu proti bekyni velkohlavé, je *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu a Soper, která je díky vysoké virulenci a úzkému zaměření na hostitele velice vhodným patogenem snižujícím stavy bekyní v období gradace (Georgieva, 2013). Má vysoký potenciál k redukci populací *L. dispar* (Georgiev et al., 2012a).

Dalším druhem redukujícím počty *L. dispar*, jehož význam je v současné době na vzestupu v lesnické praxi, je bakterie *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki*. V zemědělství je tato bakterie využívána hojně a postupně nachází své pevné místo i jako ochrana proti škodlivým organismům v lesnictví (Broderick et al., 2000).

I zástupci virů našli uplatnění v boji proti biologickým škůdcům. V současné době jsou vyráběny přípravky, které coby hlavní složku obsahují NPV, což je virus, který se velice snadno rozšiřuje horizontálně v populacích bekyní a úspěšně jejich stavy redukuje (Bakhvalov et al., 2009).

Z hmyzích zástupců je to například krajník pižmový, který redukuje stavy *L. dispar* v Severní Americe, kam byl úmyslně introdukován. Nutno však zmínit, že krajníci nejsou monofágové a je tedy třeba zvážit, zda se v oblasti gradace bekyně nevyskytuje necílový chráněný druh, jenž by mohl být krajníkem ohrožen (Boer & Harvey, 2020).

Tato práce se zabývá výskytem přirozených nepřátel ze skupiny vaječných parazitoidů v různých lokalitách s rozmanitým stupněm cykličnosti výskytu *L. dispar* během fáze retrogradace. Podmíněnost jejich přítomnosti je nadále třeba zkoumat, aby bylo možné jejich regulační schopnosti naplno využít ke snížení populačních stavů hostitele během přemnožení.

2 Cíle práce

Cílem této práce bylo srovnat populační hustoty *L. dispar* v oblastech s cyklickým výskytem na Moravě a v Bulharsku s oblastí, kde se bekyně velkohlavá vyskytuje sporadicky (Praha). Při srovnávání byla použita Turčekova metoda. Dalším cílem bylo detekovat druhy vaječných parazitoidů *Lymantria dispar* na vybraných studijních lokalitách a zjistit jejich populační hustoty a procentuální zastoupení v populacích bekyně velkohlavé. Posledním cílem bylo srovnání parazitace vaječných snůšek ve všech analyzovaných oblastech a zjistit, jakým způsobem ovlivňuje tato parazitace populace bekyně velkohlavé na těchto územích.

3 Literární přehled

3.1 Bekyně velkohlavá

Bekyně velkohlavá je signifikantním škůdcem listnatých a v některých případech i jehličnatých porostů. Má dva ekotypy: evropský a asijský (Vanhanen et al., 2007), v poslední době je vylišován ještě třetí ekotyp: *L. dispar japonica*, tedy ekotyp japonský (McCormick et al., 2019; Srivastava et al., 2021). Bekyně velkohlavá je rozšířena po celé severní polokouli. Vyskytuje se napříč Evropou, v Malé a Střední Asii, severní Africe a Americe, kam byla zavlečena v 19. století (Kenis & Lopez Vaamonde, 1998).

Na území České republiky se vyskytuje běžně v teplejších oblastech, kde je přítomen dub. Jedinci bekyně velkohlavé prochází čtyřmi vývojovými stadii. Prvním stadiem je vajíčko, následuje larva, po ní kukla a poslední stadium je dospělec (Hajizadeh et al., 2011). Jedná se o univoltinní druh (Contarini et al., 2013).

Bekyně většinu svého života prožijí ve stadiu vajíčka. Ta jsou kladena samicemi během července a v první polovině srpna. Vajíčka můžeme nalézt v podobě snůšek o různých velikostech a nachází se v rozličných výškách na mnoha druzích dřevin. Snůšky jsou pokryty žlutavými až pískově žlutými chlupy, které produkují samice a slouží k jejich ochraně (Parker, 1933) Tyto chloupky pochází z koncových článků samičího těla (Vakula et al., 2015). V české lesnické terminologii můžeme pro snůšky bekyní použít termín „hubky“ (Lukášová & Vrána, 2014).

Housenky se líhnou z přezimujících vajíček v dubnu až květnu. Vydávají se po kmenech stromu vzhůru a následně konzumují jeho asimilační orgány. Někdy se nechávají unášet větrem a osidlují tak další dřeviny (Vakula et al., 2015). Starší instary (4.-6.) většinou migrují za potravou v noci a během dne se často skrývají pod kůrou nebo na zemi. Důvodem pro tento způsob života může být potřeba housenek se schovat před hmyzožravými ptáky, nebo před mouchami z čeledi Tachinidae (Gould et al., 1990). Jejich jemné, lehce odlomitelné chloupky mohou být alergenem pro citlivé osoby (Vakula et al., 2015). Při přemnožení způsobují housenky holožírny, které vedou k oslabení a poškození dřevin (Alalouni et al., 2013). Housenky se živí listy přibližně 60 dní. Žír je plýtvavý, skeletovitý a při vysokých počtech housenek vznikají holožírny, které mohou snižovat přírůst dřevin (Vakula et al., 2015; Zahradník, 2014). Projdou-li housenky všemi instary, jejichž celkový počet se pohybuje kolem 6, kuklí se (Esperk & Tammaru, 2006). Titíž autoři ve svých výzkumech prokázali, že samičí

kukly jsou až 2,5krát těžší než kukly samčí. Stadium kukly trvá vzhledem k celému vývoji poměrně krátkou dobu – okolo 14 dní (Alalouni et al., 2013). Parker (1933) uvádí, že je to u samců 11 a u samic 14 dní.

Z kukel se líhnou během července dospělci (Gould et al., 1990). Imago je okřídlený motýl. Samice je větší s rozpětím křídlem mezi pěti až sedmi centimetry. Samci jsou zpravidla menší a mají rozpětí tři a půl až pět centimetrů. Na rozdíl od samic, které mají bílá křídla se světle hnědými pruhy a skvrnkami, jsou samci hnědého, až šedavě hnědého zbarvení (Keena et al., 2008). Některé zdroje uvádí menší rozměry obou pohlaví (Zahradník, 2014). Dospělé samice nelétají, ačkoliv toho schopny jsou. Čekají na kmenech stromů na samce, kteří je aktivně vyhledávají (Vakula et al., 2015). Po spáření se vydávají pěšky vzhůru po kmeni stromu nedaleko místa, kde se vylíhly z kukel a kladou na něj vajíčka (Gould et al., 1990).

Detekci přítomnosti bekyně velkohlavé provádíme pomocí feromonových lapačů. Ty jsou instalovány povětšinou kolem třetího roku po ukončení fáze gradace (Zahradník, 2014). Jsou používány feromonové lapače obsahující sexuální feromon – disparlure (Sharov et al., 1999). Ty jsou rozmístěny po šestnácti kusech s rozestupy 50 metrů a v případě, že se zjištěný počet samců na jednom lapači pohybuje okolo 70 jedinců, je přístupováno ke kontrole Turčekovou metodou (Zahradník, 2014). Její princip spočívá ve vytyčení liniových transektů, z nichž je každý tvořen stovkou stromů. Na těchto stromech se zaznamenává počet a stáří snůšek. Za kalamitní stav se považuje překročení počtu 2 snůšek na 1 strom (Zahradník, 2014; Vakula et al., 2015).

3.2 Hostitelské dřeviny

Značné množství zdrojů uvádí, že bekyně velkohlavá je škůdcem širokolistých dřevin (Hajizadeh et al., 2011). To není však zcela přesné tvrzení. Bekyně velkohlavá sice působí signifikantní škody právě na širokolistých dřevinách, nicméně jde o polyfágní druh, který napadá i dřeviny jehličnaté (Lukášová & Vrána, 2014). Obecně je však považovaná za škůdce v porostech, kde se vyskytují duby různých druhů. Jejich přítomnost bývá v mnoha případech podmínkou výskytu *L. dispar*. Zajímavé je, že larvy mohou preferovat určité druhy dubů na základě obsahu látek v jejich listech (Milanović et al., 2014; Vakula et al., 2015) a zároveň preferují duby před ostatními dřevinami (Larsen et al., 2018). To, jak rychle a významně housenky rostou, je rovněž ovlivněno dřevinou, kterou se živí (Sharov et al., 1999; Assadi et al., 2012).

Dalšími hostiteli, které *L. dispar* s oblibou vyhledává, jsou druhy z rodů *Salix*, *Populus* a *Larix* (Contarini et al., 2013). Kromě těchto zmíněných mohou bekyně obsazovat také javory, břízy, habry (Lance & Barbosa, 1982) nebo buky a borovice (McCormick et al., 2019). Erb et al. (2001) uvádějí, že tento potravní generalista je schopen zaměřit se při konzumaci až na více než 300 druhů potravy z rostlinné říše. Míra a závažnost poškození je ovlivněna mimo jiné zdravotním stavem hostitelských dřevin a jejich věkem. Například pro mladé topoly může být žír bekyní fatální (Vakula et al., 2015). Značná poškození mohou vzniknout především na stromech poškozených environmentálními stresory (Contarini et al., 2013; Barbehenn et al., 2015). Bekyně velkohlavé se nevyskytují na jasanu ztepilém (Vakula et al., 2015).

3.3 Predátoři

3.3.1 Savci

Myši, rejsci a hraboši se nezdá, že žijí housenkami a kuklami bekyní, které jsou k nalezení u kořenových náběhů stromů v oblastech s výskytem této mýry (Hajizadeh et al., 2011). Nicméně myšice křovinná *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) a její blízký příbuzný druh myšice lesní *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) dokázaly zlikvidovat i snůšky ve výšce okolo jednoho metru (McManus & Csóka, 2007) a veverka dokonce o něco výše (Hajizadeh et al., 2011).

Je zajímavé, že myši pravděpodobně preferují větší samičí kukly před menšími kuklami samčími. Tento selektivní způsob obživy může mít větší dopad na populace kořisti než náhodný výběr konzumovaných kukel (Hajizadeh et al., 2011). Například křeček bělonohý *Peromyscus leucopus* (Rafinesque, 1818) je v Severní Americe významným predátorem pozdějších stadií bekyně (Campbell & Solan, 1977; Gould et al., 1990; Larsen et al., 2018). Korelace poklesu predátora při menších populačních hustotách kořisti byla prokázána v Massachusetts v USA. Důležitým faktorem pro přítomnost těchto drobných hlodavců je rovněž přítomnost žaludů, které jsou důležitou potravní složkou těchto druhů (Elkinton et al., 1996; Milenković et al., 2010). Nutno zdůraznit, že drobní hlodavci mají vliv na snížení, případně udržení nízké hustoty populace *L. dispar* především v latentní fázi. Jejich význam během gradace se snižuje (Sharov & Colbert, 1996; Hastings et al., 2002; Elkinton et al., 2004).

3.3.2 Ptáci

V některých oblastech bylo zjištěno, že ptáci mohou zničit 25-90 % přezimujících vajíček (McManus & Csóka, 2007). Camerini (2009) poukazuje na to, že pokud snůšky vykazovaly známky predace, jejich poškození se pohybovalo v průměru okolo 21 % a ve vytyčené lokalitě (v blízkosti řeky Pád v severní Itálii) jich byla takto poničena zhruba třetina. Sýkorka černohlavá *Poecile atricapillus* (Linnaeus, 1766) patří k druhům, které poškozují vejíčka bekyně a snižují tak její populační hustoty (Hajizadeh et al., 2011; Bereczki et al., 2017). V Itálii celoročně setrvávající sýkora koňadra *Parus major* (Linnaeus, 1758) se v zimním období, kdy je nedostatek potravy, zaměřuje rovněž na vaječné snůšky bekyní. Také strakapoud velký *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758) může během svého pátrání po xylofágním hmyzu narazit na vaječné snůšky a poškodit je (Camerini, 2009).

Není příliš mnoho ptačích druhů, které by si libovaly v konzumaci velkých chlupatých housenek bekyně velkohlavé. Některé výzkumy však prokázaly, že existují případy, kdy někteří opeřenci dokázali pozměnit své potravní preference. Patří mezi ně kupříkladu datel karolinský *Melanerpes carolinus* (Linnaeus, 1758), jež se v době gradace *L. dispar* přizpůsobil novému zdroji potravy (Koenig et al., 2011). Nicméně se najdou takové druhy ptáků, které naopak tyto housenky cíleně vyhledávají a jsou jejich oblíbenou potravou. Například kukačka dešťová *Coccyzus americanus* (Linnaeus, 1758), kukačka černožobá *Coccyzus erythrophthalmus* (Wilson, 181) či sojka chocholatá *Cyanocitta cristata* (Linnaeus, 1758) mohou působit významnější mortalitu housenek bekyní (Hajizadeh et al., 2011).

3.3.3 Bezobratlí

Většina hmyzích vaječných predátorů bekyně velkohlavé jsou potravními generalisty, tedy vaječné snůšky nejsou jejich hlavní složkou potravy, nýbrž jen její součástí (Alalouni et al., 2013). Mezi druhy, které snižují počet vajíček *L. dispar* predací, patří brouci z čeledi kožojedovití (Dermestidae). Jsou jimi například kožojed obecný *Dermestes lardarius* (Linnaeus, 1758), *Trogoderma versicolor* (Creutzer, 1799) a *Anthrenus vladimiri* (Meiner a Villemant, 1993). Kožojed obecný sám aktivně proniká do vaječných snůšek a likviduje vejíčka, naproti tomu roztoči rodu *Allothrombium* sp. se mohou vejíčky živit pouze za předpokladu, že snůška již byla narušena jinými predátory (Camerini, 2009).

Predátorem larev *Lymantria dispar* je například mravenec otročící *Formica fusca* (Linnaeus, 1758). Jde o teplomilný druh, který si staví svá hnízda ve kmenech stromů, ve

zlomech nebo v lesní půdě. Larvy bekyní jsou v případě tohoto druhu jednou ze složek potravy. Mimo ně konzumují například také nektar (Goertz & Hoch, 2013a).

Významným predátorem z řádu Coleoptera je krajník pižmový *Calosoma sycophanta* (Linnaeus, 1758), tento střevlíkovitý brouk konzumuje larvy a kukly bekyní (Weseloh, 1993; Goertz & Hoch, 2013b). V laboratorních podmínkách byli krajníci aktivní více v noci, nicméně lov kořisti probíhal v obou částech dne (Weseloh, 1993). Krajník má dokonce v některých zemích přezdívku „lovec housenek“ a byl introdukován jako bioagens do Severní Ameriky na začátku 20. století, aby zde redukoval počty *L. dispar* (Boer & Harvey, 2020). Také některé druhy střevlíků, much, vos, a dokonce i pavouků mohou redukovat počty housenek bekyní (Hajizadeh et al., 2011).

3.4 Parazitoidi

Některé zdroje uvádí, že vaječní parazitoidi nemají na některých územích tak markantní vliv na populace bekyní, jako druhy, které parazitují na ostatních stádiích tohoto druhu (Hoch et al., 2001). Například Brown (1984) uvádí jako oblasti s minimálním významem Koreu a Japonsko. Hoch et al. (2001) popisují, že: „Bylo zjištěno, že působení patogenů zapříčiňuje vyšší míru mortality než působení parazitů.“

3.4.1 Parazitoidi vajíček

V některých oblastech jsou vaječní parazitoidi z řádu Hymenoptera zodpovědní za pokles početnosti bekyně velkohlavé (Lukášová & Vrána, 2014). Například na území západní Sibíře nebo severu Itálie bylo zjištěno, že napadené rostliny jsou schopny vytvářet chemické signály, aby přilákaly parazitoidy (Hilker et al., 2002). Jako nejznámější vaječní parazitoidi jsou uváděny druhy z řádu Hymenoptera, tedy blanokřídlí. Nejčastěji jmenovanými jsou: *Anastatus japonicus* (Ashmead, 1904), *Ooencyrtus kuvanae* (Howard, 1910), *Anastatus catalonicus* (Bolivar y Pieltain, 1935) a *Anastatus bifasciatus* (Geoffroyin Fourcroy, 1785) (Alalouni et al., 2013). Celkově je známo 8 druhů parazitoidů vajíček (Lukášová & Vrána, 2014). *Anastatus japonicus* je společně s *Ooencyrtus kuvanae* považován za nejvýznamnějšího parazitoida bekyně velkohlavé ve střední Evropě (Alalouni et al., 2013).

Anastatus japonicus, někdy rovněž *Anastatus disparis* Ruschka, 1921 (Zúbrik & Novotný, 1997; Lukášová & Vrána, 2014), je endoparazitoid, u něhož většina vývoje probíhá ve vajíčcích hostitele. Má jednu až dvě generace za rok a může v hostitelském vajíčku

v laboratorních podmínkách přežít 12 až 13 měsíců, jsou-li uskladněna v teplotě okolo $-1,1^{\circ}\text{C}$ (Burges & Crossman, 1929; Camerini, 2009). Dospělosti dosahují až tehdy, je-li k dispozici další generace *L. dispar*. Vzhledem k tomu, že mají poměrně krátké kladélko, samice dokážou atakovat pouze nejsvrchnější vrstvy snůšek. Kvůli jejich poměrně pomalému vývoji a způsobu parazitace, je jejich šíření ve volné přírodě velice pomalé (Burges & Crossman, 1929; Zúbrik & Novotný, 1997). Je více tolerantní na chladnější počasí než *O. kuvanae* a její životní cyklus je více spjat s vývojem hostitele (Parker, 1933).

Ooencyrtus kuvanae je blanokřídlá vosička původem z Japonska (Brown, 1984). Tento druh má vysoké požadavky na teplotu, tudíž je hojnější v mediteránu (Lukášová & Vrána, 2014). Vzhledem k jeho nárokům na teplotu je jeho šíření do severnějších oblastí poněkud náročnější (Zúbrik & Novotný, 1997). Bylo zjištěno, že má jednu či dvě generace z jara a pět generací v létě. Jedno hostitelské vajíčko obsahuje jednoho parazitoida (Hajizadeh et al., 2011). Množství a pohlaví jedinců *O. kuvanae* v populaci hostitele je mimo jiné závislé na potravě larválních stadií bekyně. V laboratorním testování bylo zjištěno, že poměr pohlaví je odlišný v závislosti na velikosti vajíček hostitele ve snůšce. S narůstající velikostí vajíček se zvyšuje počet samic (Hoffstetter & Raffa, 1997). Ty se líhnou z oplodněných vajíček. Jsou-li vajíčka neoplozená, pak se rodí samci, kteří přetrvávají u vajíček hostitele a páří se s vylíhnutými samicemi (Somjee et al., 2011). Rovněž byly nalezeny rozdíly ve velikostech jedinců parazitujících v tělech *L. dispar* a *Malacosoma neustria* (Linnaeus, 1758), kterou tento druh také napadá. Tyto rozdíly byly nakonec zhodnoceny jako přijatelné variace jednoho druhu (Zhang et al., 2005). Stejně jako u *Anastatus japonicus* jsou vzhledem ke krátkému kladélku samice schopny naklást svá vajíčka pouze do vrchních vrstev snůšky (Schaefer et al., 1988). Přezimují jako dospělci v hrabance (Parker, 1933; Zúbrik & Novotný, 1997).

Hadronotus lymantriae (Masner, 1958) je poměrně nedávno objevený vaječný parazit. To, jak rychle a jakým způsobem se šíří, je vzhledem k jeho sporadickému výskytu vodami neprobádanými. Jedinci byli objeveni na východním Slovensku (Masner, 1958).

3.4.2 Parazitoidi pozdějších stadií

Význačné zastoupení mezi parazitoidy mají řády Hymenoptera – blanokřídlí a také Diptera – dvoukřídlí. Významné čeledi u blanokřídlých tvoří lumčíkovití Braconidae (Latreille,

1829) a stehnatkovití Chalcididae (Latreille, 1817). Dominantní zastoupení u dvoukřídlých má čeleď kuklicovití Tachinidae (Reobineau-Desivody, 1830).

BRACONIDAE

Glyptapanteles liparidis (Bouché, 1834) je endoparazitická vosička, která vyhledává první až třetí instar larev *L. dispar*, má multivoltinní cyklus a může mít jednu až dvě generace za rok (Hoch et al., 2000). V Evropě se vyskytuje hojně a má vynikající schopnost vyhledávat oblasti s výskytem hostitele. Může tedy značně napomáhat k redukci jeho populace jak během latence, tak i ve fázi kulminace (Schopf & Hoch, 1997; Hoch et al., 2000). Naklade svá vajíčka do hemocoelu housenek (Schopf & Steinberger, 1996). Uvnitř housenky se živí její hemolymfou (Schafellner et al., 2004). Po 3-5 dnech se vylíhne larva a její vývoj je dokončen během následujících 4 dní při 20°C (Lukášová & Vrána, 2014). Bylo vypořádováno, že hostitelské larvy mohou žít ještě 10 dní po vylíhnutí parazitoida, jež se vynoří skrz hostitelskou kutikulu. Tyto hostitelské „prázdné“ schránky mají narušený pohyb a příjem potravy (Nussbaumer & Schopf, 2000). *G. liparidis* se následně zakuklí do bílé kukly, která je v přírodě dobře patrná (Schopf & Steinberger, 1996).

Glyptapanteles porthetriae (Muesebeck, 1921) má velice podobný vývoj jako výše zmiňovaná *G. liparidis*. Mimo jiné mohou oba druhy parazitovat na jednom jedinci, aniž by docházelo k významnější konkurenci (Marktl et al., 2002). *G. porthetriae* totiž upřednostňuje parazitaci na housenkách prvního a druhého instaru (Lukášová & Vrána, 2014). Jeho osmidenní vývoj je kratší než u předchozího druhu a stejně tak tomu jest i u fáze endoparazitického vývoje, který trvá 12–14 dní (Nussbaumer & Schopf, 2000; Marktl et al., 2002).

Apanteles melanoscelus (Ratzeburg, 1844) je malý parazitoid larev 1. až 4. instaru bekyní. Má dvě generace za sezónu a mimo *L. dispar* napadá řadu dalších druhů, například *Orygia leucostigma* (J. E. Smith, 1797) (Clausen, 1956). Díky zmiňovaným dvěma generacím příznivě reaguje na zvýšení hustoty hostitele (Kamran, 1977).

Cotesia melanoscela (Ratzeburg, 1844), lumčík žlutohý, je parazitoid raných instarů bekyně velkohlavé. Napadá první nebo druhý larvální instar a způsobuje vyšší mortalitu než ostatní druhy parazitující na těchto stadiích (Kruse & Raffa, 1999). *C. melanoscela* bývá ovlivněn dietou hostitele (Roth et al., 1997).

Meteorus pulchricornis (Wesmael 1835) (Zolubas et al., 2001) je potravním generalistou. Samice používá kladélko ke vstříknutí jedu a k naklazení jednoho vajíčka do jednoho hostitele (Kageyama & Sugiura; 2016). Stejně jako je extrémně široké jeho spektrum hostitelů, je veliký

i areál jeho výskytu. Je možné jej pozorovat v západní Evropě, severní Africe, Číně, Koreji i Japonsku. Záměrně byl tento lumčíkovitý hmyz zavlečen i do USA, aby zde redukoval počty *L. dispar* (Berry & Walker, 2004).

CHALCIDIDAE

Brachymeria intermedia (Nees, 1834) je vosička z řádu Hymenoptera, která má vývoj synchronizovaný s vývojem svého hostitele, což se jeví jako předpoklad k tomu, aby byla považována za univoltinní a monofágní. Má jednu generaci ročně, jejíž vývoj ukončuje na hostitelích *L. dispar* v pozdním járu (Kerguelen & Cardé, 1996). Jedná se endoparazitoida kukel (Barbosa & Frongillo, 1979; Dindo et al., 1997). Samice se při parazitaci hostitele orientují podle semiochemikálie kairomonu (Lukášová & Vrána, 2014), přičemž bylo prokázáno, že ty, které měly zkušenosti s hostitelem, jej napadají rychleji a bez váhání v porovnání se samicemi, které neměly s kairomony předešlé zkušenosti (Cardé & Lee, 1989).

TACHINIDAE

Tachinidae tvoří jen asi 20 % ze všech parazitoidů. Je jim bohužel věnována menší pozornost než například druhům z řádu Hymenoptera (Dindo & Nakamura, 2018). Georgiev et al. (2012b) zkoumali, zda může dojít k infekci jedinců z čeledi Tachinidae patogenem *Entomophaga maimaiga* (Humber, Shimatzu & Soper). Prokázali, že parazitující kuklicovití nebyli tímto patogenem usmrceni, ba dokonce je nijak neovlivnil. Tyto výsledky potvrzují Tabaković-Tošić et al. (2014). Zmíněné poznatky jsou důležité zejména z toho důvodu, že druhy z čeledi Tachinidae se používají stejně jako *E. maimaiga* coby bioagens a jejich vzájemné negativní působení by mohlo vést ke snížení účinnosti některých opatření.

Blepharipa pratensis (Meigen, 1824) je univoltinní oligofágní parazitoid pozdějších larválních stadií a kukel *L. dispar* (Hoch et al., 2001). *B. pratensis* klade mikroskopická vajíčka na listy, které konzumují housenky hostitele (Alalouni et al., 2013; Lukášová a Vrána, 2014). *B. pratensis* je významným faktorem redukujícím populace bekyně velkohlavé především v prvních letech ústupu gradace bekyně (Lee & Pemberton, 2010; Contarini et al., 2013). Má pouze jednu generaci za rok (Kamran, 1977).

Parasetigena silvestris (Robineau-Desvoidy, 1863) na rozdíl od předešlého druhu klade vajíčka přímo na povrch hostitelských housenek, které odpočívají na kmeni (Lee & Pemberton, 2010; Alalouni et al., 2013). Vajíčka klade za hlavovou část housenky (Contarini et al., 2013). V prvních letech po kulminaci *L. dispar* je parazitace nejvyšší (Hoch et al., 2001).

Exorista larvarum (Linnaeus, 1758) a *Exorista japonica* (Townsend, 1909) jsou další kuklicovití parazitující na *L. dispar*. Vyskytují se na územích po celé Evropě, v severní Africe a v některých oblastech Asie (Lukášová & Vrána, 2014). Jsou to polyfágní parazitoidi, kteří mají potenciál redukovat populace nežádoucích organismů. V některých zemích jsou již jako bioagens využíváni (Dindo & Nakamura, 2018). *E. larvarum* se obvykle kuklí mimo hostitele. Může být v dospělosti zaměněna za *E. mella* (Walker, 1849), ta se však kuklí uvnitř ostatků hostitele. *E. larvarum* klade vajíčka na tělo hostitele, tam se vylíhnou červíci a ti následně pronikají do těla housenky (Clausen, 1956).

Compsilura concinnata (Meigen, 1824) je polyfágní parazitoid, kterého je možné objevit až u 34 čeledí hostitelů, z nichž mají majoritní zastoupení Lepidoptera (Erb et al., 2001). *C. concinnata* klade svá vajíčka na tělo hostitele (Kellog et al., 2003). Potravní generalismus tohoto druhu je však v některých oblastech silnou nevýhodou, jelikož likviduje i vzácné, ohrožené i domestikované druhy (McMannus & Csóka, 2007). Zajímavé je, že samice *C. concinnata* pravděpodobně dokážou rozlišit, zda je housenka napadena *Bacillus thuringiensis* (Berliner, 1915) a na základě toho naklást vajíčka do jiného nenakaženého hostitele. Není zřejmé, podle čeho je schopna přítomnost této bakterie zjistit, ale předpokládá se souvislost s vitalitou housenek (Erb et al., 2001).

Zenillia libatrix (Panzer, 1798) je poměrně běžný parazitoid v Evropě (Dowden, 1934). Je to polyfág (Kan et al., 2003). Vajíčka jsou samicemi kladena na okraje listů, kde jsou zkonsumována housenkami bekyně. Larvy přezimují v těle hostitele a dospělí jedinci se líhnou během dubna až května. V tělech *L. dispar* se vyvíjí pouze první generace. Zdá se, že jeho vliv je omezen širokým rozsahem hostitelů (Dowden, 1934).

3.5 Patogeny

3.5.1 *Entomophaga maimaiga*

Houba *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu & Soper, 1988 (Entomophthorales: Entomophthoraceae) je jedním z nejvýznamnějších patogenů bekyně velkohlavé (Tabaković-Tošić et al., 2014), který pochází původně z Asie, ze které byl zavlečen přes USA až do Evropy. Je velmi pravděpodobné, že se v Evropě objevila až po roce 2005, jelikož do té doby nebyla na jejím území detekována (Holuša et al., 2020). V Polsku byl však v roce 1982 objeven houbový patogen bekyně velkohlavé, nicméně není možné prokazatelně určit, zda se skutečně jednalo o

tento druh (Hajizadeh et al., 2011). *E. maimaiga* je druhově specifická entomopatogenní houba bekyně velkohlavé (Zúbrik et al., 2018). Ovlivňuje její populace zejména v případech, jsou-li populační hustoty nízké (Hajek & Tobin, 2011; Hajizadeh et al., 2011). Nicméně některé studie zmiňují její vliv i ve vyšších populačních hustotách (Contarini et al., 2013; Kenis et al., 2017). Houbu *E. maimaiga* lze použít i k biologické obraně (Hrašovec et al., 2013) jako přirozeného antagonistu (Lukášová a Vrána, 2014). Georgieva et al. (2013) uvádějí, že úzká specifikace na jeden druh hostitele, vysoká virulence a schopnost redukovat počty cílového organismu jsou vhodné vlastnosti pro využití *E. maimaiga* v rekreačních oblastech, chráněných územích a na lokalitách, kde jsou chráněny jiné druhy necílových motýlů. S touto tezí se, kromě jiných autorů, ztotožňují Pilarska et al. (2006) a zmiňují, že *E. maimaiga* má nulový, případně absolutně zanedbatelný vliv na necílové organismy.

E. maimaiga infikuje bekyni velkohlavou ve stadiu housenky 4. až 6. instaru (Tabaković-Tošić et al., 2012) a za dobrých podmínek se velice snadno pomocí spor šíří dále mezi ostatní jedince mûry. Rychlost infekce a dalšího šíření na hostitele závisí na okolních podmínkách, především na výskytu srážek. Stejně jako většina ostatních hub, potřebuje i tato pro vývoj vyšší vlhkost (Zúbrik et al., 2014). Časté srážky během května a června významně prospívají ke klíčení azygospor, které obvykle probíhá 1-2 dny po dešti díky humiditě blížící se 100 % (Tabaković-Tošić, 2014a). Za minimální vlhkost, při které jsou ještě azygospory schopny klíčit, je považováno 50 % (Zúbrik et al., 2014). *E. maimaiga* může přispět k dramatickému poklesu populací bekyně velkohlavé během vlhkých let, nicméně mohou se i nadále objevovat ohniska výskytu, zejména jsou-li suchá jara (Hajizadeh et al., 2011). Za vhodných podmínek může *E. maimaiga* zredukovat počty bekyně o 82,9 – 98,0 %, což v Srbsku dokázala Tabaković-Tošić (2014b). V Bulharsku pak obdobně velké počty zahubených housenek pátých a šestých instarů (okolo 87,5 %) zaznamenali v roce 2005 Mirchev et al. (2013) a dodávají, že vaječné snůšky byly zredukovány až o 96,4 %.

Biologická ochrana byla prováděna v severovýchodní Severní Americe, kde je bekyně velkohlavá nepůvodním škůdcem a rovněž v Bulharsku (Georgiev et al., 2012c), kde je původní (Kenis et al., 2017). Umělé vysazení proběhlo v letech 1999 a 2000 a celkem úspěšně prokázalo, že se *E. maimaiga* dokáže samostatně šířit a infikovat housenky bekyní. V roce 2015 pak byl dokázán vliv uměle vysazeného bioagens i na 30-70km vzdálených územích od míst introdukce (Tabaković-Tošić, 2014a). Na území České republiky byl její výskyt, vzhledem k jejímu šíření v Bulharsku (Zúbrik et al., 2018), rovněž předpokládán především v ohniscích

výskytu bekyně velkohlavé. V letech 2014-2016 však nebyla vzhledem k pravděpodobně chybné metodice na našem území objevena. Po upravení této metodiky však byl výskyt *E. maimaiga* na našem území potvrzen v letech 2018-2019 (Holuša et al., 2020). Pilarska et al. (2006) uvádějí, že patogen v oblasti výskytu bekyně přetrvává i za nízkých populačních hustot hostitele, což rozhodně stojí za pozornost, jelikož většina patogenů je obvykle na hustotě závislá. Dále uvádí, že azygospory mohou za dobrých podmínek setrvávat v půdě i 10–11 let a jsou schopny kdykoliv během této doby opět inokulovat hostitele, což potvrzují Reilly et al. (2014). Hajek et al. (2000) na základě laboratorních testů uvádějí, že je teoreticky možné *E. maimaiga* izolovat z půdy, kde se vyskytovala, i po dvanácti letech. Zajímavé je, že azygospory ukryté v půdě nevyklíčí všechny najednou. Některé z nich zůstávají jako rezervoáry infekce do dalších let (Pilarska et al., 2013).

Z kadáverů housenek ji lze rovněž spolehlivě izolovat (Pilarska et al., 2000). Přítomnost patogenu lze vyzorovat i v terénu. Typickým znakem je, že mrtvé housenky visí na stromě hlavami dolů a jejich tělo je ohnuté do pravého úhlu (Hrašovec et al., 2013).

3.5.2 *Bacillus thuringiensis*

Bacillus thuringiensis var. *kurstaki* může být účinnou složkou biopesticidu určeného k biologickému boji proti *L. dispar* (Hrašovec et al., 2013; Zamoum et al., 2014). Tato grampozitivní bakterie byla poprvé izolována z housenky bource morušového v roce 1901 (Ohba & Aizawa, 1986). Bt, což je oficiální zkratka pro tuto bakterii, proniká do těla hostitele a v jeho střevě produkuje krystalické proteiny, které mají insekticidní účinky. Postupně dochází k ochrnutí středního střeva hostitele, což znemožňuje přijímání potravy, a následné smrti. Bt má nespornou výhodu, že nepůsobí negativně na obratlovce a rostliny, protože je vysoce stabilní a rozpouští se v alkalickém prostředí, které se vyskytuje právě ve středním střevě hmyzích hostitelů (Sparks et al., 2013). Účinky Bt v těle hostitele se projevují zhruba po 2-4denní inkubační době (Dubois & Dean, 1995). Housenky následně hynou během 3–7 dní. Těla těchto uhynulých housenek jsou charakteristicky obloukovitě ohnutá a vyplněná zelenkavou tekutinou, kterou se mohou nakazit další jedinci (Vakula et al., 2015). Díky těmto pozitivním vlastnostem je Bt vhodným kandidátem na použití v přípravcích pro biologickou ochranu. Bt je hojně využívána nejen v lesnictví, ale i v zemědělství, kde vykazuje prokazatelně kladné výsledky v boji proti nežádoucím organismům (Broderick et al., 2000).

3.5.3 LdNPV

NPV neboli nuclear polyhedrosis virus, může způsobovat značnou mortalitu larválních stadií bekyní (Lee & Pemberton, 2010). Patří mezi Baculoviridae (Narang et al., 2001; Ishikawa et al., 2004). Konkrétně u *L. dispar* se někdy vylišuje forma LdNPV (Holuša et al., 2020). Tento DNA virus je vysoce patogenní a jeho přenos probíhá v horizontálním směru. Po smrti larvy, která je tímto virem infikována, dochází ke značnému uvolňování okluzních tělísek, která ulpívají například na potravě housenek. Zde jsou pozřena a tím infikují další jedince. Je zřejmé, že čím větší je hustota populace hostitele, tím větší množství okluzních tělísek se z jejich nakažených mrtvých těl rozšíří mezi nenakažené jedince (Myers & Cory, 2015). NPV se vyskytují ve dvou formách. První z nich je přímo navázána na genom přenašeče, druhá je segmentovanou kopií ve formě virionu (Pearson et al., 2000; Lovallo et al., 2002). Tyto viriony mohou být jednotlivě, nebo ve shlucích (Slavicek & Popham, 2005). Ilyinykh et al. (2017) naznačují, že u bekyní nakažených tímto virem byla zjištěna hormonální nerovnováha, což může vést ke snížení syntézy některých klíčových proteinů a tím ovlivnit líhnutí jedinců z vajíček. To by mělo za následek výrazné snížení populace škůdce. V současné době jsou k redukci *L. dispar* vyráběny přípravky obsahující právě tento virus (Bakhvalov et al., 2009).

4 Metodika

4.1 Terénní práce

Výzkum probíhal v roce 2020. Byly vybrány tři studijní oblasti, kde se historicky vyskytovaly bekyně velkohlavé a prokazatelně zde docházelo ke gradacím (Tabulka 1). Jednalo se o porosty, kde se vyskytovaly, ba přímo převažovaly duby s věkem vyšším čtyřiceti let. Tyto oblasti se nacházely ve středních Čechách, na jižní Moravě a v Bulharsku. Ve středních Čechách bylo zkoumáno deset lokalit, které se nachází na území hlavního města Prahy, na Moravě osm lokalit, v Bulharsku jedna. V posledních dvou zmiňovaných se objevuje cyklické přemnožení bekyně velkohlavé, v Praze se přemnožení vyskytuje sporadicky. Dále je nutné zmínit, že z Bulharska byly vzorky zaslány a nebyly zde zkoumány populační hustoty.

Stát	Oblast	Lokalita	Nadmořská výška	Souřadnice	Počet transektů
Česká republika	Praha	Divoká Šárka	325 m.n.m.	50.095, 14.315	5
Česká republika	Praha	Dubeč	265 m.n.m.	50.056, 14.585	3
Česká republika	Praha	Hostivař	242 m.n.m.	50.039, 14.521	5
Česká republika	Praha	Chodov	275 m.n.m.	50.036, 14.477	5
Česká republika	Praha	Klánovice	251 m.n.m.	50.095, 14.662	5
Česká republika	Praha	Krč	245 m.n.m.	50.021, 14.481	5
Česká republika	Praha	Kunratice	225 m.n.m.	50.023, 14.469	5
Česká republika	Praha	Kyje	245 m.n.m.	50.096, 14.550	5
Česká republika	Praha	Obora Hvězda	350 m.n.m.	50.083, 14.339	5
Česká republika	Praha	Xaverov	249 m.n.m.	50.095, 14.613	5
Česká republika	Jižní Morava	Dubňany	194 m.n.m.	48.923, 17.049	5
Česká republika	Jižní Morava	Hluboké Mašůvky	324 m.n.m.	48.926, 16.055	5
Česká republika	Jižní Morava	Mařovice	373 m.n.m.	49.046, 16.364	5
Česká republika	Jižní Morava	Milovický les	278 m.n.m.	48.838, 16.689	5
Česká republika	Jižní Morava	Uhřice	380 m.n.m.	49.077, 16.934	5
Česká republika	Jižní Morava	Únanov	320 m.n.m.	48.891, 16.117	5
Česká republika	Jižní Morava	Valtice	200 m.n.m.	48.747, 16.792	5
Česká republika	Jižní Morava	Vrbice	270 m.n.m.	48.916, 16.912	5
Bulharsko	Východní Bulharsko	Balčik	199 m.n.m.	43.411, 28.132	-

Tabulka 1: Základní údaje o zkoumaných lokalitách.

K hodnocení výskytu bekyní velkohlavých v daných lokalitách byla použita Turčekova metoda, která se běžně při určování populačních hustot těchto živočichů používá. Tato metoda funguje tak, že jsou vytvořeny liniové transekty v každé lokalitě. Těchto transektů je pět a každý z nich je tvořen stovkou stromů. Na lokalitě Dubeč byla kontrola provedena pouze na třech transektech z důvodu menší plochy studovaného porostu. Optimální bylo prohlížet stromy ve dvojici, kdy jeden kontroluje jednu stranu stromu a druhý druhou. Po vytyčení těchto transektů byly kontrolovány stromy a přítomnost vaječných snůšek na nich. Monitoring probíhal v období od března do dubna. V případě výskytu vaječných snůšek byla zaznamenána dřevina, na které se nacházely, pořadové číslo této dřeviny, velikost (délka a šířka v mm) těchto snůšek a případně počet, bylo-li jich na jednom stromu více. Kromě toho byl rovněž zaznamenáván i výskyt starých snůšek. Stejně jako v případě čerstvě vykladených byla zaznamenána jejich velikost, počet a číslo stromu, na kterém byly umístěny. Na každé lokalitě byl vypočten průměrný počet nových a starých snůšek na jeden strom na transektu. Dále byly vaječné snůšky ze stromu opatrně sejmuty a uzavřeny do označených neprodyšných sáčků, tyto byly uloženy do chladu, aby nedošlo k vylíhnutí housenek před spočítáním vajíček.

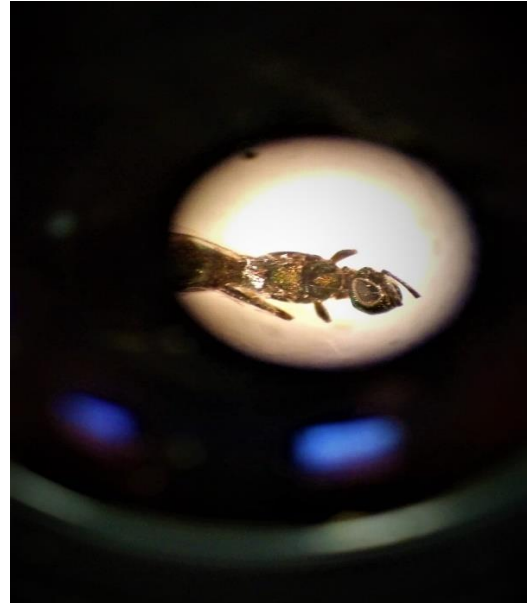
4.2 Laboratorní práce

Po sesbírání veškerých snůšek bylo nutno pečlivě spočítat jednotlivá vajíčka, která se ve snůškách nacházela. Postupně byla vajíčka opatrně oddělována tak, aby nedošlo k jejich poškození. Jejich počty byly zaznamenány a vajíčka byla uložena do Petriho misek, kde se z nich následně za běžné pokojové teploty vylíhly housenky.

Tyto housenky prvního instaru byly ponechány bez potravy v Petriho miskách, případně dalších nádobách a po jejich exitu byly znovu přepočítány (Obrázek 1). Stejně tak byla spočítána nevylihnutá vajíčka v jednotlivých snůškách. Dalším krokem bylo zjištění přítomnosti parazitoidů. Ti byli postupně odebíráni, ukládáni do 70% lihu a následně byl zjišťován jejich počet, druh a u některých jedinců pohlaví (Obrázek 2).



Obrázek 1: Počítání housenek a detekce parazitoidů.



Obrázek 2: Detekce pohlaví *Anastatus japonicus*.

4.3 Statistická analýza dat

Statistické zpracování dat (mnohonásobná porovnání, Kruskal-Wallisovy testy, Wilcoxonův párový test, korelace apod.) a grafická zobrazení (krabicové grafy) byly provedeny v programu TIBCO Statistica™ (TIBCO Software Inc., USA).

Všechny uvedené tabulky byly vytvořeny v programu MS Excel.

5 Výsledky

5.1 Populační hustoty

Populační hustoty byly zkoumány pouze na lokalitách v České republice. Celkem bylo prohledáno 18 lokalit, na kterých se nacházelo 88 transektů čítajících sto stromů, v jednom případě 101. Dohromady tedy bylo na území České republiky detekováno 8801 dřevin. Druhy a jejich procentuální zastoupení jsou uvedeny v následující Tabulce 2:

Dřevina	Počet	Zastoupení (%)
<i>Quercus robur</i> (L.) & <i>petraea</i> (Matt.) Liebl.	5619	63,85
<i>Quercus rubra</i> (Buckl.)	965	10,96
<i>Carpinus betulus</i> (L.)	946	10,75
<i>Tilia cordata</i> (Mill.)	453	5,15
<i>Acer campestre</i> (L.)	159	1,81
<i>Pinus sylvestris</i> (L.)	149	1,69
<i>Acer platanoides</i> (L.)	98	1,11
<i>Fagus sylvatica</i> (L.)	85	0,97
<i>Fraxinus excelsior</i> (L.)	68	0,77
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	54	0,61
<i>Acer negundo</i> (Boehmer) Maxim.	49	0,56
<i>Larix decidua</i> (Mill.)	44	0,50
<i>Robinia pseudoacacia</i> (L.)	36	0,41
<i>Betula pendula</i> Roth	35	0,40
<i>Acer pseudoplatanus</i> (L.)	17	0,19
<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC	8	0,09
<i>Prunus avium</i> (L.) L.	6	0,07
<i>Populus tremula</i> (L.)	4	0,05
<i>Acer carpinifolium</i> Sieb. & Zucc.	2	0,02
<i>Prunus padus</i> (L.)	2	0,02
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	1	0,01
<i>Corylus avellana</i> (L.)	1	0,01
CELKEM:	8801	100

Tabulka 2: Procentuální zastoupení druhů dřevin ve studovaných lokalitách.

Z Tabulky 2 je patrné, že většinovým zastoupením ve vybraných porostech se vyskytovaly duby. Dub letní *Quercus robur* L. a dub zimní *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. společně s dubem červeným *Quercus rubra* Buckl. zaujmají přes 70 % z celkového počtu druhů. Dalšími druhy s výrazným zastoupením jsou habr obecný *Carpinus betulus* L. a lípa srdčitá *Tilia cordata* Mill.

Z dřevin, na kterých se nacházely snůšky, je nutno zmínit zastoupení dubů. V případě moravských lokalit se na dubech nacházelo 46 % starých a nových snůšek bylo 66,68 %. Další dřevinou, kde se snůšky nacházely, je habr obecný, na němž se nacházelo 26 % nových snůšek a nepatrně méně snůšek nových, konkrétně 24,79 %. Staré snůšky byly dále nalezeny na dubech červených (23 %), lípě srdčité (3 %) a po jednom procentu na javoru klenu a trnovníku akátu. Počty snůšek a jejich zastoupení na Moravě jsou uvedeny v následující Tabulce 3:

Dřevina	Staré snůšky	%	Nové snůšky	%
<i>Acer campestre</i>	-	-	153	5,02
<i>Acer negundo</i>	-	-	6	0,20
<i>Acer platanoides</i>	-	-	2	0,07
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1	1,00	1	0,03
<i>Betula pendula</i>	-	-	1	0,03
<i>Carpinus betulus</i>	26	26,00	755	24,79
<i>Crataegus laevigata</i>	-	-	1	0,03
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	-	1	0,03
<i>Larix decidua</i>	-	-	9	0,30
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	7	0,23
<i>Prunus avium</i>	-	-	1	0,03
<i>Prunus padus</i>	-	-	1	0,03
<i>Quercus robur & petraea</i>	46	46,00	2031	66,68
<i>Quercus rubra</i>	23	23,00	9	0,30
<i>Robinia pseudoacacia</i>	1	1,00	5	0,16
<i>Tilia cordata</i>	3	3,00	63	2,07
CELKEM	100	100,00	3046	100,00

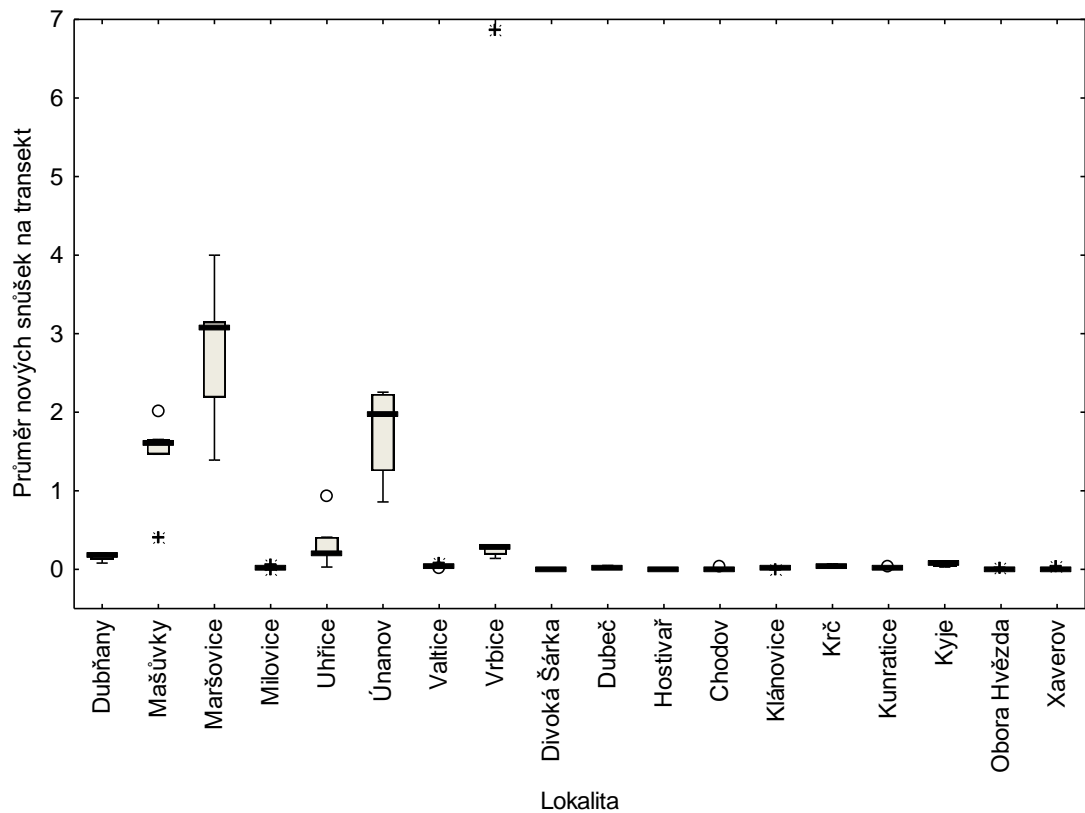
Tabulka 3: Zastoupení dřevin se snůškami *L. dispar* na moravských lokalitách.

Dřevina	Staré snůšky	%	Nové snůšky	%
<i>Carpinus betulus</i>	-	-	9	10,98
<i>Picea abies</i>	-	-	4	4,88
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	1	1,22
<i>Quercus robur & petraea</i>	7	58,33	46	56,10
<i>Quercus rubra</i>	4	33,33	20	24,39
<i>Tilia cordata</i>	1	8,33	2	2,44
CELKEM	12	100	82	100

Tabulka 4: Zastoupení dřevin se snůškami *L. dispar* na lokalitách v Praze.

Snůšky nové pak byly dále nalezeny na javoru babyce (5,02 %), lípě srdčité (2,07 %), dubu červeném a modřínu opadavém, přičemž z celkového množství vybraných dřevin šlo již jen o 0,30 %. Sem tam byly pozorovány snůšky na borovici lesní (0,23 %), javoru jasanolistém (0,20 %), trnovníku akátu (0,16 %) a javoru mlčí (0,16 %). Na hlohu obecném, jasanu

ztepilém, javoru klenu, střešše obecné a třešni ptačí byly zaznamenány snůšky pouze jednotlivě, což zaujímalo pouze 0,3 % viz Tabulka 4.



Obrázek 3: Srovnání míry průměrného počtu nových snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých lokalit. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehklých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.

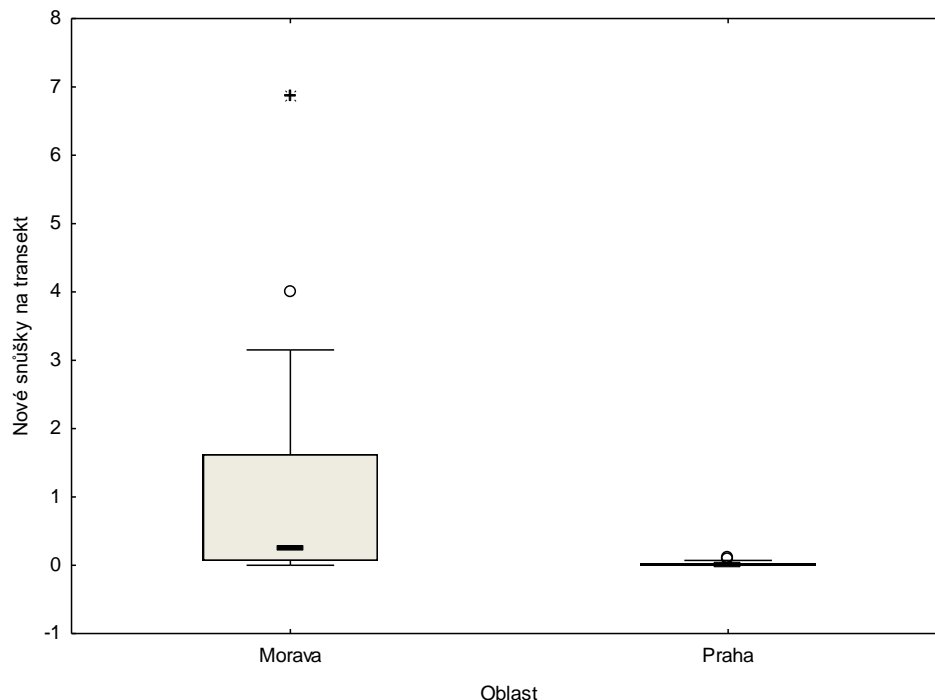
Na pražských lokalitách, tedy na místech s přemnožením vyskytujícím se sporadicky, opět dominovaly duby s počty snůšek, a to nejen starých s 58,33% zastoupením, ale i nových se zastoupením 56,10 %. Dále se staré snůšky vyskytovaly na dubech červených (33,33 %) a na lípě srdčité (8,33 %). Novými snůškami se honosily rovněž duby červené (24,39 %), habry obecné (10,98 %), smrky ztepilé (4,88 %), dvě lípy srdčité (2,44 %) a také jedna jediná borovice lesní, kterážto zaujímá 1,22 % z celku. Nejvyšší počty vaječných snůšek byly zjištěny na lokalitách na Moravě, především v Maršovicích a Únanově (Obrázek 3 a Tabulka 5).

Průměrná plocha starých snůšek na pražských lokalitách byla 2,41 cm² a u nových snůšek 10,21 cm². Průměrná plocha moravských snůšek byla 7,73 cm² u snůšek starých a 54,58 cm² u snůšek nových. Rozdíly mezi počty snůšek v Praze a na Moravě byly statisticky signifikantně

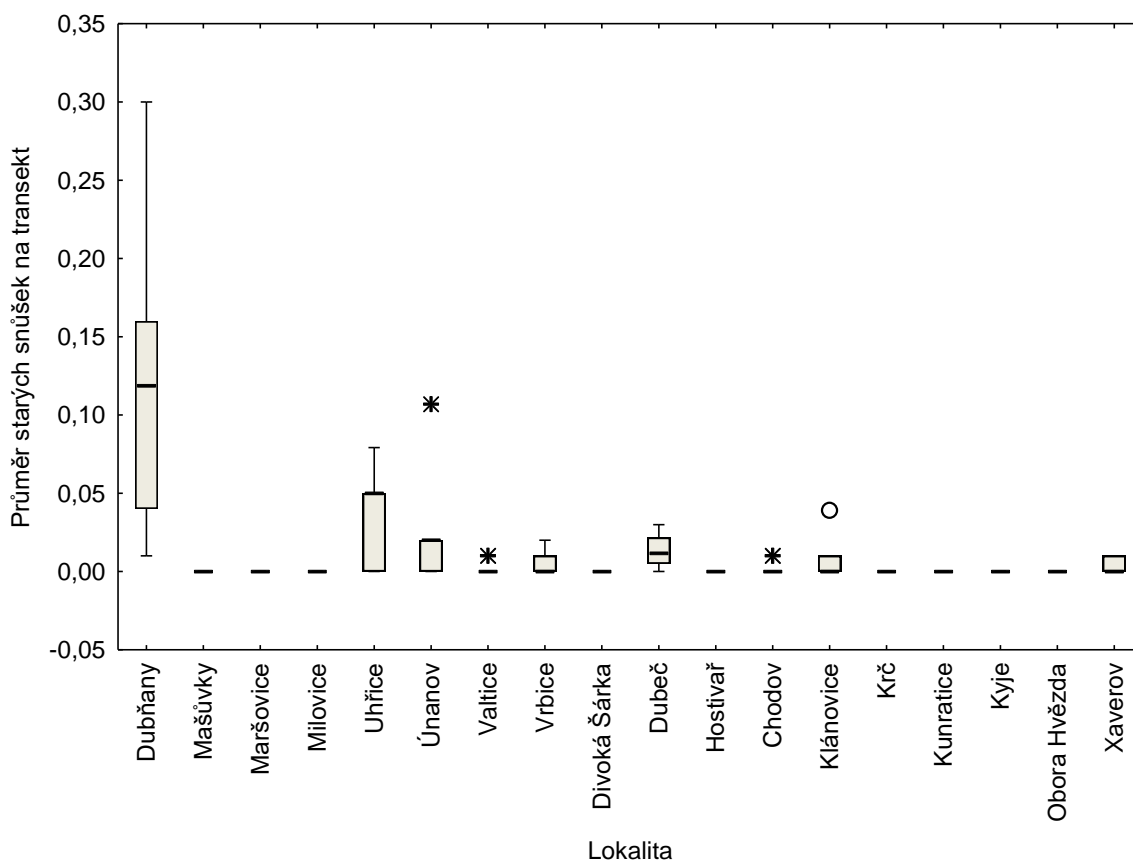
průkazné. Více snůšek bylo zjištěno na Moravě [Kruskal-Wallisův test: $H(1, N = 89) = 46,24$, $p < 0,0001$; Obrázek 4].

Lokalita	Průměrný počet starých snůšek	Průměrná plocha starých snůšek	Průměrný počet nových snůšek	Průměrná plocha nových snůšek
Dubňany	$0,13 \pm 0,10$	$39,89 \pm 22,99$	$0,16 \pm 0,05$	$61,02 \pm 10,29$
Maršovice	-	-	$2,43 \pm 0,89$	$30,70 \pm 16,11$
Mašůvky	-	-	$1,41 \pm 0,5$	$11,90 \pm 7,7$
Milovice	-	-	$0,02 \pm 0,02$	$6,80 \pm 6,50$
Uhřice	$0,04 \pm 0,03$	$18,6 \pm 15,5$	$0,35 \pm 0,31$	$110,06 \pm 72,81$
Únanov	$0,03 \pm 0,04$	-	$1,66 \pm 0,56$	$26,01 \pm 15,00$
Valtice	$0,002 \pm 0,004$	$0,26 \pm 0,52$	$0,04 \pm 0,02$	$16,94 \pm 14,57$
Vrbice	$0,06 \pm 0,01$	$3,10 \pm 6,19$	$1,55 \pm 2,66$	$173,42 \pm 125,87$
Divoká Šárka	-	-	-	-
Dubeč	$0,01 \pm 0,01$	$13,16 \pm 11,61$	$0,02 \pm 0,02$	$31,14 \pm 29,94$
Hostivař	-	-	-	-
Chodov	$0,002 \pm 0,004$	$1,8 \pm 3,6$	$0,008 \pm 0,01$	$6,6 \pm 7,44$
Klánovice	$0,01 \pm 0,02$	$9,42 \pm 16,22$	$0,02 \pm 0,01$	$8,06 \pm 5,42$
Krč	-	-	$0,04 \pm 0,02$	$31,68 \pm 23,75$
Kunratice	-	-	$0,01 \pm 0,01$	$4,29 \pm 6,36$
Kyje	-	-	$0,07 \pm 0,03$	$24,90 \pm 13,82$
Obora Hvězda	-	-	$0,002 \pm 0,004$	$0,76 \pm 1,5$
Xaverov	$0,004 \pm 0,005$	$4 \pm 4,96$	$0,008 \pm 0,012$	$3,86 \pm 7,7$

Tabulka 5: Průměrné počty starých a nových snůšek na lokalitách a jejich průměrné plochy.



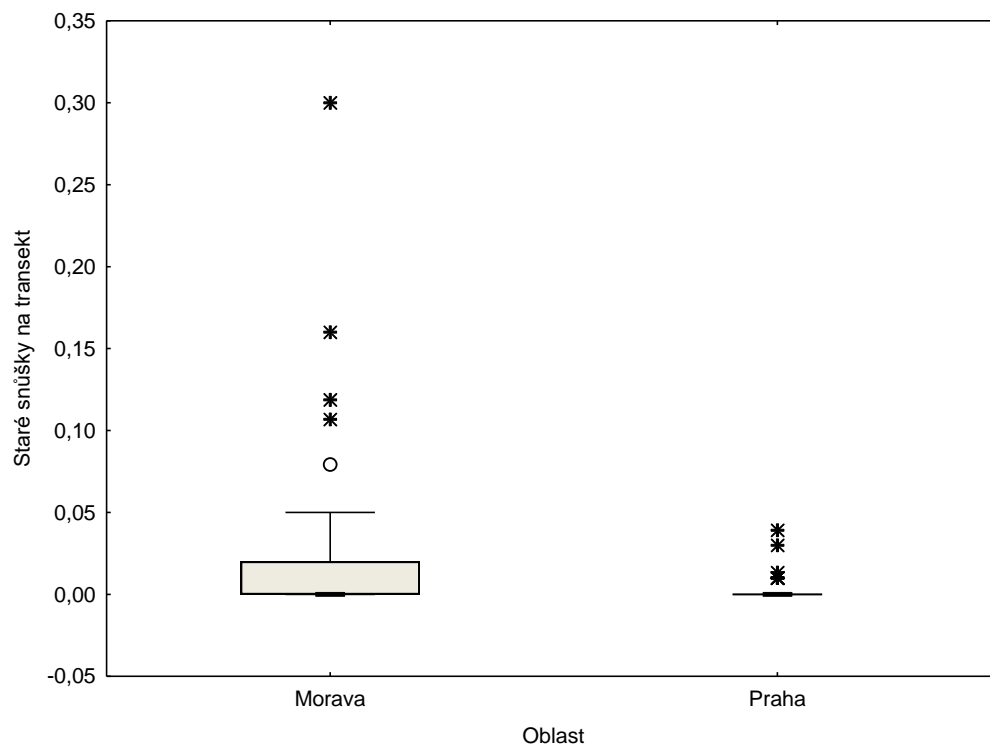
Obrázek 4: Srovnání míry průměrného počtu nových snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.



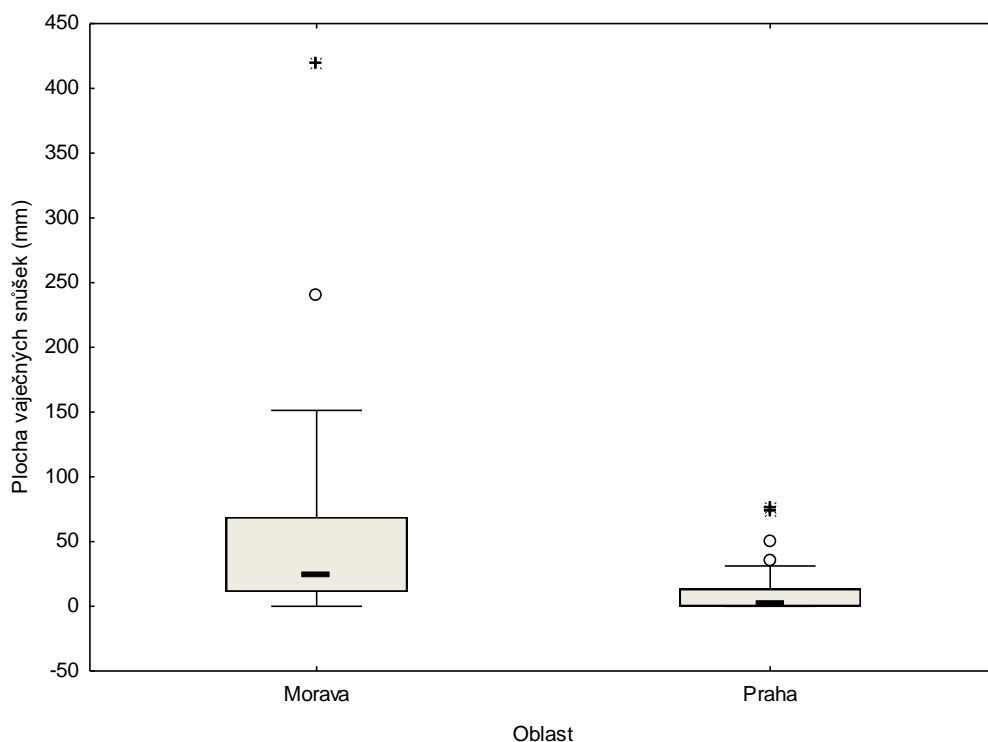
Obrázek 5: Srovnání míry průměrného počtu starých snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých lokalit. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.

Srovnatelné výsledky byly získány srovnáním průměrného počtu starých vaječných snůšek, kde byly rovněž zjištěny nejvyšší hustoty v moravských lokalitách, především v Dubňanech a Uhřicích [Kruskal-Wallisův test: $H(1, N = 89) = 5,57, p < 0,05$] (Obrázek 5 a Obrázek 6).

Při srovnávání rozměrů nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé vyšlo najevo, že plochy těchto snůšek byly na moravských lokalitách větší než v oblasti Prahy [Kruskal-Wallisův test: $H(1, N = 89) = 26,31, p < 0,00001$] (Obrázek 7). V případě snůšek starých se neobjevovaly signifikantní rozdíly ve velikosti [Kruskal-Wallisův test: $H(1, N = 89) = 1,41, p > 0,05$].



Obrázek 6: Srovnání míry průměrného počtu starých snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.



Obrázek 7: Srovnání plochy (šířka x délka) nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé na transektu podle jednotlivých oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.

5.2 Hodnocení vaječné parazitace

Snůšky v Praze byly sesbírány na lokalitách Klánovice a Dubeč. Celkem zde bylo nasbíráno 13 snůšek, v nichž bylo napočítáno 3678 vajíček. Snůšky z Moravy pocházely z lokalit Dubňany, Uhřice a Vrbice. Na těchto územích jich bylo odebráno 15 a ty souhrnně obsahovaly 2758 vajíček. A konečně pak z Bulharska bylo přivezeno 19 snůšek, na nichž bylo celkové množství 12 702 vajíček.

Dohromady tak bylo zkoumáno 47 snůšek o celkovém počtu 19 138 vajíček *L. dispar*. V tomto vypočítaném množství byly nalezeny dva druhy parazitoidů. Prvním z nich je *Ooencyrtus kuvanae*, který byl detekován na moravských snůškách. Jeden jedinec pocházel z Dubňan, dva z Uhřic a nejvyšší počet *O. kuvanae* byl nalezen ve snůškách pocházejících z Vrbic, šlo o čtyři jedince tohoto parazitoida.

Druhým zjištěným parazitoidem, který se vyskytoval v mnohonásobně hojnějších počtech než *O. kuvanae*, byl *Anastatus japonicus*. Povšechně bylo detekováno 55 jedinců v Uhřicích, přičemž zde bylo 7 samců a 48 samic. Z Vrbických snůšek bylo vysbíráno 168 těchto parazitoidů (63♂; 105♀). V pražských Klánovicích bylo nalezeno 24 samic a 2 samci, tedy dohromady 26 jedinců *O. kuvanae*. Další pražskou lokalitou, kde byl tento parazitoid nalezen, byly Dubňany, v jejichž snůškách jsme našli 19 samic a 3 samce, dohromady 22 kusů. Posledním územím, kde byli nalezeni jedinci *O. kuvanae* o celkovém počtu 19 kusů (4♂ a 15♀), bylo Bulharsko.

Oblast	Lokalita	Počet vajíček	<i>Anastatus japonicus</i>	<i>Ooencyrtus kuvanae</i>	Průměrná parazitace <i>A. japonicus</i> (%)	Průměrná parazitace <i>O. kuvanae</i> (%)	Průměrná mortalita vajíček (%)	Průměrná mortalita vajíček bez parazitace (%)
Praha	Klánovice	3469	26	-	0,7 ± 1,3	-	6,0 ± 7,4	5,6 ± 7,7
Praha	Dubeč	209	22	-	11,3 ± 2,8	-	68,5 ± 34,4	58,9 ± 29,6
Morava	Dubňany	778	-	1	-	0,2 ± 0,5	6,2 ± 6,3	5,9 ± 5,8
Morava	Uhřice	844	55	2	7,0 ± 13,0	0,6 ± 1,3	32,2 ± 24,2	24,5 ± 20,1
Morava	Vrbice	1136	168	4	12,0 ± 11,9	1,4 ± 2,8	54,2 ± 10,5	40,8 ± 15,1
Bulharsko	Balčík	12702	19	-	0,2 ± 0,3	-	59,9 ± 29,3	59,8 ± 29,3

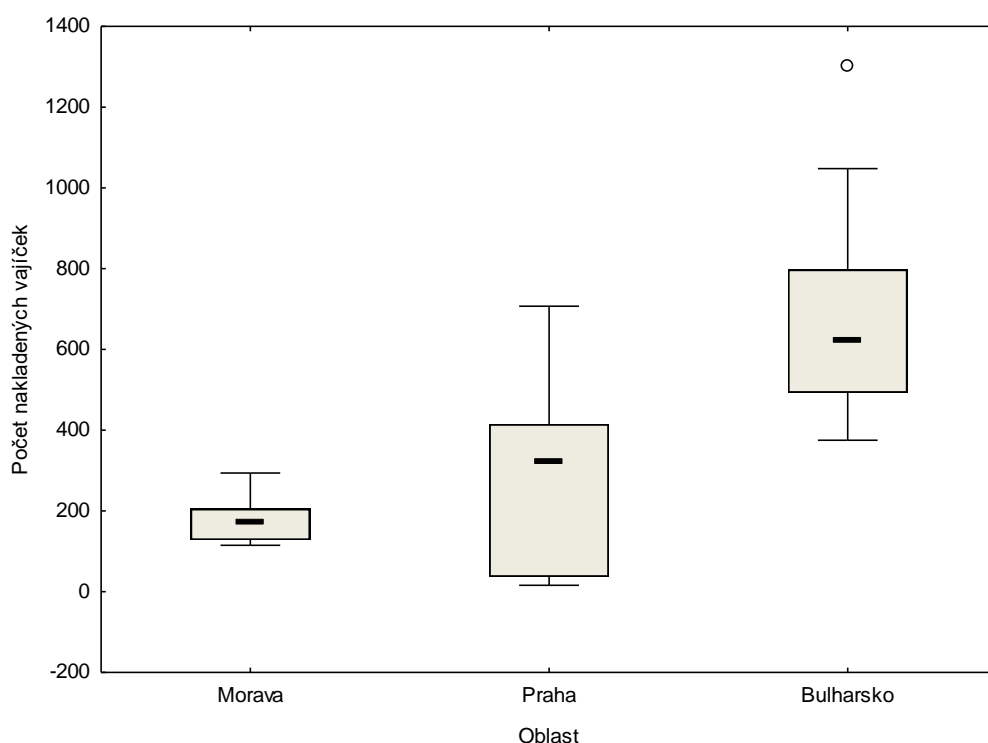
Tabulka 6: Průměrná parazitace na lokalitách, průměrná mortalita parazitovaných vajíček ve snůškách a průměrná mortalita vajíček bez parazitace.

V uvedené Tabulce 6 je zaznamenána průměrná parazitace snůšek, kde byla zjištěna přítomnost parazitoidů. Z těchto hodnot vyplývá, že nejvyšší průměrná parazitace oběma objevenými druhy byla detekována v moravských Vrbicích.

Dále je zde uvedena průměrná mortalita vajíček se směrodatnou odchylkou na každé lokalitě, přičemž je patrné, že největší mortalita byla zjištěna v pražské Dubči. Nejvyšší

mortalita vajíček bekyně velkohlavé bez přičinění parazitoidů byla zaznamenána v bulharském Balčiku.

Celkové procento parazitace v Praze bylo $4,8 \pm 5,5$ %. Mortalita parazitovaných vajíček se pohybovala okolo $30,0 \pm 37,6$ % a mortalita vajíček bez parazitace $26,1 \pm 32,4$ %. Na Moravě pak byla zjištěna parazitace *A. japonicus* okolo $6,3 \pm 11,1$ %, u *O. kuvanae* vycházela $0,8 \pm 1,8$ %, mortalita vajíček s parazitoidy byla $30,8 \pm 25,1$ % a bez parazitoidů $23,7 \pm 20,6$ %. Nejvyšší počty vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé byly zjištěny na území Bulharska (Obrázek 8 a Tabulka 7).

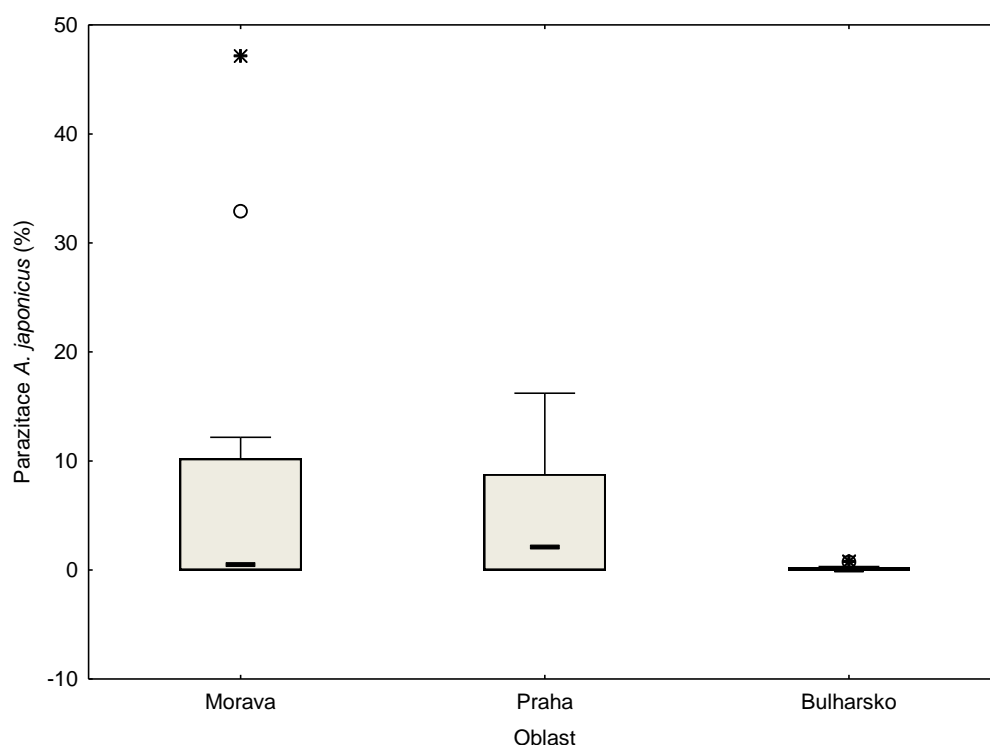


Obrázek 8: Srovnání počtu nakladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehle hodnoty.

	Morava R: 13, 133	Praha R: 18, 308	Bulharsko R: 36, 474
Morava	 	0,957896	0,000002
Praha	0,957896	 	0,000697
Bulharsko	0,000002	0,000697	

Tabulka 7: Mnohonásobné porovnání (Kruskal-Wallisův test) počtu nakladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Tučně zvýrazněné hodnoty poukazují na statisticky signifikantní rozdíly.

Parazitace vajíček parazitoidem *A. japonicus* byla ve všech oblastech srovnatelná a nebyly zjištěny statisticky signifikantní rozdíly [Kruskal-Wallisův test: $H(2, N=47) = 5,42, p > 0,05$] (Obrázek 9).



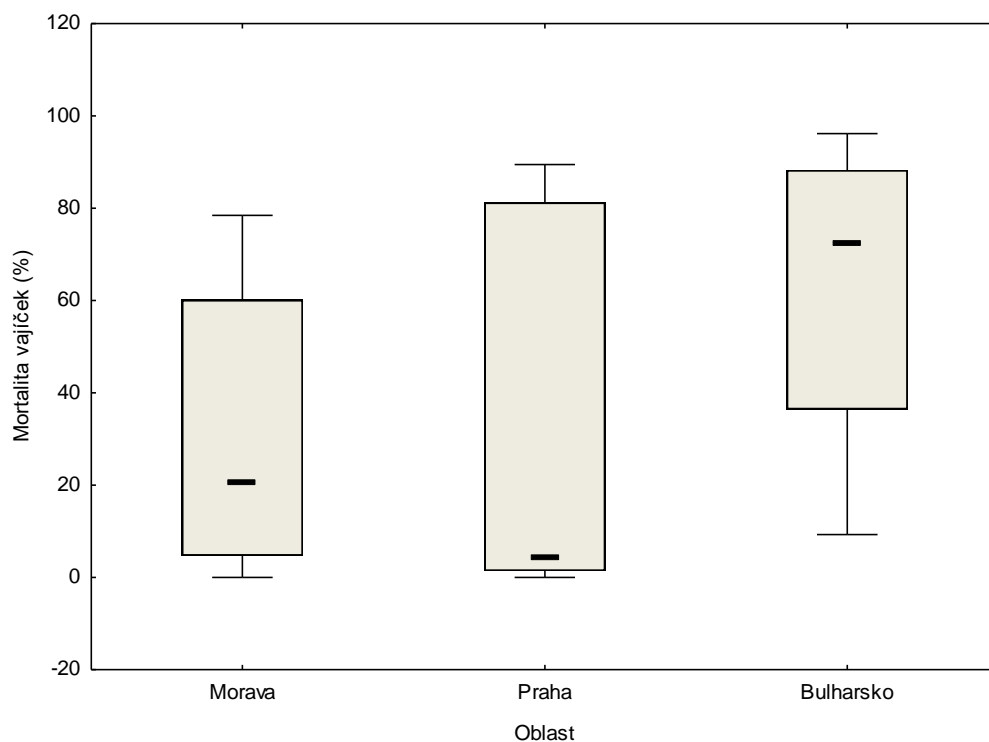
Obrázek 9: Srovnání míry parazitace nakladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehle hodnoty, hvězdička odpovídá extrému.

Celková mortalita vajíček byla v Bulharsku vyšší než na území Prahy. Moravské lokality byly s oběma oblastmi z hlediska úmrtnosti vajíček srovnatelné (Tabulka 8 a Obrázek 10).

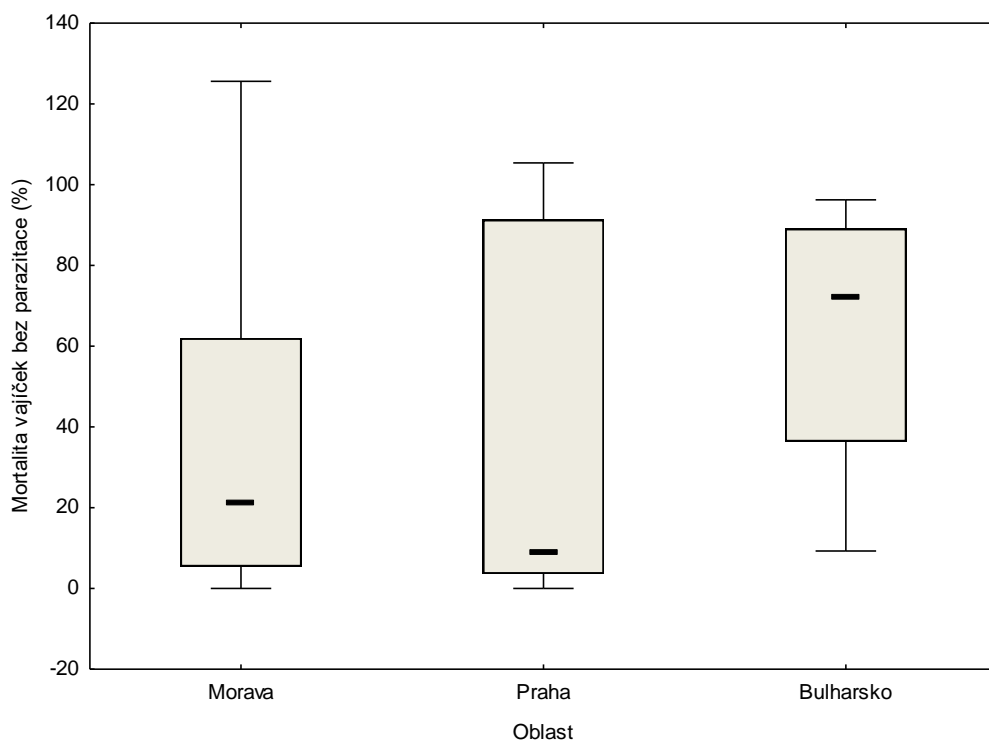
Mortalita vajíček způsobená jiným faktorem, než parazitací byla ve všech oblastech přibližně stejná [Kruskal-Wallisův test: $H(2, N=47) = 5,13, p > 0,05$] (Obrázek 11).

	Morava R: 20, 067	Praha R: 17, 769	Bulharsko R: 31, 368
Morava	 	1,000000	0,051038
Praha	1,000000	 	0,017578
Bulharsko	0,051038	0,017578	

Tabulka 8: Mnohonásobné porovnání (Kruskal-Wallisův test) celkové mortality vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Tučně zvýrazněné hodnoty poukazují na statisticky signifikantní rozdíly.



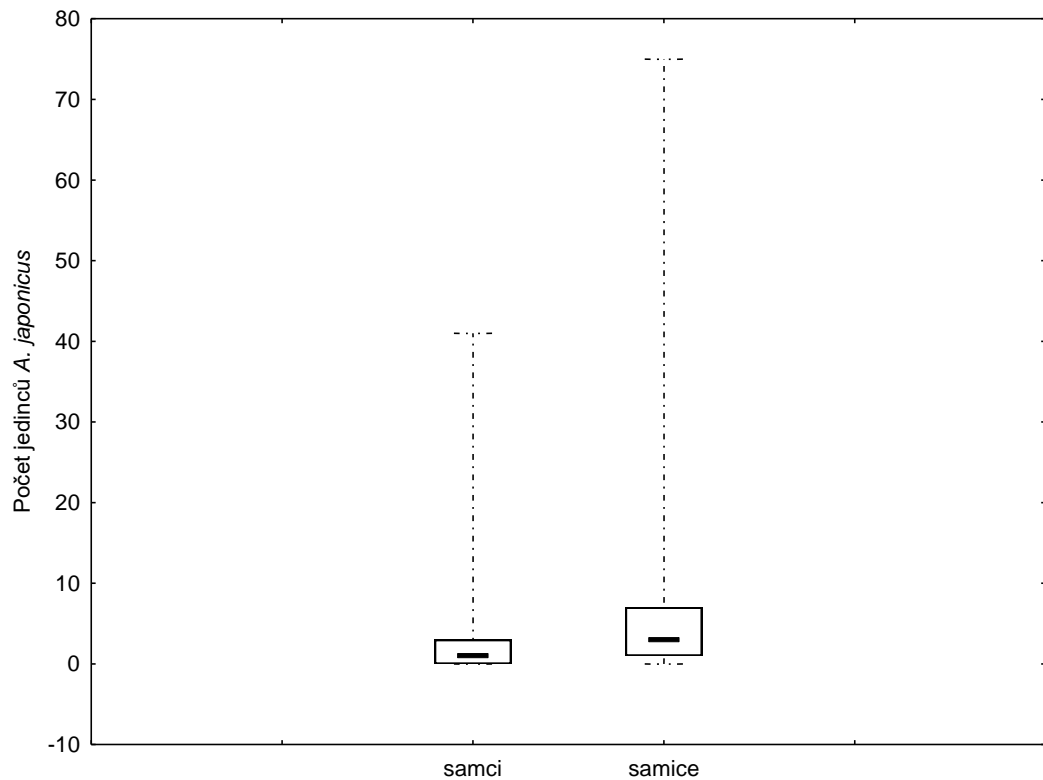
Obrázek 10: Srovnání míry celkové mortality nakladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot. Kroužek zobrazuje odlehlé hodnoty, hvězdička opovídá extrému.



Obrázek 11: Srovnání míry mortality nakladených vajíček (s vyloučením parazitace) ve snůškách bekyně velkohlavé dle jednotlivých studovaných oblastí. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah neodlehých hodnot.

Počet vajíček ve snůšce nekoreloval s počtem zjištěných parazitoidů ($y = 9,2949 - 0,0077 * x$; $r = -0,12$; $p > 0,05$; $r^2 = 0,01$).

Srovnáním počtu samců a samic *A. japonicus* ve vaječných snůškách bekyně velkohlavé byla zjištěna statisticky významná převaha samic (Wilcoxonův párový test: $z = 2,72$, $p < 0,01$) (Obrázek 12).



Obrázek 12: Srovnání zastoupení samců a samic parazitoida *A. japonicus* ve snůškách bekyně velkohlavé. Pomlčky zobrazují medián \pm 25-75% kvartil, svorka ukazuje rozsah minimálních a maximálních hodnot.

6 Diskuse

Výskyt bekyně velkohlavé a hostitelské dřeviny

V souladu s předchozími zjištěními je třeba konstatovat, že dominantní hostitelskou dřevinou pro kladení a žír bekyně velkohlavé je rod *Quercus* (Kamran, 1977; Hoch et al., 2001; Pilarska et al., 2006; a další). Bezmála 66,7% zastoupení dubu letního, zimního a červeného na Moravě a 80,5% zastoupení v Praze, coby dřevin, na nichž se vyskytovaly nové snůšky, je potvrzením této skutečnosti. Staré snůšky na Moravě, z nichž bylo 69 % rovněž na dubech a 91,7% zastoupení v Praze se zcela shoduje s poznatky, které ve svých pracích uvádí Hajizadeh et al. (2011) a Larsen et al. (2018).

Nelze však nesouhlasit ani s tvrzením, že tento škůdce je polyfágní, jak uvádí Lukášová & Vrána (2014), neboť mimo duby byly nalezeny snůšky i na dalších 14 druzích dřevin a rovněž lze potvrdit, že ačkoliv primárně vyhledává listnaté dřeviny, je možné jejich přítomnost odhalit i na jehličnanech, což také uvádí tito dva autoři. Během terénních prací bylo celkem devět snůšek objeveno na modříněch, čtyři na smrku a sedm na borovicích, což kromě předchozích autorů koresponduje i s poznatky Lance & Barbosy (1982). Přítomnost tohoto hmyzu na javorech, břízách a ve významných počtech i na habrech zase odpovídá výsledkům McCormicka et al. (2019).

Vakula et al. (2015) se zmiňuje, že *L. dispar* se nevyskytuje na jasanu ztepilém, což tato práce může potvrdit, neboť během průzkumu terénu nebyly snůšky bekyně na tomto druhu dřeviny objeveny, ačkoliv se na zkoumaných lokalitách nacházela. Vakula (2015) rovněž uvádí, že housenky se po svém vylíhnutí nechávají unášet větrem i na větší vzdálenosti, může se tak stát, že i přesto, že se hubka na stromě vyskytuje, nemusí zde probíhat žír. Nicméně i tak lze předpokládat, že nějaké procento housenek na dřevině zůstane a žír proběhne.

Populační hustoty bekyně velkohlavé

Srovnání populačních hustot bylo prováděno pouze na lokalitách vyskytujících se v České republice. Srovnávány byly dvě oblasti, přičemž na území Prahy se bekyně velkohlavá vyskytuje sporadicky a na Moravě byl prokázán cyklický výskyt.

Průměrné počty moravských snůšek byly vyšší než počty snůšek v pražských lokalitách, tento jev byl patrný nejen u snůšek nových, ale i u těch starých. V obou případech byly tyto rozdíly statisticky signifikantně průkazné. Celkově největší počty nových snůšek byly nalezeny

na lokalitě Maršovice a v Únanově (Obrázek 3; Tabulka 5). V případě snůšek starých dominovaly lokality Dubňany a Uhřice. Skopalová (2020) uvádí, že v Čechách bývají gradace slabší než na Moravě, což zcela koresponduje se zjištěnými výsledky i v této práci. Stejně jako v roce 2019 byly v moravských Maršovících nalezeny vysoké počty snůšek *L. dispar*, jejichž počty přesahovaly dvacet kusů na jednotlivé stromy. Obdobné výsledky jako zaznamenala Skopalová (2020) byly rovněž na lokalitě Únanov. Je tedy pravděpodobné, že gradace zde téměř neustupuje, nebo je její ústup velice pozvolný. Pomineme-li Maršovice a Únanov, byly počty snůšek bekyně velkohlavé na ostatních lokalitách nižší než v předchozích letech. Z čehož vyplývá, že se tyto lokality dostávají do fáze retrogradace a následně latence.

Zahradník (2014) považuje za kalamitní stav, překročí-li snůšky bekyně velkohlavé nalezené Turčekovou metodou, v průměru počet dvě hubky na jeden strom. Vakula (2015) uvádí stejný počet, ale dodává, že v případě porostů, které jsou ohroženy houbovými patogeny, či oslabeny jinými činiteli, je vhodné přikročit k zásahu již při populačních hustotách 0,5-1,9 snůšek na jeden kmen. Z Tabulky 5 je patrné, že průměrné počty nových snůšek překračují hodnotu 2 na území Moravy, a to v lokalitě Maršovice. Zde se vyskytovalo značné množství hubek. Na některých stromech jejich počet zdaleka překračoval i dvacet kusů. Bylo by tedy záhodno v této lokalitě přistoupit ke zvážení obranného zásahu a redukci *L. dispar*, aby nedošlo k vážnějšímu poškození dřevin a redukci přírůstu dřevní hmoty. Jako vhodné se jeví přípravky na bázi bioagens. Nabízí se například LdNPV (Lee & Pemberton, 2010; Holuša et al., 2020), který má bezmála 100% účinnost (Zahradník, 2014), nicméně v současné době, jak uvádí tento autor, není přípravek na této bázi registrován. Právě tato lokalita může v případě, že by zde byla provedena kvalitní studie účinnosti LdNPV, poskytnout prostředí pro možnou aplikaci zmíněného přípravku a vyzdvihnout jeho nespornou výhodu, kterou je účinnost pouze na cílový organismus. Alternativou může být zásah pomocí přípravku obsahujícího *Bacillus thuringiensis*, který je schválený (Hrašovec et al., 2013).

S ohledem na náklady některých obranných opatření by zřejmě stály za využití i přípravky obsahující houbu *Entomophaga maimaiga*, kterou lze izolovat z půdy i po několika letech (Hajek et al., 2000; Pilarska et al. 2013). Současně by tak byla připravena půda pro srovnání laboratorních pokusů první zmiňované skupiny autorů s výdrží *E. maimaiga* v terénu.

Další oblasti, kde je nutné počty bekyně velkohlavé monitorovat, jsou Únanov, Hluboké Mašůvky a Vrbice. Zde je přinejmenším záhodno sledovat zdravotní stav dřevin a zvážit vhodnost zásahu.

Podíváme-li se na průměrnou velikost snůšek na obou lokalitách, bylo zjištěno, že nové snůšky jsou na Moravě větší. Zajímavé je však zjištění, že se neobjevily statisticky signifikantní rozdíly ve velikosti snůšek starých. Skopalová (2020) uvádí, že v roce 2019 byly průměrné plochy snůšek na studovaných oblastech v Praze větší. Vzhledem k tomu, že v obou pracích byly porovnávány takřka stejné lokality, je možné, že na území Prahy gradace rychleji ustupuje, případně její vrchol netrvá tak dlouho, jako na jižněji položeném území Moravy. Rovněž lze spekulovat o korelaci plochy snůšek s počty vajíček, která se v ní nacházejí. Skopalová (2020) totiž uvádí, že průměrné počty vajíček byly na Moravě vyšší než v Praze. Je tedy možné, že bekyně v pražských lokalitách mohou vzhledem k severnějšímu výskytu klást vajíčka těsněji u sebe, aby byla více chráněna před relativně chladnějším podnebím. Otázkou zůstává, zda je tento faktor možné brát za relevantní a zda by nebylo vhodné podrobit tuto tezi dalšímu zkoumání.

Počty snůšek velmi pravděpodobně korelují s tím, jak se na daném území bekyně velkohlavá vyskytuje. Vzhledem k tomu, že na území Moravy je doložen cyklický výskyt a jsou zde prokazatelně větší počty starých i nových snůšek a v Praze je tomu naopak, je zjevné, že objevuje-li se přemnožení pravidelně, objevuje se větší počet jedinců, kteří kladou více snůšek.

Hodnocení vaječné parazitace

Vaječná parazitace již byla hodnocena ve všech třech oblastech, tedy v Praze, na Moravě a v Bulharsku. Hoch et al. (2001) uvádějí, že vaječní parazitoidi nejsou tak významně zastoupeni mezi redukčními faktory bekyně velkohlavé. Celkově nízká parazitace tedy zřejmě neovlivňuje významným způsobem populace bekyně velkohlavé v žádné ze studovaných oblastí.

Vzhledem k velice nízkým počtům jedinců *Ooencyrtus kuvanae* nebylo možné provést statistickou analýzu tohoto druhu. Z tohoto důvodu je pouze popisně uveden. Nízké počty tohoto parazitoida mohou být zapříčiněny více faktory. Jak uvádí Lukášová & Vrána, je to druh, který se objevuje především v mediteránu a vyhovuje mu tedy teplejší prostředí. To může poměrně stranit skutečnosti, že se vyskytoval na Jižní Moravě, která se nachází jižněji než Praha. Vzhledem k faktu, že Bulharsko se nalézá ještě jižněji než Morava, nelze na tento faktor pravděpodobně brát zřetel. Výskyt *O. kuvanae* zde mohl být ovlivněn například teplotami nebo ročními srážkami. Pravděpodobnější příčinou, která byla s to způsobit nízké populační hustoty tohoto parazitoida, bude jeho bionomie. Jak uvádí Parker (1933), tento druh přezimuje

v hrabance, a vzhledem k tomu, že byly snůšky odebrány v jarních měsících, neměl zřejmě příliš času pro parazitaci vaječných snůšek *L. dispar*. Z tohoto důvodu zřejmě nebylo parazitováno významné množství vajíček v odebraných snůškách. Následující údaje se tedy týkají parazitace druhem *Anastatus japonicus*.

Při mnohonásobném porovnání Kruskal-Wallisovým testem vyšlo najevo, že statisticky signifikantně významné rozdíly v počtu vajíček na lokalitách v Praze a na Moravě se neobjevují. Toto je pravděpodobně zapříčiněno relativně nevelikou vzdáleností obou oblastí. Dle Hlásného et al. (2016) by na území České republiky gradace měly být přibližně ve stejné fázi. Rozdíly v počtech vajíček na lokalitách mohou být způsobeny kupříkladu periodicitou výskytu nebo počasím. Nejvyšší počty vajíček ve snůškách byly zjištěny na území bulharského Balčiku a tyto rozdíly v porovnání s oběma předchozími lokalitami byly významné. Příčinou může být rovněž mírně rozdílná fáze cyklu výskytu bekyně velkohlavé.

Tato oblast má však ještě jedno prvenství. Je jím mortalita vajíček s vyloučením parazitace. Vzhledem k tomu, že snůšky vážily z Bulharska poměrně dalekou cestu, je možné, že tato skutečnost mohla významně ovlivnit životaschopnost bekyních vajíček. S přihlédnutím k mortalitě na ostatních lokalitách však byla významnější především při porovnání s Prahou. Morava pak byla pak srovnatelná s hodnotami obou území. Georgiev et al. (2013) uvádějí, že gradace v Bulharsku by měla dobíhat mezi lety 2017-2018 a v roce 2020 by tak měla být ve fázi retrogradace, která by měla paralelně probíhat v ten samý čas na území České republiky. Je tedy možné, že právě toto způsobilo prakticky obdobnou mortalitu vajíček na těchto územích.

Podíváme-li se na míru parazitace vajíček druhem *A. japonicus*, nebyly zjištěny statisticky signifikantní rozdíly. Ve všech oblastech se tento parazitoid vyskytoval přibližně ve srovnatelném množství. Může to být způsobeno například výše zmíněnou fází retrogradace, která se na zkoumaných lokalitách vyskytovala. To je dobrým argumentem pro iniciaci dalšího výzkumu, který by se zabýval přítomností *A. japonicus* a jeho vlivem na mortalitu vajíček v hubkách *L. dispar* během fáze latence v námi zkoumaných oblastech.

Bylo zjištěno, že mortalita vajíček nekoreluje s výskytem zjištěných parazitoidů. Tento jev může být zapříčiněn několika faktory. Lukášová & Vrána (2014) uvádějí, že *Anastatus japonicus* může být významným regulačním faktorem ve fázi latence. Jelikož byly terénní práce prováděny ve fázi retrogradace, je možné, že populační hustoty bekyně velkohlavé ještě byly

na relativně vysoké úrovni na to, aby tento parazitoid významně ovlivnil mortalitu vajíček vzhledem k mortalitě přirozené.

Titíž autoři zmiňují, že *A. japonicus* není potravním specialistou a jeho potravou tak nemusí být výhradně vajíčka bekyně velkohlavé. Je tedy možné, že se v těchto lokalitách objevovala potrava atraktivnější než námi zkoumaná vajíčka. Tento směr uvažování by mohl narušit argument, že byla zkoumána tři různá území, kde se hostitel vyskytoval. Nutno však podotknout, že v těchto územích jsou podobné podmínky, které vyhovují výskytu bekyní, proto není možné vyloučit, že mohou uspokojovat nároky jiných druhů se stejnými požadavky a vyšší atraktivitou pro *A. japonicus*. V tomto ohledu však nemůže být tato práce nápomocna a zřejmě poukazuje na to, že by bylo vhodné zaobírat se potravními preferencemi tohoto potravního generalisty.

Zúbrik & Novotný (1997) uvádějí, že *Anastatus japonicus* je druh, jehož vývoj je silně spjat s vývojem bekyně velkohlavé, je tedy možné, že jeho relativně pomalý vývoj může mít vliv na minimální rozdíly v mortalitě bekyně velkohlavé. Jelikož se velice pomalu šíří v populaci hostitele, mohou být jeho počty příliš nízké na to, aby ovlivnily mortalitu vajíček. Navíc, jak zmiňují Burges & Crossman (1929), jsou samice kvůli krátkému kladélku schopny parazitovat pouze vrchní vrstvu snůšek, protože je možné, že jeho počty nebyly s to výrazně redukovat množství vajíček.

Při porovnávání počtů samic a samců *A. japonicus* vyšel jednoznačně výsledek ve prospěch samic. Statisticky byla jejich převaha významná. V absolutních číslech je to 79 samců proti 211 samicím, což ukazuje na kvaternární poměr téměř 1:3.

Liu et al. (2020) uvádějí, že tento druh je diplohaploidní. Jsou-li vajíčka těchto parazitoidů oplozena, líhnou se z nich samice, v opačném případě samci. Zajímavé je, že samice tohoto druhu mohou uchovávat samčí sperma ve spermathece a kontrolovat, zda budou vajíčka oplozena. Poměr pohlaví je rovněž ovlivněn věkem matky, přičemž právě věk může ovlivňovat schopnost kontroly oplození vajíček. Dalším limitem pak může být i zdravotní kondice samice.

Samostatnou kapitolou pak je velikost a kvalita hostitele, která může mít zásadní vliv na pohlaví parazitoidů (West & Sheldon, 2002). Uvádí se, že větší hostitelé jsou příznivým předpokladem pro to, aby se rodily samice, menší hostitelé pak velmi často bývají oplozeni samčím vajíčkem. Ve srovnání s *Antheraea pernyi* Guérin-Méneville je *L. dispar* menším hostitelem a vzniká tak předpoklad pro to, aby se rodil větší počet samců než samic.

Li et al. (2014) uvádějí, že jsou-li vajíčka hostitele v pozdější fázi vývinu, poměr pohlaví se zvýší ve prospěch samců, je tedy možné, že ve studovaných lokalitách parazituje *A. japonicus* právě tato více vyvinutá vajíčka.

Objevuje se tedy hned několik faktorů, které mohly v našem případě ovlivnit poměr pohlaví *A. japonicus*. Jelikož rozdíl mezi počtem jedinců pohlaví je signifikantní, lze usuzovat, že působily faktory stranící samicím. Je možné, že ve studovaných lokalitách nebyl jiný hostitel, který by nabízel tomuto parazitoidovi příznivější podmínky pro vyšší počet samců nebo byly samice parazitující vajíčka *L. dispar* v dobré zdravotní kondici a mladého věku.

7 Závěr

Populační hustoty bekyně velkohlavé byly zjištěny vyšší na území Moravy (cyklické přemnožení) než na území Prahy (sporadické přemnožení).

Na studovaných lokalitách byly objeveny dva druhy vaječných parazitoidů. Prvním z nich byl *Ooencyrtus kuvanae*, který byl detekován v moravských Dubňanech, Uhřicích a Vrbicích. Parazitace tohoto druhu byla $0,8 \pm 1,8$ %. Celkově bylo objeveno sedm jedinců tohoto parazitoida ve vybraných lokalitách. Druhým objeveným vaječným parazitoidem pak byl *Anastatus japonicus*, který se vyskytoval ve všech zkoumaných oblastech v hojnějších počtech. Celkové procento parazitace *A. japonicus* v Praze bylo $4,8 \pm 5,5$ %, na Moravě pak byla zjištěna parazitace okolo $6,3 \pm 11,1$ % a v bulharském Balčiku $0,2 \pm 0,3$ %. Celkově bylo na všech lokalitách nalezeno 290 těchto parazitoidů. Další druhy vaječných parazitoidů nebyly objeveny.

Vaječné snůšky byly parazitovány ve všech analyzovaných oblastech srovnatelně. Nebyly zjištěny statisticky signifikantní rozdíly v míře parazitace.

8 Seznam literatury a použitých zdrojů

- ALALOUNI, U.; SCHÄDLER, M.; BRANDL, R. Natural enemies and environmental factor affecting the population dynamics of the gypsy moth. *Journal of Applied Entomology*. 2013, 137: 721-738.
- ASSADI, M.; DARYAEI, M.G.; SENDI, J.J.; BIRAVAND, H.B. Effect of feeding on four different forest trees on the biology and feeding indices of *Lymantria dispar* (L.). *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*. 2012, 12: 30-36. ISSN 1818-6769.
- BAKHVALOV, S.A.; BAKHVALOVA, V.N.; MARTEM'YANOV, V.V.; MOROZOVA, O. V. Phenotypic and Genetic Characteristic of Nuclear Polyhedrosis Virus (NPV) Isolates from Gypsy Moth (*Lymantria dispar* L.) Larvae in Natural Populations of Western Siberia. *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2009, 430: 33-35. ISSN 1607-6729.
- BARBEHENN, V.R.; HAUBERG, N.; KOCHMANCSKI, J.; MENACHEM, B. Effects of leaf maturity and wind stress on the nutrition of the generalist caterpillar *Lymantria dispar* feeding on poplar. *Physiological Entomology*. 2015, 40: 212-222.
- BARBOSSA, P.; FRONGILLO, E.A. Jr. Photoperiod and temperature influences on egg number in *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae), a pupal parasitoid of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of the New York Entomological Society*. 1979, 87: 175-180.
- BERECZKI, K.; MOLNÁR, D.; CSÓKA, G.; BÁLDI, A. Factors affecting the bird predation of low density gypsy moth egg masses in three types of hardwood forests in southwest Hungary. *Bulletin of Insectology*. 2017, 70(2): 201-207. ISSN 1721-8861.
- BERRY, J.A.; WALKER, G.P. *Meteorus pulchricornis* (Wesmael) (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae): An exotic polyphagous parasitoid in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*. 2004, 31: 33-34.
- BOER, J.G. de; HARVEY, J.A. Range-Expansion in Processionary Moths and Biological Control. *Insects*. 2020, 11(5): 267.
- BRODERICK, N.A.; GOODMAN, R. M.; RAFFA, K.F.; Handelsman, Jo. *Environmental Entomology*. 2000, 29(1): 101-107.

- BROWN, M.W. Literature review of *Ooencyrtus kuvanae* [Hym: Encyrtidae], an egg parasite of *Lymantria dispar* [Lep: Lymantriidae]. *Department of Entomology*. 1984, 29: 249-265.
- BURGES, A.F.; CROSSMAN, S.S. Imported insect enemies of the gipsy moth and the brown-tail moth. *Technical bulletin*. 1929, 86.
- CAMERINI, G. Factors of affecting *Lymantria dispar* mortality in a willow wood in northern Italy. *Bulletin of Insectology*. 2009, 62(1): 21-25. ISSN 1721-8861.
- CAMPBELL, R.W.; SOLAN, R.J. Natural Regulation of Innocuous Gypsy Moth Populations. *Environmental Entomology*. 1977, 6(2): 315-322.
- CARDÉ, R.T.; LEE Hai-Poong. Effect of Experience on the Responses of the Parasitoid *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae) to Its Host, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), and to Kairomone. *Annals of the Entomological Society of America*. 1989, 82(5): 653-657.
- CLAUSEN, C.P. Biological Control of Insect Pests in the Continental United States. *Technical Bulletin 1139*. US Government Printing Office Washington, 25 D.C. 1956.
- CONTARINI, M.; LUCIANO, P.; PILARSKA, D.; PILARSKI, P.; SOLTER, L.; HUANG, Wei-Fone; GEORGIEV, G. Survey of Pathogens and parasitoids in late instar *Lymantria dispar* larval populations in Sardinia, Italy. *Bulletin of Insectology*. 2013, 66(1): 51-58. ISSN 1721-8861.
- DINDO, M.L.; NAKAMURA, S. Oviposition Strategies of Tachinid Parasitoids: Two Exorista Species as Case Studies. *International Journal of Insect Science*. 2018, 10: 1-6.
- DINDO, M.L.; FARNETI, R.; GARDENGHI, G. Artificial culture of the pupal parasitoid *Brachymeria intermedia* (Nees) (Hymenoptera: Chalcididae) on oligidic diets. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*. 1997, 21. ISSN 0210-8984.
- DOWDEN, P.B. *Zenilia libatrix* Panzer, a Tachinid Parasite of the Gypsy Moth and the Brown-tail Moth. *Journal of Agricultural Research*. 1934, 48: 97-114.
- DUBOIS, N.R.; DEAN, D.H. Synergism Between CryIA Insecticidal Crystal Proteins and Spores of *Bacillus thuringiensis*, Other Bacterial Spores, and Vegetative Cells Against *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) Larvae. *Environmental entomology*. 1995, 24(6): 1741-1747.

- ELDRED, B.D.; REHILL, B.J.; HAYNES, K.J.; DWYER, G. Induced plant defenses, host-pathogen interactions, and forest insect outbreaks. *PNAS*. 2013, 110(37): 14978-14983.
- ELKINTON, J.S.; HEALY, W.M.; BUONACCORSI, J.P.; BOETTNER, G.H.; HAZZARD, A.M.; SMITH, H.R. Interactions Among Gypsy Moths, White-footed Mice, and Acorns. *Ecology*. 1996, 77: 2332-2342.
- ELKINTON, J.S.; LIEBHOLD, A.M.; MUZIKA, Rose-Marie. Effects of alternative prey on predation by small mammals on gypsy moth pupae. *Population Ecology*. 2004, 46: 171-178.
- ERB, S.L.; BOURCHIER, R.S.; VAN FRANKENHUYZEN, K.; SMITH, S.M. Sublethal Effects of *Bacillus thuringiensis* Berliner subsp. *kurstaki* on *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) and the Tachinid Parasitoid *Compsilura concinnata* (Diptera: Tachinidae). *Environmental entomology*. 2001, 30 (6): 1174-1181.
- ESPERK, T.; TAMMARU, T. Determination of female-biased sexual size dimorphism in moths with a variable instar number: The role of additional instars. *European Journal of Entomology*. 2006, 103: 575-586. ISSN 1210-5759.
- GEORGIEV, G.; HUBENOV, Z.; GEORGIEVA, M.; MIRCHEV, P.; MATOVA, M.; SOLTER, L.F.; PILARSKA, D.; PILARSKI, P. Interactions between the introduced fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* and indigenous tachinid parasitoids of gypsy moth *Lymantria dispar* in Bulgaria. *Phytoparasitica*. 2012b, 41: 125-131.
- GEORGIEV, G.; MIRCHEV, P.; GEORGIEVA, M.; ROSSNEV, B.; PETKOV, P.; MATOVA, M.; KITANOVA, S. First Record of Entomopathogenic Fungus *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu and Soper (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) in Turkey. *Acta Zoologica Bulgarica*. 2012c, 66(2): 123-127.
- GEORGIEV, G.; MIRCHEV, P.; GEORGIEVA, M.; PILARSKA, D.; ROSSNEV, B.; PETKOV, P.; GOLEMANSKY, V.; PILARSKI, P.; HUBENOV, Z. Potential of *Entomophaga maimaiga* Humber, Shumazu and Soper (Entomophthorales) for Suppressing *Lymantria dispar* (Linnaeus) Outbreaks in Bulgaria. *Comptes rendus de l'Acad'emie bulgare des Sciences*. 2013, 66(7).

- GEORGIEV, G.; TABAKOVIĆ-TOŠIĆ, M.; PILARSKA, D.; MIRCHEV, P.; GEORGIEVA M.; PETKOV, P.; PILARSKI, P. Distribution of *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu and Soper (Entomophthorales: Entomophthoraceae) on Balkan Peninsula. *International Scientific Conference: Forests in Future*. 2012a. ISBN 978-86-80439-99-4.
- GEORGIEVA, M.; GEORGIEV, G.; PILARSKA, D.; PILARSKI, P.; MIRCHEV, P.; PAPAZOVA-ANAKIEVA, I.; NACESKI, S.; VAFEIDIS, P.; MATOVA, M. First record of *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in *Lymantria dispar* populations in Greece and the former Yugoslavian republic of Macedonia. *Šumarski list*. 2013, 5-6: 307-311.
- GOERTZ, D.; HOCH, G. Effects of the ant *Formica fusca* on the transmission of microsporidia infecting gypsy moth larvae. *Entomologia*. 2013a, 147: 251-261.
- GOERTZ, D.; HOCH, G. Influence of the forest caterpillar hunter *Calosoma sycophanta* on the transmission of microsporidia in larvae of the gypsy moth *Lymantria dispar*. *Agricultural and Forest Entomology*. 2013b, 15: 178-186.
- GOULD, J.R.; ELKINTON, J.S.; WALLNER, W.E. Density-Dependent Suppression of Experimentally Created Gypsy Moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), Populations by Natural Enemies. *Journal of Animal Ecology*. 1990, 59(1): 213-233.
- HAJEK, A.E.; TOBIN, P.C. Introduced pathogens follow the invasion front of a spreading alien host. *Journal of Animal Ecology*. 2011, 80: 1217-1226.
- HAJEK, A.E.; SHIMAZU, M.; KNOBLAUCH, B. Isolating a species of entomophthorales using resting spore-bearing soil. *Journal of Invertebrate Pathology*. 2000, 75(4): 298-300. ISSN 0022-2011.
- HAJIZADEH, G.; KAVOSI, M.R.; MOSHASHAEI, E. Natural enemies of the gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae). *International Research Journal of Agricultural Science and Soil Science*. 2011, 1(8): 301-306. ISSN 2251-0044.
- HASTINGS, F.L.; HAIN, F.P.; SMITH, H.R.; COOK, S.P.; MONAHAN, J.F. Predation of Gypsy Moth (Lepidoptera: Lymantriidae) Pupae in Three Ecosystems Along the Southern Edge of Infestation. *Environmental Entomology*. 2002, 31(4): 668-675.
- HILKER, M.; KOBBS, C.; VARAMA, M.; SCHRANK, K. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* attract egg parasitoids. *The Journal of Experimental Biology*. 2002, 205: 455-461.

- HLÁSNY, T.; TROMBIK, J.; HOLUŠA, J.; LUKÁŠOVÁ, K.; GERNDÁR, M.; TURČÁNI, M.; ZÚBRIK, M.; TABAKOVIĆ-TOŠIĆ, M.; HIRKA, A.; BUKSHA, I.; MODLINGER, R.; KACPRZYK, M.; CSÓKA, G. Multi-decade patterns of gypsy moth fluctuations in the Carpathian Mountains and options for outbreak forecasting. *Journal Pest Science*. 2016, 89: 413-425.
- HOFSTETTER, R.W.; RAFFA, K.F. Effects of Host Diet on the Orientation, Development, and Subsequent Generations of the Gypsy Moth (Lepidoptera: Lymantriidae) Egg Parasitoid *Ooencyrtus kuvanae* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Environmental Entomology*. 1997, 26(6): 1276-1282.
- HOCH, G.; SCHOPF, A.; MADDOX, J.V. Interactions between an Entomopathogenic Microsporidium and the Endoparasitoid *Glyptapanteles liparidis* within Their Host, the Gypsy Moth Larva. *Journal of invertebrate Pathology*. 2000, 75: 59-68.
- HOCH, G.; ZUBRIK, M.; NOVOTNY, J.; SCHOPF, A. The natural enemy complex of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae) in different phases of its population dynamics in eastern Austria and Slovakia – a comparative study. *Journal of Applied Entomology*. 2001, 125: 217-227. ISSN 0931-2048.
- HOLUŠA, J.; ZÚBRIK, M.; RESNEROVÁ, K.; VANICKÁ, H.; LIŠKA, J.; MERTELÍK, J.; TAKOV, D.; TROMBIK, J.; HAJEK, A.E.; PILARSKA, D. Further spread of the gypsy moth fungal pathogen *Entomophaga maimaiga*, to the west and north in Central Europe. *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2020, 128: 323-331 (2021).
- HRAŠOVEC, B.; PERNEK, M.; LUKIĆ, I.; MILOTIĆ, M.; DIMINIĆ, D.; FRANJEVIĆ, M.; HAJEK, A.; LINDE, A.; PILARSKA, D. First record of the pathogenic fungus *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu, and Soper (Entomophthorales: Entomophthoraceae) within an outbreak populations of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae) in Croatia. *Periodicum biologorum*. 2013, 115(3): 379-384. ISSN 0031-5362.
- ILYINYKH, A.; DUBOVSKIY, I.; POLENOGOVA, O.; PONOMAREV, V.; GLUPOV, V. Embryonic death as a probable reason for the collapse of population densities in *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Erebidae, Lymantriinae). *SHILAP Revista de Lepidopterologia*. 2017, 45(179): 457-465. ISSN 0300-5267.

- ISHIKAWA, H.; IKEDA, M.; FELIPE ALVES, C.A.; THEIM, S.M.; KOBAYASHI, M. Host Range Factor 1 from *Lymantria dispar* Nucleopolyhedrovirus (NPV) Is an Essential Viral Factor Required for Productive Infection of NPVs in IPLB-Ld652Y Cells Derived from *L. dispar*. *Journal of Virology*. 2004, 78(22): 12703-12708.
- KAGEYAMA, A.; SUGIURA, S. Caterpillar hairs as an anti-parasitoid defence. *Science Nature*. 2016, 103(86).
- KAMRAN, M.A. The Gypsy Moth and Its Insect Parasitoids on Long Island, New York. *Journal of the New York Entomological Society*. 1977, 85(2): 61-70.
- KAN, E.; FUKUHARA, N.; HIDAKA, T. Parasitism by tachinid parasitoids (Diptera: Tachinidae) in connection with their survival strategy. *Applied Entomology a Zoology*. 2003, 38(1): 131-140.
- KEENA, M. A.; CÔTÉ, M.-J.; GRINBERG, P. S.; WALLNER, W. E. World Distribution of Female Flight and Genetic Variation in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental Ecology*. 2008, 37(3): 636-649.
- KELLOG, S.K.; FINK, L.S.; BROWER, L.P. Parasitism of Native Luna Moths, *Actias luna* (L.) (Lepidoptera: Saturniidae) by the Introduced *Compsilura concinnata* (Meigen) (Diptera: Tachinidae) in Central Virginia, and Their Hyperparasitism by Trigonalid Wasps (Hymenoptera: Trigonalidae). *Environmental Entomology*. 2003, 32(5): 1019-1027.
- KENIS, M.; HURLEY, B.P.; HAJEK, A.E.; COCK, M.J.W. Classical biological control of insect pests of trees: facts and figures. *Biological Invasions*. 2017, 19: 3401-3417.
- KENIS, M.; LOPEZ VAAMONDE, C. Classical Biological Control of the Gypsy Moth *Lymantria dispar* (L.), in North America: Prospects and New Strategies. *USDA Forest Service General Technical Report*. 1998, 213-221.
- KERGUELEN, V.; CARDÉ, R.T. Seasonal occurrence of *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae), a parasitoid of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), in western Massachusetts. *Journal of the New York Entomological Society*. 1996, 104: 89-94.
- KOENIG, Walter D.; WALTERS, E.L.; LIEBHOLD, A.M. Effects of Gypsy Moth Outbreaks on North American Woodpeckers. *The Condor*. 2011, 113(2): 352-361. ISSN 0010-5422.

- KRUSE, J.J.; RAFFA, K.F. Effect of food plant switching by a herbivore on its parasitoid: *Cotesia melanoscela* development on its *Lymantria dispar* exposed reciprocal dietary crosses. *Ecological Entomology*. 1999, 24: 37-45.
- LANCE, D.; BARBOSA, P. Host Tree Influences of Late Instar Gypsy Moths, *Lymantria dispar*. *Oikos*. 1982, 38(1): 1-7.
- LARSEN, A.L.; JACQUOT, J.J.; KEENLANCE, P.W.; KEOUGH, H.L. Mechanical thinning to restore oak savanna promoted predator assemblages of gypsy moth pupae in Michigan. *Agricultural and Forest Entomology*. 2018, 20: 531-540.
- LEE, J-H.; PEMBERTON, R.W. Parasitoid complex of the Asian gypsy moth (*Lymantria dispar*) (Lepidoptera: Lymantriidae) in Primorye Territory, Russian Far East. *Biocontrol science and Technology*. 2010, 20(2): 197-211.
- LENTERN, J.C.V. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *Biocontrol*. 2012, 57: 1-20.
- LI, D-S.; LIAO, CH.; ZHANG, B-X.; SONG, Z-W. Biological control of insects pests in litchi orchards in China. *Biological Control*. 2014, 68: 23-36.
- LIU, P-CH.; WEI, H-X.; CAO, D-D.; WEI, J-R. Relationships amongst sex ratio of progeny *Anastatus disparis* (Hymenoptera: Eupelmidae), sperm depletion and decreased fecundity. *Applied Entomology and Zoology*. 2020, 55: 25-30.
- LOVALLO, N.; MCPHERON, B.A.; COX-FOSTER, D.L. Effects of polydnavirus of *Cotesia congregata* on the immune system and development of non-habitual hosts of the parasitoid. *Journal of Insect Physiology*. 2002, 48: 517-526.
- LUKÁŠOVÁ, K.; VRÁNA, J. Parazitoidi *Lymantria dispar* a jejich vliv na populační dynamiku ve střední Evropě: review. *Zprávy lesnického výzkumu*. 2014, 59(4): 225-233.
- MARKTL, R.C.; STAUFFER, Ch.; SCHOPF, A. Interspecific competition between the braconid endoparasitoids *Glyptapanteles porthetriae* and *Glyptapanteles liparidis* in *Lymantria dispar* larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2002, 105: 97-109.
- MASNER, L. A new egg-parasite of gypsy moth *Lymantria dispar* (L.) *Entomophaga*. 1958, 39-44.

- MCCORMICK, A.C.; ARRIGO, L.; EGGENBERGER, H.; MESCHER, M.C.; DE MORAES, C.M. Divergent behavioural responses of gypsy moth (*Lymantria dispar*) caterpillars from three different subspecies to potential host trees. *Scientific reports*. 2019, 9: 8953.
- MCMANUS, M.; CSÓKA, G. History and Impact of Gypsy Moth in North America and Comparison to Recent Outbreaks in Europe. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*. 2007, 3: 47-64.
- MILANOVIĆ, S.; LAZAREVIĆ, J.; POPOVIĆ, Z.; MILETIĆ, Z.; KOSTIĆ, M.; RADULOVIĆ, Z.; KARADŽIĆ, D.; VULETA, A. Preference and performance of the larvae of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) on three species of European oaks. *European Journal of Entomology*. 2014, 111(3): 371-378.
- MILENKOVIĆ, M.; DUCIĆ, V.; MILOVANOVIĆ, B. The influence of the solar flux at 2.8GHZ on outbreaks of gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) in Serbia. *Archives of Biological Sciences*. 2010, 62(4): 1021-1025.
- MIRCHEV, P.; LINDE, A.; PILARSKA, D.; PILARSKI, P.; GEORGIEVA, M.; GEORGIEV, G. Impact of *Entomophaga maimaiga* on gypsy moth populations in Bulgaria. *Insect pathogens and entomopathogenic nematodes: IOBC-WPRS Bulletin*. 2013, 90: 359-363.
- MEYERS, J.H.; CORY, J.S. Ecology and evolution of pathogens in natural populations of Lepidoptera. *Evolutionary Applications*. 2015. ISSN 1752-4571.
- NARANG, N.; HÉRARD, F.; DOUGHERTY, E.M.; CHEN, K.; VEGA, F.E. A gypsy moth (*Lymantria dispar*, Lepidoptera: Lymantriidae) multinucleocapsid nuclear polyhedrosis virus from France: comparison with a North American and Korean strain. *European Journal of Entomology*. 2001, 98: 189-194. ISSN 1210-5759.
- NOVOTNÝ, J.; TURČÁNI, M.; ZÚBRIK, M. The System of Gypsy Moth Population Regulation in the Slovak Republic. *USDA Forest Service General Technical Report NE-247*. 1998, 269-277.
- NUSSBAUMER, Ch.; SCHOPF, A. Development of the solitary larval endoparasitoid *Glyptapanteles porthetriae* (Hymenoptera: Braconidae) in its host *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *European Journal of Entomology*. 2000, 97: 355-361. ISSN 1210-5759.

- OHBA, M.; AIZAWA, K. Insect Toxicity of *Bacillus thuringiensis* Isolated from Soils of Japan. *Journal of invertebrate pathology*. 1986, 47: 12-20.
- PARKER, D. L. The interrelations of two hymenopterous egg parasites of the gipsy moth, with notes on the larval instars of each. *Journal of Agricultural Research*. 1933, 46(1): 23-34.
- PEARSON, M.N.; GROTEN, C.; ROHRMANN, G.F. Identification of the *Lymantria dispar* Nucleopolyhedrovirus Envelope Fusion Protein Provides Evidence for Phylogenetic Division of the *Baculoviridae*. *Journal of Virology*. 2000, 74(13): 6126-6131.
- PILARSKA, D.; MCMANUS, M.; HAJEK, A.; HERARD, F.; VEGA, F.; PILARSKI, P.; MARKOVA, G. Introduction of the entomopathogenic fungus *Entomophaga maimaiga* Hum., Shim. & Sop. (Zygomycetes: Entomophthorales) to a *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) population in Bulgaria. *Journal of Pest Science*. 2000, 73: 125-126. ISSN 1436-5693.
- PILARSKA, D.; MCMANUS, M.; PILARSKI, P.; GEORGIEV, G.; MIRCHEV, P.; LINDE, A. Monitoring the establishment and prevalence of the fungal entomopathogen *Entomophaga maimaiga* in two *Lymantria dispar* L. populations in Bulgaria. *Journal of Pesticide Science*. 2006, 79: 63-67.
- PILARSKA, D.; TODOROV, M.; PILARSKI, P.; DJOROVA, V.; SOLTER, L.; GEORGIEV, G. Bioassays for Detection of the Entomopathogenic Fungus *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in Soil From Different Sites in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*. 2013, 65(2): 173-177.
- REILLY, J.R.; HAJEK, A.E.; LIEBHOLD, A.M.; PLYMALE, R. Impact of *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) on outbreak gypsy moth populations (Lepidoptera: Erebidae): the role of weather. *Biological control: Microbials*. 2014, 43: 632-641.
- ROTH, S.; KNORR, C.; LINDROTH, R.L. Dietary Phenolics Affects Performance of the Gypsy Moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and Its Parasitoid *Cotesia melanoscela* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology*. 1997, 26(3): 668-671.
- SHAROV, A.A.; COLBERT, J.J. A model for testing hypotheses of gypsy moth *Lymantria dispar* L., population dynamics. *Ecological modelling*. 1996, 84: 31-51.

- SHAROV, A.A.; PIJANOWSKI, C.B.; LIEBHOLD, A.M.; GAGE, S.H. What affects the rate of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) spread: winter temperature or forest susceptibility? *Agricultural and Forest Entomology*. 1999, 1: 37-45.
- SCHAEFER, P.W.; KANAMITSU, K.; LEE, H-P. Egg Parasitism in *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Japan and South Korea. *Kontyû, Tokyo*. 1988, 56(2): 430-444.
- SCHAFELLNER, C.; MARKTL, R.C.; NUSSBAUMER, C.; SCHOPF, A. Parasitism-induced effects of *Glyptapanteles liparidis* (Hym., Braconidae) on the juvenile hormone titer of its host, *Lymantria dispar*: the role of the parasitoid larvae. *Journal of Insect Physiology*. 2004, 50: 1181-1189.
- SCHOPF, A.; HOCH, G. Zur Bionomie und Bedeutung von *Glyptapanteles liparidis* (Hym. Braconidae) als Regulator von *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae) in Gebieten mit unterschiedlichen Populationsdichten. *Journal of Applied Entomology*. 1997, 121: 195-203. ISSN 0931-2048.
- SCHOPF, A.; STEINBERGER, P. The influence of the endoparasitic wasp *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera: Braconidae) on the growth, food consumption, and food utilization of its host larva, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *European Journal of Entomology*. 1996, 93: 555-568. ISSN 1210-5759.
- SKOPALOVÁ, S. Srovnání populačních hustot a parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé ve dvou gradačních oblastech. Diplomová práce. Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská. Praha, 2020, 62 s.
- SLAVICEK, J.M.; POPHAM, H.J.R. The *Lymantria dispar* Nucleopolyhedrovirus Enhancers Are Components of Occlusion-Derived Virus. *Journal of Virology*. 2005, 79 (16): 10578-10588.
- SOMJEE, U.; ABLARD, K.; CRESPI, B.; SCHAEFER, P.W.; GRIES, G. Local mate competition in the solitary parasitoid wasp *Ooencyrtus kuvanae*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2011, 65: 1071-1077.
- SPARKS, M.E.; BLACKBURN, M.B.; KUHAR, D.; GUNDERSEN-RINDAL, D.E. Transcriptome of the *Lymantria dispar* (Gypsy Moth) Larval Midgut in Response to Infection by *Bacillus thuringiensis*. *PLOS ONE*. 2013, 8(5).

- SRIVASTAVA, V.; KEENA, M.A.; MAENNICKE, G.E.; HAMELIN, R.C.; GRIESS, V.C. Potential Differences and Methods of Determining Gypsy Moth Female Flight Capabilities: Implications for the Establishment and Spread in Novel Habitats. *Forests*. 2021, 12, 103.
- TABAKOVIĆ-TOŠIĆ, M. Suppression of gypsy moth population in mountain Avala (Republic of Serbia) by introduction of entomopathogenic fungus *Entomophaga maimaiga*. *Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences*. 2014a, 67(1).
- TABAKOVIĆ-TOŠIĆ, M. Distribution of *Entomophaga maimaiga* in central part of Serbia in the period 2011-2013. *Silva Balcanica*. 2014b, 15(1): 110-115.
- TABAKOVIĆ-TOŠIĆ, M.; GEORGIEVA, M.; HUBENOV, Z.; GEORGIEV, G. Impact of tachinid parasitoids of gypsy moth (*Lymantria dispar*) after the natural spreading and introduction of fungal pathogen *Entomophaga maimaiga* in Serbia. *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 2014, 2(5): 262-266. ISSN 2320-7078.
- TABAKOVIĆ-TOŠIĆ, M.; GEORGIEV, G.; MIRCHEV, P.; TOŠIĆ, D.; GOLUBOVIĆ-ĆURGUZ, V. *Entomophaga maimaiga* – New entomopathogenic fungus in the Republic of Serbia. *African Journal of Biotechnology*. 2012, 11(34): 8571-8577. ISSN 1684-5315.
- VAKULA, J.; ZÚBRIK, M.; KUNCA, A.; DUBEC, M.; FINĎO, S.; GALKO, J.; GUBKA, A.; KAŠTIER, P.; KONÔPKA, P.; KONÔPKA, J.; LALKOVIČ, M.; LEONTOVYČ, R.; LONGAUEROVÁ, V.; MALOVÁ, M.; NIKOLOV, CH.; PAVLEDOVÁ, H.; REL, S. *Nové metody ochrany lesa*. První vydání. Zvolen: Národné lesnické centrum, 2015. 292 s. ISBN 978-80-8093-191-9.
- VANHANEN, H.; VETELI, T.O.; PÄIVINEN, S.; KELLOMÄKI, S.; NIEMELÄ, P. Climate Change and Range Shifts in Two Insect Defoliators: Gypsy Moth and Nun Moth a Model Study. *Silva Fennica*. 2007, 41(4): 621-638. ISSN 0037-5330.
- WESELOH, R.M. Behavior of the gypsy moth predator. *Calosoma-sycophanta* L (Carabidae, Coleoptera) as influenced by time of day and reproductive status. *Canadian Entomologist*. 1993, 125(5): 887-894.
- WEST, S.A.; SHELDON, B.C. Constraints in the Evolution of Sex Ratio Adjustment. *Science*. 2002, 295(5560): 1685-1688.
- ZAHRADNÍK, P. *Metodická příručka integrované ochrany rostlin pro lesní porosty*. Lesnická práce, 2014. 376 s. ISBN 978-80-7458-057-4.

- ZAMOUM, M.; KHEMICI, M.; BAHMANE, R. Gradation et régulation de *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) avec *Bacillus thuringiensis* Berliner var. *kurstaki* dans les subéraies du centre et de l'est algérien. *Phytoprotection*. 2014, 94(1): 13-18. ISSN 0031-9511.
- ZHANG, Y-Z.; LI, W.; HUANG, D-W. A Taxonomic Study of Chinese Species of *Ooencyrtus* (Insecta: Hymenoptera: Encyrtidae). *Zoological studies*. 2005, 44(3): 347-360.
- ZOLUBAS, P.; GEDMINAS, A.; SHIELDS, K. Gypsy moth parasitoids in the declining outbreak in Lithuania. *Journal of Applied Entomology*. 2001, 125: 229-234. ISSN 0931-2048.
- ZÚBRIK, M.; BARTA, M.; PILARSKA, D.; GOERTZ, D.; ÚRADNÍK, M.; GALKO, J.; VAKULA, J.; GUBKA, A.; RELL, S.; KUNCA, A. First record of *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in Slovakia. *Biocontrol Science and Technology*. 2014, 24: 710-714.
- ZÚBRIK, M.; ŠPILDA, I.; PILARSKA, D.; HAJEK, A. E.; TAKOV, D.; NIKOLOV, C.; KUNCA, A.; PAJTÍK, J.; LUKÁŠOVÁ, K.; HOLUŠA, J. Distribution of the entomopathogenic fungus *Entomophaga maimaiga* (Entomophthorales: Entomophthoraceae) at the northern edge of its range in Europe. *Annals of Applied Biology*. 2018, 173: 35-41. ISSN 0003-4746.
- ZÚBRIK, M.; NOVOTNÝ, J. Egg parasitization of *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Slovakia. *Biologia*. 1997, 52(2): 343-350.