

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie



Diplomová práce

**Srovnání populačních hustot a parazitace vaječných snůšek bekyně
velkohlavé ve dvou gradačních oblastech**

Autor: Bc. Soňa Skopalová

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

Praha 2020

Czech University of Life Sciences

Faculty of Forestry and Wood Sciences

Department of Forest Protection and Entomology



Diploma thesis

**Comparison of gypsy moth population densities and egg masses
parasitization in two outbreak areas**

Written by: Bc. Soňa Skopalová

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

Prague 2020

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Soňa Skopalová

Lesní inženýrství

Lesní inženýrství

Název práce

Srovnání populačních hustot a parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé ve dvou gradačních oblastech

Název anglicky

Comparison of gypsy moth population densities and egg masses parasitization in two outbreak areas

Cíle práce

- detekovat druhy vaječných parazitoidů *Lymantria dispar* na studijních lokalitách
- srovnat populační hustoty *L. dispar* na lokalitách ve středních Čechách a na Moravě
- srovnat parazitaci vaječných snůšek v obou analyzovaných oblastech

Metodika

V roce 2019 bude vybráno 8 lokalit s historickým výskytem gradací bekyně velkohlavé na jižní Moravě a 10 lokalit ve středních Čechách, kde bude zhodnoceno několik porostů metodou 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 a bude spočítán počet vykladených vajíček. Vaječné snůšky se uloží do chovných nádob a budou ponechány při pokojové teplotě. Vylíhlé housenky se průběžně odeberou stejně jako parazitoidi a na základě konfrontace s počty nevyklíhnutých vajíček se stanoví výsledná parazitace. 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.

Doporučený rozsah práce

50 stran včetně Příloh

Klíčová slova

fluktuace; gradace; Turčekova metoda; *Lymantria dispar*; *Anastatus japonicus*

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

2019/20 LS – FLD

Vedoucí práce

Bc. Mgr. Karolína Resnerová, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ochrany lesa a entomologie

Elektronicky schváleno dne 25. 10. 2019

prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 22. 2. 2020

prof. Ing. Róbert Marušák, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 08. 06. 2020

Čestné prohlášení

„Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma *Srovnání populačních hustot a parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé ve dvou gradačních oblastech* vypracovala samostatně pod vedením Bc. Mgr. Karoliny Resnerové, Ph.D., a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, že odevzdáním 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 Praze dne 15. června 2020

Podpis autora:

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Bc. Mgr. Karolině Resnerové, Ph.D. za odborný dohled a vedení mé práce a jejím kolegyním a kolegům z Katedry ochrany lesa a entomologie FLD ČZU v Praze za pomoc při sběru a zpracování dat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat všem z kruhu rodiny a přátel, za jejich podporu a trpělivost, kterou mi věnovali po celou dobu studia.

Srovnání populačních hustot a parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé ve dvou gradačních oblastech

Abstrakt

Předkládaná diplomová práce se zabývá srovnáním populačních hustot a parazitací vaječných snůšek bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar* L.) ve dvou gradačních oblastech. V roce 2019 bylo Turčekovou metodou revidováno celkem 8600 stromů na 18 lokalitách, které byly rozděleny do 3–5 transektů. Pro studium populačních hustot a parazitace byly vybrány dvě biogeografické oblasti s různým potenciálem vzniku gradací bekyně velkohlavé: střední Čechy (Praha), kde jsou gradace vzácné a limitované a oblast jižní Moravy, kde dochází k významným cyklickým gradacím. Na studijních lokalitách byly změřeny rozměry nalezených nových a starých vaječných snůšek bekyně velkohlavé, tyto údaje byly zapsány do terénního zápisníku a celkem bylo odebráno 111 nových vaječných snůšek pro laboratorní analýzu. V laboratoři se jednotlivé snůšky vložily do Petriho misek a za pomoci měkké pinzety a binolupy byl určen počet vajíček ve vaječné snůšce. Při pokojové teplotě se vajíčka bekyně velkohlavé nechala vylíhnout a byla sledována přítomnost parazitů.

Bylo zjištěno, že populační hustoty bekyně velkohlavé na moravských studijních lokalitách mnohonásobně převyšovaly stav na pražských studijních lokalitách. Na pražských studijních lokalitách bylo dohromady nalezeno 146 nových vaječných snůšek bekyně, zatímco tento počet nových snůšek byl několikrát nalezen na pouhém jednom stromě v rámci moravských studijních lokalit. Vzhledem k velkému množství, přesné počty nových vaječných snůšek na moravských studijních lokalitách nebylo možné spočítat. V obou studijních oblastech, respektive na 14 studijních lokalitách celkově, se vyskytoval pouze jeden druh vaječného parazitoidea – *Anastatus japonicus* (Ashmead), který parazitoval průměrně 1,34 % vajíček bekyně velkohlavé na pražských studijních lokalitách a 4,21 % vajíček bekyně velkohlavé na moravských studijních lokalitách. Celkem bylo během laboratorní analýzy odebráno 930 jedinců *A. japonicus* (Morava 721 jedinců, Praha 209 jedinců), z toho 589 samic a 341 samců *A. japonicus*. Poměr pohlaví samice : samci *A. japonicus* na pražských studijních lokalitách byl 6 : 1 a na moravských studijních lokalitách 6 : 5.

Vysoký počet nalezených nových snůšek na moravských studijních lokalitách informuje o vrcholu gradace na všech těchto lokalitách, kde bývají během gradace vysoké populační hustoty, zatímco zvýšené početní stavy na některých pražských studijních lokalitách informují o vzácném lokálním přemnožení, čemuž odpovídá také i nízká míra parazitace vajíček vaječným parazitem *A. japonicus*.

Klíčová slova: fluktuace; gradace; Turčekova metoda; *Lymantria dispar*; *Anastatus japonicus*

The Comparison of Gypsy Moth Population Densities and Egg Masses Parasitization in Two Outbreak Areas

Abstract

This diploma thesis investigates the population densities and the level of egg mass parasitism of the gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) across two outbreak areas. In 2019, the Turcek method reviewed a total of 8,600 trees at 18 locations, which were divided into to 3–5 transects. For the study of population densities and parasitism of the gypsy moth, two biogeographical areas with different potentials of outbreak were chosen (Central Bohemia – Prague, where the outbreaks are rare and limited; Moravia, where outbreaks have a more cyclic character). At the study localities, the dimensions of detected new and old egg masses were measured and recorded in the fieldwork notebook, and 111 new egg masses were collected for laboratory purposes. In the laboratories, egg masses were placed in Petri dishes and with the help of soft tweezers and stereomicroscope, the amount of the eggs in the egg masses was counted. Subsequently, the eggs were left to hatch and were analyzed for the presence of parasitoids.

It was found that the population density in the Moravian study localities was many times higher than in the Prague study localities. For example, in Prague study localities, 146 of new egg masses were found in total, meanwhile this amount of new egg masses sometimes was found on a single tree in Moravian study localities. The exact amount of new egg masses found in Moravian study localities was impossible to count. In both study areas, respectively at 14 study localities in total, there was only one species of egg parasitoid found – *Anastatus japonicus* (Ashmead), which parasitized on average 1.34% of the eggs from the Prague study localities and 4.21% of the eggs from the Moravian study localities. A total of 930 individuals of *A. japonicus* (Moravia 721 individuals, Prague 209 individuals) were found during the laboratory analysis, of which 589 females and 341 males of *A. japonicus*. The sex ratio of females: males of *A. japonicus* was 6:1 in the Prague study localities and 6:5 in the Moravian study localities.

The high number of new egg masses found across all of the Moravian study localities informs us about a peak of the outbreak cycle of gypsy moth at these localities, meanwhile the high number of new egg masses found at some Prague study localities suggests that it was a rare, localized outbreak, which also confirms its low level of parasitization by the egg parasitoid *A. japonicus*.

Keywords: fluctuation; outbreak; Turcek method; *Lymantria dispar*; *Anastatus japonicus*

Obsah

1	Úvod	13
2	Cíle práce	14
3	Bekyně velkohlavá (<i>Lymantria dispar</i> L.).....	15
3.1	Rozšíření	15
3.2	Populační dynamika a rozšíření	15
3.3	Popis růstových stadií a bionomie.....	16
3.3.1	Vajíčka.....	16
3.3.2	Housenky (larvy).....	18
3.3.3	Kukly.....	19
3.3.4	Dospělci (motýli)	19
3.4	Výživa	21
3.5	Přirození nepřátelé.....	22
3.5.1	Predátoři	22
3.5.2	Parazité	22
3.5.3	Parazitoidé housenek	22
3.5.4	Vaječní parazitoidé	24
3.5.5	Patogeny	27
4	Metodika	29
4.1	Terénní práce	29
4.2	Laboratorní práce	32
5	Výsledky	35
6	Diskuze	47
7	Závěr	51
8	Seznam použité literatury.....	52
8.1	Vědecké studie	52
8.2	Knižní publikace a technické normy	59
8.3	Online zdroje.....	61

Seznam grafů

Graf 1 Srovnání počtu nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé v jednotlivých oblastech v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot, kolečko představuje odlehlé hodnoty a hvězdička extrémy.....	38
Graf 2 Srovnání počtu nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé na jednotlivých lokalitách v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot, kolečko představuje odlehlé hodnoty a hvězdička extrémy.....	39
Graf 3 Srovnání počtu starých vaječných snůšek bekyně velkohlavé na jednotlivých lokalitách v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot, hvězdička představuje extrémy	40
Graf 4 Srovnání plochy u vaječných snůšek (mm ²) bekyně velkohlavé v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot, kolečko představuje odlehlé hodnoty a hvězdička extrémy	42
Graf 5 Srovnání počtu vykladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot, kolečko představuje odlehlé hodnoty a hvězdička extrémy	43
Graf 6 Srovnání procenta parazitace vaječnými parazitoidy ve snůškách bekyně velkohlavé v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot, kolečko představuje odlehlé hodnoty.....	44
Graf 7 Srovnání počtu samců a samic vylíhnutých jedinců <i>A. japonicus</i> z vajíček bekyně velkohlavé v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje minimální a maximální počet.....	46

Seznam obrázků

Obrázek 1 Vaječná snůška bekyně velkohlavé s housenkami 1. instaru (vlevo) a detailní pohled na vajíčka (vpravo) z vaječné snůšky bekyně velkohlavé.....	18
Obrázek 2 Variabilita ve zbarvení křídel a velikostí dospělých samic (vlevo) a samců (vpravo) bekyně velkohlavé	20
Obrázek 3 Samec s čirými křídly (vlevo) a samice s tmavou kresbou na křídlech (vpravo) <i>Anastatus japonicus</i> (Ashmead) vylíhlí z vajíček bekyně velkohlavé v roce 2019.....	27
Obrázek 4 Umístění pražských studijních lokalit v roce 2019	30
Obrázek 5 Umístění moravských studijních lokalit v roce 2019	31
Obrázek 6 Nová snůška (vlevo) na spodní větvi borovice lesní, stará snůška (vpravo) na kmeni habru obecného.....	32
Obrázek 7 Porovnání velikostí – a) horní řada – vajíčko bekyně velkohlavé (vlevo) a housenka 1. instaru bekyně velkohlavé (vpravo); b) spodní řada – samec (vlevo) a samice (vpravo) <i>Anastatus japonicus</i> (Ashmead) vylíhlí z vajíček bekyně velkohlavé v roce 2019	34

Seznam tabulek

Tabulka 1 Pražské studijní lokality v roce 2019 s jejich GPS souřadnicemi a nadmořskou výškou	29
Tabulka 2 Moravské studijní lokality v roce 2019 s jejich GPS souřadnicemi a nadmořskou výškou	30
Tabulka 3 Dřevinné složení v % na pražských studijních lokalit 2019	35
Tabulka 4 Dřevinné složení v % na moravských studijních lokalitách 2019.....	35
Tabulka 5 Druhy stromů s počtem nalezených snůšek bekyně velkohlavé na pražských studijních lokalitách 2019.....	36
Tabulka 6 Druhy stromů s počtem nalezených snůšek bekyně velkohlavé na moravských studijních lokalitách 2019.....	36
Tabulka 7 Přehled populační hustoty bekyně velkohlavé s kritickými počty na pražských studijních lokalitách 2019.....	37
Tabulka 8 Přehled populační hustoty bekyně velkohlavé s kritickými počty na moravských studijních lokalitách 2019.....	38
Tabulka 9 Průměrné změřené šířky, délky a plochy vaječných snůšek bekyně velkohlavé u pražských studijních lokalit 2019.....	41
Tabulka 10 Průměrné změřené šířky, délky a plochy vaječných snůšek bekyně velkohlavé u moravských studijních lokalit 2019.....	41
Tabulka 11 Srovnání počtu vykladených vajíček, míry přežívání a parazitace u odebraných snůšek bekyně velkohlavé na pražských studijních lokalitách 2019.....	43
Tabulka 12 Srovnání počtu vykladených vajíček, míry přežívání a parazitace u odebraných snůšek bekyně velkohlavé na moravských studijních lokalitách 2019.....	44
Tabulka 13 Poměr pohlaví <i>A. japonicus</i> u odebraných vaječných snůšek bekyně velkohlavé z pražských studijních lokalit 2019.....	45
Tabulka 14 Poměr pohlaví <i>A. japonicus</i> u odebraných vaječných snůšek bekyně velkohlavé z moravských studijních lokalit 2019.....	46

Seznam použitých zkratk a symbolů

&	a
<i>A. disparis</i>	<i>Anastatus disparis</i>
aj.	a jiné
<i>A. japonicus</i>	<i>Anastatus japonicus</i>
apod.	a podobně
°C	stupeň Celsia
cm	centimetr
ČZU v Praze	Česká zemědělská univerzita v Praze
et al.	a kolektiv
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations

FLD	Fakulta lesnická a dřevařská
GPS	Global Positioning System
Hl. Mašůvky	Hluboké Mašůvky
L.	Linnaeus
<i>L. dispar</i>	<i>Lymantria dispar</i>
LP	Lesnická práce
m	metr
m ²	metr čtvereční
m n. m.	metrů nad mořem
mm	milimetr
mm ²	milimetr čtvereční
<i>O. kuvanae</i>	<i>Ooencyrtus kuvanae</i>
tj.	to jest
tzn.	to znamená
tzv.	takzvaný
US/USA	Spojené státy americké

1 Úvod

Bekyně velkohlavá (*Lymantria dispar* L.) je jedním z hmyzích škůdců, který působí nezanedbatelné problémy v lesních ekosystémech. Patří mezi nejvýznamnější listožravé kalamitní druhy hmyzu. Způsobuje rozsáhlé holožírny zejména na dubech, dále na jiných listnatých stromech, a dokonce i na jehličnanech. Tento potravní generalismus z ní činí velmi nebezpečného škůdce. Konzumuje celou listovou plochu, což výrazně oslabuje napadené stromy, u kterých následně dochází k poruchám přírůstu nebo k omezení plodivosti. I když jsou listnaté stromy schopny ztráty na olistění nahradit, žír bekyně může být spouštěcím signálem pro další škůdce. Přemnožení se cyklicky opakuje a kalamity se obvykle objevují ve srážkově deficitních a nadměrně teplých obdobích, což je dalším stresujícím faktorem již oslabených porostů (LP, 1998).

Problémy s rostlinnými škůdci se snaží řešit přístup označovaný zkratkou IPM (Integrovaná ochrana proti škůdcům), který propojuje všechny dostupné metody boje proti škůdcům do komplexního systému. Biologický boj proti bekyni velkohlavé je v rámci IPM upřednostňován. Lze jej dosáhnout augmentací (posílení) nebo introdukcí jejích přirozených nepřátel (Čechmánek, 2006). Mezi přirozené nepřátele bekyní patří predátoři, parazité, parazitoidé a patogeny. Přirození nepřátelé redukují populace bekyní během a po jejich gradaci (Luciano & Prota, 1981; 1989). Pokles hustoty populací bekyní je také způsoben intraspecifickou konkurencí: po spotřebování celé biomasy listů se úmrtnost rychle zvyšuje kvůli nedostatku potravy, oslabení a vytlačení, které zvýhodňují činnost predátorů a šíření patogenů (Luciano & Prota, 1986). Výsadba rezistentních listnáčů je jednou ze strategií IPM (Kogen & Ortman, 1978). Odolnými dřevinami k žírům a holožírům bekyně velkohlavé je například dřevozec trojtrnný (*Gleditsia triacanthos* L.), trnovník akát (*Robinia pseudoaccacia* L.), javor cukrový (*Acer saccharinum* L.), jasan pensylvánský (*Fraxinus pennsylvanica* Marshall), dřín, javor horský (*Acer pseudoplatanus* L.), jírovec maďal (*Aesculus hippocastanum* L.), jedle a liliovníky (Herms, 2003).

Hlavní metodou kontroly výskytu bekyně velkohlavé je podzimní nebo časně jarní sčítání vaječných snůšek, které jsou osrstěné a lze je nalézt na bázi kmene (Liška, 2014). K přesnějšímu zjištění velikosti populace bekyní jsou vaječné snůšky odebírány a je u nich stanoven počet vajíček. Další metodou je monitoring samců za použití feromonových pastí, kdy mimo jiné dochází k „mating disruption“ (český ekvivalent: matení samců) a výsledkem je úbytek životaschopných vajíček na následující rok (Čechmánek, 2006).

Pokud známe aktuální situaci v populaci bekyně velkohlavé, jsme schopni aspoň částečně odhadnout, zda dojde k jejímu přemnožení či nikoliv. Předpovědní modely gradací mohou napovídat, jaké kroky bychom měli učinit v rámci lesního hospodaření a ochrany lesa, avšak tyto

modely by se měly brát s rezervou kvůli komplexním vztahům mezi škůdcem a životním prostředím, které nelze v modelech vždy deterministicky zachytit (Hlásny et al., 2016).

Pro studium populačních hustot a parazitace byly vybrány dvě biogeografické oblasti s různým potenciálem vzniku gradací bekyně velkohlavé: střední Čechy (Praha), kde jsou gradace vzácné a limitované a oblast jižní Moravy, kde dochází k významným cyklickým gradacím. V podmínkách České republiky gradační perioda obvykle trvá 3 až 4 roky. Poslední gradační perioda byla zaznamenána v letech 2003–2006, další se očekávala po 10 letech, avšak v letech 2012–2015 došlo pravděpodobně jen ke skryté gradaci bez okulárně registrovaných žírů (Liška, 2017).

V roce 2018 nastaly v průběhu celé vegetační sezóny velmi příznivé podmínky (suché a teplé počasí) pro vývin bekyně velkohlavé, a tak se v roce 2019 očekával vznik žírů a holožírů, především na území středních Čech, jihovýchodní, jižní a jihozápadní Moravy a prudký nárůst její početnosti na příhodných lokalitách. V takové situaci je doporučována i zvýšená pozornost u bekyně mnišky. V minulosti totiž opakovaně došlo k ročnímu nebo dvouletému zpoždění v gradaci bekyně mnišky po vzniku přemnožení bekyně velkohlavé, naposledy v 90. letech minulého století, kdy se roce 1992 bekyně velkohlavá přemnožila ve vltavském kaňonu a v roce 1993 byla zaznamenána první ohniska gradace bekyně mnišky v Brdech (Liška, 2018).

2 Cíle práce

- detekovat druhy vaječných parazitoidů *Lymantria dispar* na studijních lokalitách
- srovnat populační hustoty *L. dispar* na lokalitách ve středních Čechách a na Moravě
- srovnat parazitaci vaječných snůšek v obou analyzovaných oblastech

3 Bekyně velkohlavá (*Lymantria dispar* L.)

3.1 Rozšíření

Bekyně velkohlavá, *Lymantria dispar*, je druh hmyzu, který je řazen do řádu Lepidoptera (motýli) a do čeledi Erebidae. Jedná se o teplomilný druh, který působí značné ekonomické a ekologické škody na lesních porostech v Evropě, Asii, Africe a Severní Americe (Alalouni et al., 2013). Jsou známy tři poddruhy bekyně velkohlavé podle místa rozšíření (Pogue & Schaefer, 2007):

1. bekyně velkohlavá evropská (*Lymantria dispar dispar*), která se vyskytuje v listnatých a smíšených lesích Evropy, vyjma severní Evropy, v horách do 1200 m n. m. (Hofmann a Marktanner, 1996) a byla člověkem introdukovaná v roce 1869 do Severní Ameriky (Dixon & Flotz, 1985);
2. bekyně velkohlavá asijská (*Lymantria dispar asiatica* Vnukovskij), která se vyskytuje v jižní Evropě, severní Africe, střední a jižní Asii a v Japonsku (Keena et al., 2007);
3. bekyně velkohlavá japonská (*Lymantria dispar japonica* Motschulsky), která se vyskytuje na všech hlavních ostrovech Japonska, ale s omezeným areálem na ostrově Hokaido (Keena et al., 2007).

3.2 Populační dynamika a rozšíření

Bekyně velkohlavá (dále jen bekyně) je významný škůdce listnatých i jehličnatých lesů na severní polokouli (Assadi et al., 2012). Množství jedinců bekyně (vajíček, housenek, kukel, dospělců) obývajících určité území v určitém čase tvoří populaci. Tento počet na určité ploše nebo prostoru vyjadřuje její populační hustotu (denzitu). Velikost populace je funkcí natality, mortality a migrace. V průběhu času však dochází ke kolísání hustoty populace. Může se jednat o krátkodobé kolísání v průběhu roku, které nazýváme oscilací, anebo kolísání v průběhu několika let, i s pravidelným (cyklickým) přemnožením, které označujeme jako fluktuaci. Příčinou kolísání mohou být klimatické změny, vliv parazitů, parazitoidů, predátorů aj. Pokud se bekyně vyskytuje po mnoho let v nízkých počtech na určitém území, její vliv je nevýznamný, avšak při přemnožení (gradaci) způsobuje závažnou defoliaci (odlistění), odumírání až úmrtí stromů. Gradační křivka se dělí na fázi latence, progradace, kulminace a retrogradace (Turčáni et al., 2001). Početnost housenek při kulminaci se může vyšplhat až na 4 milióny jedinců na hektar, tzn. 500 kg živé biomasy. Defoliace se poté negativně projeví na dalším růstu populace bekyně. Gradace trvají 2 až 4 roky a dochází k nim jednou za 10 až 20 let (Čechmánek, 2006). Ve střední Evropě se gradace opakuje v pravidelných 6–9letých cyklech (Zúbrik a Kalmárová, 2011), naproti tomu v jižní

Evropě v Bulharsku je to perioda 8–12 let (Georgiev et al., 2012), v Sardinii 8–9 let (Contarini et al., 2013) a v Severní Americe zhruba po 5–10 letech (Alalouni et al., 2013). V České republice se gradace opakují po 13 letech (Hlásny et al., 2016).

Bekyně velkohlavá evropská je na západě palearktické oblasti autochtonním druhem, avšak před více než 100 lety byla neúmyslně introdukována do nearktické oblasti (Elkinton & Liebhold, 1990). Z ekonomického hlediska tento druh působí větší škody v Severní Americe než v Evropě. Je to způsobeno tím, že nový areál poskytuje vhodnější biotické a abiotické podmínky (McManus & Csóka, 2007). Tento jev je patrně částečně způsoben skutečností, že její přirozený komplex nepřátel je mnohem rozmanitější v Evropě než v nearktické oblasti, a proto je přirozená regulace (tj. přirozeně se vyskytující biologická kontrola) populací bekyně účinnější v Evropě než v Severní Americe (Žikić et al., 2017).

Neúmyslná introdukce bekyně do USA proběhla tak, že si v roce 1869 francouzský matematik a astronom Étienne Léopold Trouvelot objednal několik vaječných snůšek bekyně z Francie do Medfordu ve státě Massachusetts, USA. Trouvelot chtěl s bekyněmi provádět laboratorní pokusy – měl v úmyslu zkřížit bekyni s místním druhem martináče, *Antheraea polyphemus* (Cramer). Nešťastnou náhodou housenky bekyně unikly z chovné nádoby a usadily se na vegetaci v bezprostřední blízkosti jeho domu. Po 10 letech, co byla introdukována, se namnožila do stavu, kdy likvidovala ovocné a zástin tolerantující dřeviny a začala působit škody (McManus & Csóka, 2007). Forbush & Fernald (1896) barvitě popisují, jaké rozsáhlé defoliace housenky působily a jaké nepříjemnosti způsobovaly obyvatelům měst. Střechy domů a chodníky byly pokryty housenkami a housenky doslova padaly jako déšť na obyvatele zamořených měst. Trouvelotovo neuvážené jednání způsobilo jeden z nejhorších problémů ochrany dřevin Severní Ameriky (Liebhold et al., 1989).

3.3 Popis růstových stadií a bionomie

Životní fáze tohoto motýla můžeme rozdělit do čtyř stadií, a to na vajíčko, larvu (housenku), kuklu a dospělce (Doane & McManus, 1981). V rámci jedné vegetační sezóny se stihne vyvinout pouze jedna generace (Novák, 2015), jedná se tedy o univoltinní druh. Typické období, při kterém dochází k diapauze, je v podmínkách střední Evropy během nejchladnějších měsíců roku. Zimní diapauza se také nazývá přezimování neboli hibernace (Čechmánek, 2006).

3.3.1 Vajíčka

Samice zpravidla kladou snůšky na bázi kmenů a spodních větví (během latence a progradace), až do výšky dvou metrů (Hrabák, 1985). Snůšky se mohou objevovat i na jiných skrytých místech. Vaječné snůšky lze nalézt i v blízkosti lidských obydlí v hromadách dříví, na

budovách, strojích, přívěsech nebo na zahradním vybavení. V tom spočívá i jejich nebezpečí v USA – jsou nevědomky introdukovány do nových oblastí, kam se dostanou na domácím vybavení, nákladních kontejnerech či automobilech při cestování nebo stěhování (FAO, 2007).

Samice kladou vajíčka v hromádkách do snůšek, tzv. zrcátek nebo hubek, které jsou viditelné z větší vzdálenosti (Novák, 2015) a připomínají stromové houby (Hofmann a Marktanner, 1996). Snůšky jsou oválné a přikryté chloupky, které pochází ze zadečku samice. Snůšky obsahují typicky 100–650, občas i 1000 šedavých vajíček (Hrabák, 1985). Vaječné snůšky jsou v průměru 2,5 cm dlouhé a 1,5 cm široké. Snůšky mají žlutooranžovou barvu, která během zimních měsíců vybledne. Dochází k tomu proto, že snůšky jsou vystavovány slunečním paprskům a vlivům počasí (Hajizadeh et al., 2011). Na základě plnosti a odstínu barvy jsme tedy schopni zhruba určit, jak je snůška stará. Vajíčka jsou kladena během aktivity dospělců. Jsou chráněná pod vrstvou chloupků, a tím pádem jsou odolnější vůči chladu. Přezimující vajíčka už obsahují malé housenky, takže housenky procházejí diapauzou ve vajíčkách (Čechmánek, 2006). Diapauza umožňuje vajíčkům přežít až po dobu 9 měsíců, což tvoří $\frac{3}{4}$ z ročního života motýlů (Leonard, 1968).

Líhnutí vajíček je nejkritičtější životní fází k určení sezonality tohoto škůdce (Wei et al., 2014). Líhnutí je spjato s rašením pupenů většiny stromů, které mají tvrdé dřevo. Pro růst a vývin dřevin je klíčová periodicitu roční teploty a mění se fotoperioda (Ulbrichová, 2010). Začátek vegetační sezóny bývá na začátku dubna, kdy se z vajíček líhnou malé, černě chlupaté housenky (Hajizadeh et al., 2011). Po vylíhnutí housenek má snůška na svém povrchu malé otvory (viz Obrázek 1), kudy si razily housenky cestu ven. V případě nízkých populačních hustot bývá na jednom stromě jen několik snůšek, avšak při gradaci jsou kmeny posety i více jak 100 snůškami. V Severní Americe dokonce několik po sobě jdoucích generací klade vaječné snůšky na stejný mateřský strom, protože samice jsou nelétavé. To činí vajíčka zranitelnějšími vůči parazitaci, neboť samice parazitujícího druhu může naklásť svá vajíčka do vajíček hostitele každý rok na tom samém místě. Chloupky na vajíčkách slouží nejen jako ochrana před chladem, ale i před parazitací. Pokud je snůška přikryta větší vrstvou chloupků, zvyšuje to šance přežití další generace bekyní, neboť vaječní parazitoidé kladou vajíčka převážně do svrchní vrstvy vaječné snůšky. Pokud je vaječná snůška umístěna do půl metru od povrchu země, může ji během zimy překrýt sníh a nedojde tak k jejímu mechanickému poškození nebo se nestane lehkou kořistí pro přirozené nepřátele (Schaefer et al., 1988). Avšak vaječná snůška může být v této výšce ohrožena záplavami, pokud je vykladena na dřeviny v blízkosti řek. Po záplavách na kmenech zůstávají vrstvy bláta, listů a kalu, který vaječné snůšky zadusí (Camerini, 2009).

Poměr pohlaví se liší u populací s nízkou a vysokou populační hustotou. Z vaječných snůšek z oblastí s nízkou populační hustotou bekyně se líhne podstatně více samic než

z vaječných snůšek pocházejících z oblastí s vysokou populační hustotou. Z těchto snůšek se líhne nepatrně více samců nebo obě pohlaví rovným dílem (Myers et al., 1998).



Obrázek 1 Vaječná snůška bekyně velkohlavé s housenkami 1. instaru (vlevo) a detailní pohled na vajíčka (vpravo) z vaječné snůšky bekyně velkohlavé (foto: Soňa Skopalová)

3.3.2 Housenky (larvy)

Housenky bekyně jsou býložravé (herbivorní), kusadly konzumují živé části rostlin (Čechmánek, 2006). Malé černé housenky se postupně zbarvují do šedohnědé barvy a mají jemně okrovou až černou kresbu. Housenky prvního instaru jsou 3 mm velké, prodělávají 5 (zřídka 6) instarů a konečné larvální stadium může být i 90 mm velké (Doane & McManus, 1981). Na hřbetu mají úzký světlý proužek a bradavky, které jsou na prvních pěti člancích modré a na zbytku těla tmavě červené. Chomáčky černých chloupků vyrůstají z bradavek (Hrabák, 1985). Chloupky jsou žahavé, lehce se odlamují a poletují vzduchem. Při velké koncentraci housenek představují vážné zdravotní riziko. Při kontaktu s kůží mohou vyvolat alergické reakce a v případě vdechnutí také dýchací potíže (Helb, 2017).

Housenky po vylíhnutí vylézají výše do korun stromů, jsou pozitivně fotoaktivní (Čechmánek, 2006) a rozptylují se do okolí dvěma způsoby. K přirozenému rozptylu dochází, když se čerstvě vylíhlé housenky spouštějí na hedvábných vláknech a nechávají se z hostitelského stromu odváť větrem na nová stanoviště. Pomáhají jim k tomu i dlouhé chloupky, které je nadnáší a tlumí i rychlost jejich pádu (Čechmánek, 2006; Novák, 2015). Vedle toho dochází také k umělému rozptylu, protože lidé často nevědomky transportují vajíčka tisíce kilometrů ze zamořených oblastí na svých autech, karavanech, palivovém dříví, domácích potřebách a jiných osobních předmětech (Doane & McManus, 1981).

Zásadní význam pro šíření na velké vzdálenosti mají pravidelně vanoucí větry slabších rychlostí. Na základě studií v USA se bekyně šířila severovýchodním směrem, vlivem jihozápadních větrů. Schopnost šíření větrem představuje i určitý obranný prvek, který zajišťuje, že se housenka z přemnožené oblasti dostane na nové místo s dostatkem potravy (Čechmánek, 2006). Po rozptýlení a výživě na různých hostitelských dřevinách housenky prochází 5 až 6 růstovými fázemi a ukončí svůj vývin koncem června až počátkem července, kdy se zamotají za pomoci hedvábných vláken do tenkého zámotku. Na tomto místě se promění v kuklu (Doane & McManus, 1981).

3.3.3 Kukly

Housenky se kuklí na skrytých místech, často na spodní straně větví, v prasklinách na kůře apod., ve velmi řídkém zámotku. Kukla je tmavě hnědá a na hřbetní části má rezavé chloupky (Hrabák, 1985). Stadium kukly trvá 7 až 14 dní v závislosti na klimatu a pohlaví; samci obvykle dokončí svůj vývin o pár dní dříve než samice (Doane & McManus, 1981).

3.3.4 Dospělci (motýli)

Mezi dospělci je patrný pohlavní dimorfismus (viz Obrázek 2). Liší se jak v barevné variabilitě, tak i tělesnými proporcemi. Samci mají přední křídla hnědošedé barvy, s hnědou až černou kresbou, která se klikatí po celé šířce křídla. Zadní křídla mají žlutohnědou barvu. Samci jsou schopni letu na delší vzdálenosti a jejich přední křídla mají rozpětí 18 až 25 mm (Hrabák, 1985). Vývin housenky v dospěléce u samců podle Assadi et al. (2012) probíhá skrze 4 instary (dílní vývinový stupeň larválního stadia) a u samic skrze 5 instarů, zatímco FAO (2007) uvádí, že u každého pohlaví je to o jeden instar více, tj. samci 5 instarů a samice 6 instarů.

Samci jsou na rozdíl od samic vždy menší, mají štíhlý zadeček a dlouze hřebenovitá tykadla, která jim slouží nejen k orientaci v prostoru, ale také ke komunikaci s opačným pohlavím. Kimoto & Duthie–Holt (2006) přirovnávají vzhled tykadel samců k peří. S takto konstruovanými tykadly jsou samci schopni zachytit volatilní sexuální feromony, které produkují a vylučují samice připravené k reprodukci. Tykadla tedy napomáhají samcům se lépe orientovat při následování zdroje feromonu. Čím více se samci přibližují k samici, tím se koncentrace sexuálního feromonu zvyšuje. Samice totiž zanechává za sebou jakýsi nesouvislý feromonový oblak, který bývá přerušován vířením vzduchu nebo v důsledku přerušovaného vylučování feromonu. Samci často létají “cik–cak”, pátravým letem proti směru větru. Rychlost, za jakou samec nalezne samici, je určována schopností rychle zareagovat na sebemenší změny v koncentraci feromonu při změně směru letu (Gullan & Cranston, 2005). Podle Čechmánka (2006) jsou samci schopni zachytit pach samice na vzdálenost čtyř kilometrů.



Obrázek 2 Variabilita ve zbarvení křídel a velikostí dospělých samic (vlevo) a samců (vpravo) bekyně velkohlavé (sbírka hmyzu Katedry ochrany lesa a entomologie FLD ČZU v Praze; foto: Soňa Skopalová)

Samice jsou větší než samci, mají široký zadeček, nitovitá tykadla a bílá až krémová křídla s rozpětím 55–70 mm. Rovněž jako u samců se po celé šířce křídel klikatí tmavohnědá kresba. Samice evropského poddruhu jsou nelétavé, zpravidla sedí na kmeni stromu a lákají samce (Hofmann a Marktanner, 1996). Aktivita bekyní je ovlivněna vlhkostí vzduchu. Při poklesu vlhkosti vzduchu pod 50 % dochází u bekyní k podstatnému snížení počtu vykladených vajíček a pod 10 % jsou samice sterilní (Čechmánek, 2006). Dospělci nepřijímají potravu, neboť mají zakrnělé ústní ústrojí (Hofmann a Marktanner, 1996). Jsou aktivní od června do září, přičemž samci létají hlavně v noci, ale i v odpoledních hodinách a dochází ke krátkodobé kopulaci (Helb, 2017). Samice se páří pouze jednou, zatímco samec se obvykle páří vícekrát (Timms & Smith, 2011). Bekyně asijská se svým vzhledem od bekyně evropské neliší, jsou prakticky identické, avšak samice asijského poddruhu jsou schopny letu (FAO, 2007).

I když současná odborná domácí i zahraniční literatura uvádí, že samice bekyně evropské jsou nelétavé, na území ČR byly pozorovány samice, které aktivně létaly. Zda se jedná o náhodný jev, způsobený například extrémními teplotami nebo zda došlo ve středních Čechách k zavlečení asijské formy a následné kontaminaci domácí populace, je předmětem dalšího zkoumání (Liška, 2018).

3.4 Výživa

Bekyně je polyfágní druh, mezi jehož hostitele patří více než 300 dřevnatých rostlin. Hohn et al. (1993) hovoří až o 477 hostitelských rostlinných druzích (včetně rodu *Quercus*, *Malus*, *Alnus*, *Tilia*, *Populus*, *Salix*), přičemž je známo, že bekyně preferuje spíše dřevnaté rostliny než bylinné. Množství potravy, které bekyně zkonzumuje, není zanedbatelné. Nejvíce škody na stromech a keřích, tzv. holožíry (Novák, 2015), způsobuje stadium larvy (housesky), které během svého vývinu zkonzumuje zhruba 1 m² listů (Doane & McManus, 1981). Důsledkem pro porosty bývají ztráty na přírůstu a úrodě.

Stoyenoff et al. (1994) se zmiňují o tom, že mají vazbu především na topolové a na dubové porosty. Assadi et al. (2012) ve své íránské studii o vlivu výživy bekyně na čtyřech různých druzích stromů potvrzují, že lépe se bekyni daří na dubu kaštanolistém (*Quercus castaneifolia* C. A. Mey.), než na javoru sametovém (*Acer velutinum* Boiss), olši lepkavé (*Alnus glutinosa* L.) a parocii perské (*Parrotia persica* C. A. Mey.). Použili k tomu olfaktometr (čichoměr), který se skládal z nádoby, ke které byly připojeny 4 trubičky 5 cm široké a 28 cm dlouhé. Dále byly listy hostitelských dřevin rozkrájeny na kousky o rozměru 6 × 4 cm a byly umístěny do trubičky. Čtyřicet housenek 5. instaru bylo umístěno do nádoby a po 12 hodinách byly housenky v trubičkách spočítány a podle jejich počtu byl určen nejvíce preferovaný hostitel. Největší počet housenek byl v trubičce s dubovým listím. Po jeho konzumaci se navíc housenky rychleji vyvinuly a každé stadium (housenka, kukla, dospělec) dosahovalo větších rozměrů. Důvodem, proč se bekyni daří na dubu je, že tento hmyz je dobře adaptován na jeho třísloviny – taniny (Foss & Rieske, 2003). Podle Milanović et al. (2014) jsou porosty s dubem cerovým (*Quercus cerris* L.) náchylnější k defoliaci než porosty s dubem zimním (*Quercus petraea* L.) nebo dubem balkánským (*Quercus frainetto* Ten.).

Bekyně způsobuje žíry nejen v lesích, ale i v ovocných sadech a zahradách (Hrabák, 1985), hlavně na jabloních a švestkách (Novák, 2015), neboť řídké a mezernaté porosty nabízí optimální podmínky pro její rozvoj (Čechmánek, 2006).

3.5 Přirození nepřátelé

Mezi přirozené nepřátele bekyní patří predátoři, parazité, parazitoidé a patogeny. Mají značný význam, neboť pomáhají s regulací počtů bekyně při gradacích a udržují populace na nízkých počtech mimo gradace.

3.5.1 Predátoři

Rozmanitá skupina ptáků, savců, obojživelníků a hmyzích predátorů se živí na bekyních vajíčkách, housenkách a kuklách. Myši jsou hlavními konzumenty housenek a kukel (Hajizadeh et al., 2011). Dle Sharov & Colbert (1994) je hustota fluktuací malých savčích predátorů nejpravděpodobnějším synchronizačním faktorem s populacemi bekyně. Frekvence přemnožení je závislá na podílu oslabených stromů a na populační hustotě malých savčích predátorů. Bakteriální insekticidy se stejným smrtícím účinkem jako chemické, se mohou používat s menší četností k regulaci bekyně, neboť nezabíjí přirozené bezobratlé nepřátele.

Mezi hmyzí predátory bekyních housenek řadí Čechmánek (2006) například mravence, kteří konzumují housenky a dokáží tak uchránit stromy od kalamity do poloměru 18 m od svého mraveniště. Dalším predátorem je krajník pižmový (*Calosoma sycophanta* L.), který obývá listnaté a jehličnaté lesy a jeho dospělci konzumují housenky a kukly. Dospělci dobře létají a dožívají se 4 let a za svůj život spořádají až 1500 housenek. Pro biologický boj s bekyní byl do USA introdukován krajník hnědý (*Calosoma inquisitor* L.), který obývá listnaté lesy, avšak je náročný na odchov. Mezi predátory dále patří obojživelníci, plazi a ptáci. Ptáci eliminují vaječné snůšky do jednoho metru nad zemí. Například kukačka obecná (*Cuculus canorus* L.) se krmí velkými chlupatými housenkami, výjimečně dospělými motýli.

3.5.2 Parazité

Četní zástupci rodu *Trombidium* (sametka) napadají vajíčka bekyně a přispívají k udržování ekologické rovnováhy. Larvy sametky rudé (*Trombidium holosericeum* L.) parazitují na spodní straně křídel motýlů. Dále zástupci čeledi *Pyemotidae* (všivkovití) regulují počty bekyní, zejména všivka pšeničná (*Pyemotes tritici* LaGreze–Fossot & Montagne), která je významným parazitem hmyzu (Čechmánek, 2006).

3.5.3 Parazitoidé housenek

Dalším regulátorem bekyní populace jsou zástupci rodu *Exorista* (kuklice). Jsou to mouchy z řádu Diptera (dvoukřídílí) a čeledi Tachinidae (kuklicovití). Na housenky klade vajíčka cca 50 druhů kuklic a jen několik procent housenek úspěšně dokončí vývin. Z parazitovaných housenek bekyně se líhnou například larvy kuklice vřetenuškové (*Exorista larvarum* L.) nebo larvy kuklice mniškové (*Parasetigena silvestris* Robineau–Desvoidy), která v období gradace bekyně

dosahuje vysokých početních stavů a je schopna napadnout až 80 % housenek. Housenky bekyně si vůči kladení vajíček kuklice na svá těla vyvinuly obranný mechanismus, který zvyšuje šance na přežití potřebného počtu jedinců. Housenka je schopna registrovat přítomnost parazitoida, reaguje prudkými pohyby těla a snaží se uniknout pádem na zem. Kuklice však hostitelskou housenku pronásleduje a naklade jí vajíčko na hřbet těsně za hlavu, odkud je housenka nemůže strhnout svými kusadly. Dalším zástupcem z rodu *Exorista* je kuklice červenonohá (*Echinomyia fera* L.), která klade svá vajíčka na listy. Z vajíček se líhnou larvy, které čekají na pohyb hostitelské housenky. Podle chvění listu poznají, že se blíží, přichytí se k ní a pronikají do jejího těla (Čechmánek, 2006).

Více než 50 zástupců nadčeledě *Ichneumonoidea* (lumci) parazituje na různých životních stádiích bekyně. Pokud dojde ke zvýšení počtů hostitele, namnoží se i lumci. Dospělci žijí většinou na květech a sají nektar. Samice kladou vajíčka do housenek, kukel, vzácně i do vajíček. Larvy poté žijí uvnitř hostitelů a pomalu jej vyžírají. Nejčastěji na bekyních parazituje lumek dráždivý (*Pimpla instigator* Mill.) a *Ichneumon sarcitorius* L. (Čechmánek, 2006).

Další skupinou druhů, jež parazitují na housenkách bekyně, jsou zástupci čeledi Braconidae (lumčíkovití). Jedná se o více než 20 druhů lumčíků, kteří dorůstají velikosti 1–5 mm. Jejich larvy se živí hemolymfou a vyžírají tukové těleso hostitele. Před koncem svého vývinu, pronikají tělní stěnou housenky a kuklí se vedle jejího těla ve zlatožlutých kokonech. Hostitelské housenky hynou ještě před zakuklením (Čechmánek, 2006). Mezi nejčastější parazitoidy patří *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg), která parazituje bekyní housenky druhého instaru. Kruse & Raffa (1999) ve svém výzkumu odhalili závislost výživy housenky k parazitaci. Zjistili, že *Cotesia melanoscela* více parazituje housenky, které se živí topolovými listy než housenky krmené na javorových listech.

Mezi významné parazitoidy housenek bekyně v oblasti Evropy a Severní Afriky patří *Glyptapanteles liparidis* (Bouché) a *Glyptapanteles porthetriae* (Muesebeck) (Burgess & Crossman, 1929; Raffa, 1977; Fuester et al., 1983). Jsou to zástupci řádu Hymenoptera (blanokřídlí) a čeledi Braconidae (lumčíkovití). Vyznačují se vysokou schopností vyhledat hostitele a jsou obzvlášť účinní u populací bekyně o malé hustotě (Hoch et al., 2001). Zhruba po 4 dnech od vykladení vajíček do těla hostitelské housenky se líhne první instar s kusadly, který se vyvíjí pomalu. Po prvním instaru se vyvine do druhého instaru, který je již bez kusadel a vývin se zrychluje, především pak růst 2–3 dny před třetím instarem, vychází z hostitele, kuklí se a po 7 dnech je vývin dokončen (Schopf, 1991; Nussbaumer & Schopf, 2000).

***Glyptapanteles liparidis* Bouché (Hymenoptera; Braconidae)**

Glyptapanteles liparidis je nesamotářský a nejčetnější zástupce této čeledi, který se hojně vyskytuje na území Evropy a parazituje na bekyních housenkách (Fuester et al., 1983). Samice tohoto druhu kladou vajíčka na housenky prvního až třetího instaru (Schopf & Hoch, 1997). Během několika sekund vyklade do hostitelské housenky 50 i více vajíček (Marktl et al., 2002). Embryonální vývin trvá 3–5 dnů, při teplotě 20 °C se vylíhne první instar a projde 2 parazitickými stádii uvnitř těla hostitele. Živí se jeho hemolymfou a rychlost vývinu je proměnlivá a úzce závislá na výživě hostitele (Schopf & Nussbaumer, 1996; Krämer, 2003). Svůj vývin dokončuje mimo tělo hostitele. Tento vývin obvykle trvá 15–17 dní (Hoch et al., 2001). Larva se kuklí vedle hostitele a hostitelská housenka po zakuklení parazita do kokonu přestává růst a přijímat potravu, po 5–7 dnech uhynie (Schafellner et al., 2004). Samice při kladení vajíček do těla housenky vnáší i symbiotický virus (PDV polydnavirus) a jed, který slouží k udolání obranného mechanismu hostitele, a tedy k přežití parazitoidních vajíček (Edson et al., 1981; Lavine & Beckage, 1995; Strand & Pech, 1995; Stettler et al., 1998; Shelby & Webb, 1999) a v různých aspektech i k regulaci hostitele.

***Glyptapanteles porthetriae* Muesebeck (Hymenoptera; Braconidae)**

Glyptapanteles porthetriae je na rozdíl od *Glyptapanteles liparidis* samotářským druhem a samice kladou vajíčka na housenky prvního a druhého instaru (Schopf & Hoch, 1997). Larvy jsou schopny dokončit vývin, pokud jsou primárními parazity hostitele (Marktl et al., 2002). Larvální vývin dokončí za 12–14 dní (Nussbaumer & Schopf, 2000).

3.5.4 Vaječní parazitoidé

U bekyně bylo zaznamenáno 8 vaječných parazitoidů, kteří se vyvinou ve vajíčkách bekyně a na konci svého vývinu je usmrcují (Hoy, 1976). Většina těchto vaječných parazitoidů má původ v jižní a jihovýchodní Asii. Mezi nejvýznamnější vaječné parazitoidy bekyně patří *Anastatus japonicus* (Ashmead) a *Ooencyrtus kuvanae* (Howard). Mezi lety 1960–1965 byly tyto dva druhy dovezeny ze Španělska a Bulharska a vysazeny do oblastí s přemnoženými bekyněmi. Jedna z takových oblastí v té době byla na území dnešního Slovenska (Zúbrik & Novotný, 1997). Dle Schaefer et al. (1988) je vliv parazitoidů omezený. Parazitují jen většinu vajíček na povrchu snůšky, neboť kladélko u samičího parazitoida nedosáhne hlouběji do snůšky. Parazitovaná vajíčka pak bývají například vyzobána ptáky nebo je snůška jinak mechanicky poškozena. Dalším důvodem nízké parazitace může být, že samice parazitoidů omezeně létají a neparazitují populace bekyní, které mají vysokou populační hustotu. Zároveň jsou oba druhy parazitoidů regulovány hyperparazitem *Tyndarichus navae* (Howard) (Tachikawa, 1963).

***Ooencyrtus kuvanae* Howard (Hymenoptera; Encyrtidae)**

Ooencyrtus kuvanae je soliterní parazitoid a jeden z nejdůležitějších vaječných parazitoidů, který je rozšířen v holoarktické oblasti (Brown, 1984). Je to zástupce řádu Hymenoptera (blanokřídlí) a čeledi Encyrtidae (poskočilkovití). Byl úspěšně introdukovan z Japonska do Ameriky v roce 1908 (Crossman, 1925). V té době se namnožil na počet 10 000 dospělců v regionech, ve kterých byla vysoká koncentrace bekyní (Brown, 1984). Bulharský výzkum potvrdil, že *O. kuvanae* má jednu nebo dvě generace na jaře a pět generací v létě. V každém vajíčku bekyně může být pouze jeden parazitoid (Hajizadeh et al., 2011).

O. kuvanae je používána v biologickém boji proti bekyni, neboť se specializuje na parazitaci jejích vajíček. Dospělé vosičky jsou lákány na volatilní látky, které se do vzduchu dostávají z vaječné snůšky a z přídatné žlázy samice bekyně, která vaječnou snůšku nakladla. Vhodnou hostitelskou snůšku si vosičky vybírají i podle zrakových vjemů. V případě, že jsou k dispozici vaječné snůšky bekyně, tak si vosičky pro své kladení vybírají ty snůšky, které jsou proti modrému, černému a červenému pozadí. Poměr pohlaví budoucí generace *O. kuvanae* závisí na stáří hostitelské snůšky. Ze staré hostitelské snůšky se líhne relativně menší počet samic než samců. Rovněž schopnost rozmnožování a podíl samic klesá s věkem vosičky. Z velkých vaječných snůšek se líhne větší podíl samic a menší podíl samců, než z malých snůšek (Hofstetter & Raffa, 1998). Dospělé vosičky jsou tmavé a vzhledem ke své malé velikosti napadají pouze vajíčka. Nejvíce parazitovaných vajíček se nachází ve vrchní vrstvě vaječné snůšky. Parazitovaná vajíčka se poznají podle malé kulaté dírky, odkud vylétly vosičky. Po mnoho let jsou schopny usmrtit 20–30 % vajíček ve vaječné snůšce (Hajizadeh et al., 2011).

O. kuvanae přezimuje jako dospělec v hrabance nebo jiném skrytém místě (Schaefer et al., 1988). Pokud se rozhodneme likvidovat vaječné snůšky bekyně v rámci integrovaného boje, je dobré vyčkat až do zimy, jinak by se oslabila místní populace *O. kuvanae* (McCullough et al., 1999).

***Anastatus japonicus* Ashmead (Hymenoptera; Eupelmidae)**

Anastatus japonicus lze nalézt i pod synonymem *Anastatus disparis* (Ruschka) (Zúbrik & Novotný, 1997). Je to vaječný soliterní parazitoid, který je rozšířen po celé Evropě s lokálním výskytem (Wellenstein & Schwenke, 1978), dále v Číně, Thajsku, Japonsku, Vietnamu, Barmě a dalších (Huang et al., 1974; Nanta, 1988; Noda, 1989; Xin et al., 2009). Disperze tohoto parazitoida v přírodě je velmi pomalá.

Bylo zjištěno, že parazituje na 4 druzích řádu Hemiptera (polokřídlí) a 12 druzích z řádu Lepidoptera (motýli) (Noyes, 2003). Nejedná se tedy o specialistu, jehož hostitelský rozsah je specifický. Míra parazitace *A. japonicus* je tím pádem nízká, než aby účinně regulovala velikost

hostitelské populace, i přesto, že se dokáže úspěšně adaptovat na nového hostitele (Kim et al., 2011).

A. japonicus prodělává 4 životní fáze – vajíčko, larva, kukla a dospělec. První tři vývinové fáze probíhají uvnitř vajíčka hostitele a dospělec opouští vajíčko hostitele skrze malý výletový otvor. Pokud teplota dosahuje 26–28 °C, mívá 8 generací s životním cyklem 18–21 dní. Stadium vajíčka trvá 1–2 dny, larvální stadium 5–6 dní, mezistadium kukly 5–6 dní, stadium kukly 6–7 dní a stadium dospělce 42 dní (Huang et al., 1974; Lu & Yang, 1983; She et al., 1995). Samci žijí 5–10 dní a samice 30–40 dní, pokud se převážně živí na medové stravě. Bylo zjištěno, že délka života samice je závislá na teplotě. Dospělé samice žijí v průměru 87,6 dní, ale podle Huang et al. (1974), při optimálních vlhkostních podmínkách, mohou samice žít 133 dní při teplotě 16 °C, 71,5 dní při teplotě 20 °C, 42 dní při teplotě 25 °C a 24,4 dní při teplotě 35 °C. Dospělci jsou 3–4 mm velcí v porovnání s *Trichogramma* spp., která se hojně používá v biologické kontrole a dosahuje velikosti 0,2–1,0 mm. Dospělci jsou aktivní za světla, samci jsou více přitahováni světlem než samice, zatímco samice vykazují větší úsilí k pohybu směrem vzhůru. Pokud jsou samice drženy v zajetí, nalezneme je krmit se nebo odpočívat v horní části chovné nádoby (Pu, 1992). Dospělé vosičky hlavně pochodují, i když umí také skákat a létat. Dle Schaefer et al. (1988), samice nelétají, jen poskakují. Pohyb na delší vzdálenosti (více jak 100 m) je zajištěn větrem.

Dospělci se živí pylem, šťávami z nahnílého ovoce nebo vylučovanými sekrety, které získají z nabodávání hostitelských vajíček (Li et al., 2014). Dospělci se objevují, až když jsou k dispozici vajíčka příští generace bekyně (Kurir, 1944). Samice klade vajíčka svým krátkým kladélkem pouze do vrchní vrstvy snůšky. Mezi dospělci je patrný pohlavní dimorfismus, liší se ve velikosti a zbarvení křídel. Samice mají na křídlech šedavou kresbu, zatímco samci nikoliv (viz Obrázek 3).

Samice *A. japonicus* se páří pouze jednou a klade 6–11 vajíček za den během prvních 20 dní, toto tempo po 25 dnech postupně klesá. Tato relativně vysoká schopnost kladení vajíček je důležitou vlastností úspěšného biologického agens. Naklást jedno vajíčko trvá zhruba 10 minut, nejdéle však 30 minut (Huang et al., 1974). *A. japonicus* úspěšně parazituje hostitelská vajíčka v jakékoliv fázi jejich vývinu, což z *A. japonicus* činí více efektivním biologickým agens než *Trichogramma* spp., která se může vyvinout pouze v začátcích vývinu hostitelských vajíček (Li et al., 2014).



Obrázek 3 Samec s čirými křídly (vlevo) a samice s tmavou kresbou na křídlech (vpravo) *Anastatus japonicus* (Ashmead) vylíhlí z vajíček bekyně velkohlavé v roce 2019 (foto: Soňa Skopalová)

***Gryon lymantriae* Masner (Hymenoptera; Scelionidae)**

Jedná se o vzácného vaječného parazitoida, který byl původně nazván jako *Hadronotus lymantriae* n.sp. Na základě odchyty 5 samic z několika tisíc vajíček bekyně z východního Slovenska v 2. polovině 20. století, jej popsal doktor Lubomír Masner, pocházející z tehdejšího Československa (Masner, 1958).

3.5.5 Patogeny

Bekyně jsou společně s dalšími druhy hmyzu ohrožovány různými organismy, které jim způsobují nemoci. Mezi tyto organismy řadíme houby, bakterie, viry aj. V podmínkách střední Evropy je úmrtnost bekyní, kterou způsobují patogeny vyšší, než úmrtnost způsobená parazitoidy (Bathon 1993; Hoch et al., 2001; Turčáni et al., 2001). Mezi dva nejvýznamnější patogeny, které regulují gradace bekyní, patří virový patogen NPV a houbový patogen *Entomophaga maimaiga* (Humber, Shimazu & R.S. Soper) (McCullough et al., 1999).

NPV

NPV (Nuclear Polyhedrosis Virus) je nukleopolyhednovir, který se dokáže rychle šířit v populacích bekyní, které mají vysokou hustotu. V době gradace, virus napadá stresované housenky a způsobuje vysokou mortalitu (Campbell & Podgwait, 1971; Novotny, 1989). Vysoce početné populace, výživa na nepreferovaném hostiteli, vlhko a studené klima jsou optimálními podmínkami pro šíření viru (Wallis, 1957; Campbell & Podgwait, 1971; Murray et al., 1989; Woods et al., 1991). Většina infekcí NPV začíná u pár vaječných snůšek a kontaminované prostředí je

poté hlavním faktorem pro mezigenerační přenos (Doane, 1970; Woods & Elkinton, 1987; Murray & Elkinton, 1989). NPV je významný regulátor původních i nepůvodních populací bekyně. NPV způsobuje v přemnožené populaci její kolaps v průběhu dvou nebo tří let, avšak jeho účinek klesá v případě nepočetných populací. Může být použit také jako součást biopreparátu v integrovaném boji proti bekyni. Vzhledem k tomu, že virus je produkován živými housenkami, tak jsou jeho zásoby velmi omezené. Housenky, které jsou nakažené NPV, visí ze stromu a jejich těla jsou tmavá, ochablá a zkapalněná (McCullough et al., 1999).

***Entomophaga maimaiga* (Humber, Shimazu & R.S. Soper)**

Entomophaga maimaiga je druh houby, který je nejvíce rozšířen u populací bekyně. *E. maimaiga* se zdá být podobná NPV, ale působí promoření bekyní v malém i velkém měřítku (McCullough et al., 1999). *E. maimaiga* je houbový patogen, který má významný vliv na populace bekyně, i když populace mají nízký počet jedinců. Houba infikuje larvální stadium a dále se rozšiřuje do okolí za pomoci spor. Šíří se snadno, pokud jsou podmínky prostředí příznivé. Účinnost *E. maimaiga* nelze dobře předpovídat, neboť závisí v kritickém období na výskytu dešťů během jara. Pokud je rok deštivý, *E. maimaiga* působí dramatický pokles v populaci bekyně, avšak během suchého jara je vliv *E. maimaiga* vůči přemnoženým housenkám velmi nízký (McCullough et al., 1999). *E. maimaiga* může působit v kombinaci s *Paecilomyces canadensis* (Vuill.) Brown & Smith), obě byly nalezeny u 20 % mrtvých housenek v Japonsku (Aoki, 1974; Hajek, 1999).

4 Metodika

4.1 Terénní práce

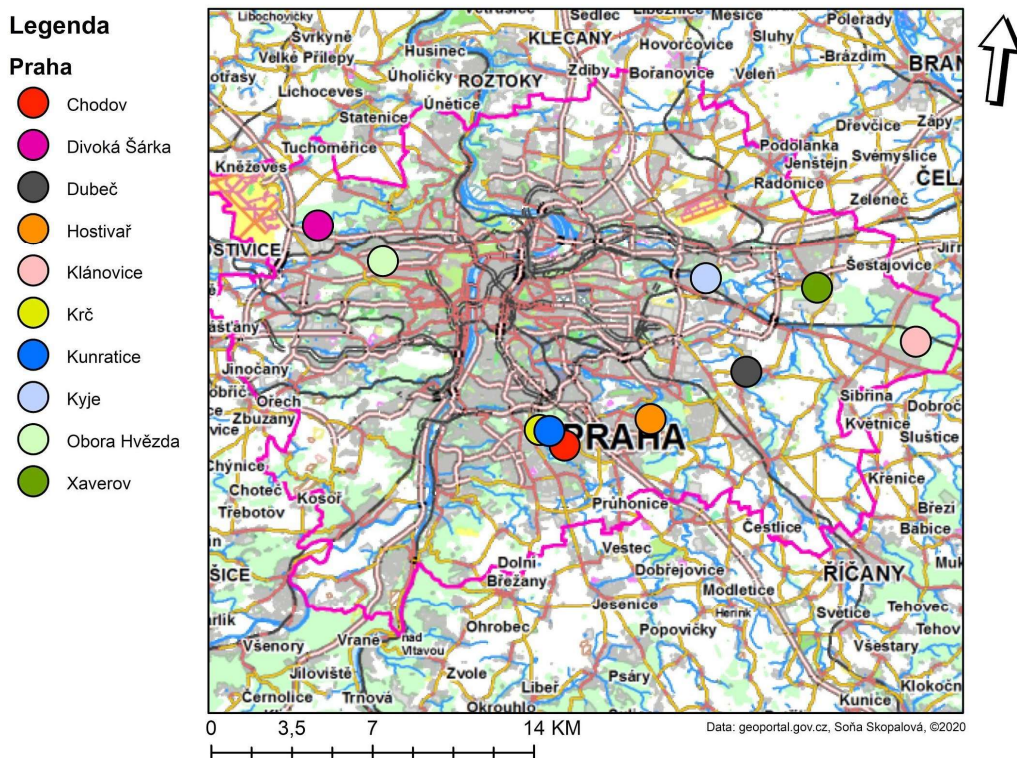
Ke zjištění populačních hustot a parazitace vaječných snůšek (dále hubek) bekyně velkohlavé bylo nejprve potřeba nasbírat jejich dostatečný počet. Sběr se uskutečnil v průběhu dubna 2019 v lesních porostech, kde dominoval dub, zejména dub letní (*Quercus robur* L.) nebo dub zimní (*Quercus petraea* L.). Byly vybrány dvě gradační oblasti, a to v Praze a na Moravě. V rámci Prahy bylo vybráno 10 lokalit a 8 lokalit na Moravě, u kterých byl výskyt bekyně velkohlavé dříve potvrzen nebo předpokládán. V Praze se jednalo o tyto lokality: Divoká Šárka, Dubeč, Hostivař, Chodov, Klánovice, Krč, Kunratice, Kyje, Obora Hvězda a Xaverov (viz Tabulka 1 a Obrázek 4).

Tabulka 1 Pražské studijní lokality v roce 2019 s jejich GPS souřadnicemi a nadmořskou výškou

Lokalita	N	E	Nadmořská výška
Divoká Šárka	50.09611111	14.3127778	323
Dubeč	50.0621219	14.5821750	260
Hostivař	50.0391667	14.5283333	272
Hvězda	50.0855556	14.3550000	330
Chodov	50.0238889	14.4772222	267
Klánovice	50.0827944	14.6771814	241
Krč	50.0287811	14.4626828	227
Kunratice	50.0286111	14.4683333	298
Kyje	50.0961111	14.5502778	235
Xaverov	50.0981825	14.6174075	250

N – souřadnice severní zeměpisné šířky WGS84; **E** – souřadnice východní zeměpisné délky WGS84;
Nadmořská výška – nadmořská výška v metrech nad mořem

Pražské studijní lokality v roce 2019



Obrázek 4 Umístění pražských studijních lokalit v roce 2019 (autor: Soňa Skopalová)

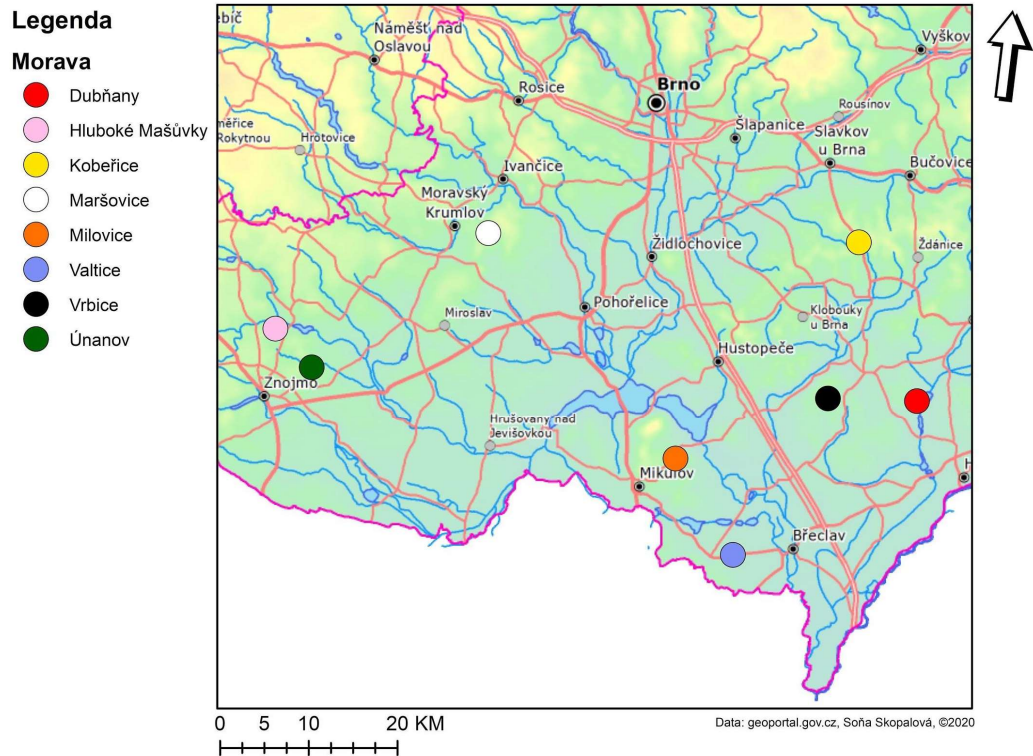
Na Moravě to byly tyto lokality: Dubňany, Kobeřice, Maršovice, Hluboké Mašůvky, Milovice, Valtice, Vrbice a Únanov (viz Tabulka 2 a Obrázek 5).

Tabulka 2 Moravské studijní lokality v roce 2019 s jejich GPS souřadnicemi a nadmořskou výškou

Lokalita	N	E	Nadmořská výška
Dubňany	48.9227908	17.0487786	194
Hl. Mašůvky	48.9256233	16.0548961	324
Kobeřice	49.0768428	16.9342722	380
Maršovice	49.0462692	16.3644292	373
Milovice	48.8384111	16.6887481	278
Únanov	48.8907550	16.1170061	320
Valtice	48.7473928	16.7918614	200
Vrbice	48.9162564	16.9117367	270

N – souřadnice severní zeměpisné šířky WGS84; **E** – souřadnice východní zeměpisné délky WGS84; **Nadmořská výška** – nadmořská výška v metrech nad mořem

Moravské studijní lokality v roce 2019



Obrázek 5 Umístění moravských studijních lokalit v roce 2019 (autor: Soňa Skopalová)

Každá z lokalit byla rozdělena do 3–5 transektů podle velikosti porostu a za pomoci Turčkovy metody byl každý transekt postupně procházen ve dvou liniích, které byly úhlopříčně proloženy porostem, dokud nebylo okulárně zkontrolováno 100 stromů daného transektu. Turčková metoda slouží ke kontrole početnosti bekyně. Je založená na zjištění počtu vaječných snůšek na 100 stromech (kmenech), které jsou vybrány náhodně v porostu. Výsledkem je výpočet průměrného počtu vaječných snůšek připadající na jeden kmen. Pokud bylo na 100 náhodně vybraných stromech zjištěno dohromady 10 snůšek, průměrný počet snůšek na jeden strom, který se uvede do popisu, bude $10:100 = 0,1$. Do součtu se nepočítají staré snůšky, pouze nové (STN 48 2715). Průměrný počet snůšek na jeden strom se porovná s kritickým počtem snůšek. V závislosti na stáří porostu jsou kritické počty 2–7 snůšek. Při dosažení nebo překročení kritického počtu snůšek lze v daném porostu očekávat silné žíry až holožírny (LP, 1998).

Jednotlivé transekty byly od sebe vzdáleny alespoň na dvě výšky středního kmene porostu. Každé měření bylo zaznamenáno do terénního zápisníku, do kterého se zapisoval název lokality, konkrétní transekt (A až E) nálezu, datum, GPS souřadnice, dále číslo stromu 1–100 a druh dřevin, na kterých byly nebo nebyly hubky nalezeny.

Hubky byly dobře viditelné i z dálky, nacházely se přímo na kmeni stromu od paty až do výšky několika metrů, ale také i na nízko položených větvích. Pokud to bylo možné, tak u nalezené hubky, nové nebo staré, byla změřena metrem délka a šířka a tyto hodnoty byly zapsány do terénního zápisníku. Nové hubky byly vypouklé, plné vajíček a osrstěné, ty staré z předchozích let byly ploché se zbytkem chloupků (viz Obrázek 6).



Obrázek 6 Nová snůška (vlevo) na spodní větvi borovice lesní, stará snůška (vpravo) na kmeni habru obecného (foto: Soňa Skopalová)

Vybrané nové snůšky byly poté opatrně odebrány nožem do plastové nádoby nebo papírové obálky a nadepsány názvem lokality, transektu a číslem a druhem stromu, aby nedošlo k jejich záměně. Po návratu z terénu byly hubky uloženy do lednice, aby bylo zabráněno předčasnému líhnutí housenek.

4.2 Laboratorní práce

V laboratoři byly následně hubky přeloženy do chovných nádob (Petriho misky) a byl spočítán počet vykladených vajíček. Počítání vajíček probíhalo postupně, vždy po jedné hubce, aby v mezičase nedošlo k líhnutí housenek. Hubka byla tedy vyjmuta z lednice, vložena do Petriho misky a pod binolupou a za pomoci měkké pinzety byl spočítán počet vykladených vajíček. Hubka byla opatrně rozebrána, vajíčka byla zhruba očištěna od chloupků a rozdělena do hromádek po 10 kusech, přičemž jejich počet byl na konci sečten. Takto spočítaná hubka byla následně přikryta víčkem se štítkem, na kterém bylo aktualizováno označení a zjištěný počet vajíček. Takto připravený vzorek byl opět vrácen do lednice. Až byly všechny hubky spočítány, vyjmuly se z lednice a byly ponechány v plastové přepravce při pokojové teplotě (cca 20 °C). Z hubek se

začaly postupně líhnout housenky. Každý týden byla prováděna kontrola ke zjištění výskytu parazitoidů a mrtvé housenky byly vyjmuty.

V hubkách se v průběhu června až září vyskytovaly vaječní parazitoidé. Vosičky druhu *Anastatus japonicus* (Ashmead) byly determinovány (viz Obrázek 7). Tyto vosičky se líhly v různých silných vlnách. Při každé týdenní kontrole byly vosičky vyjmuty, bylo u nich určeno pohlaví na základě zbarvení křídel (viz Obrázek 3) a jejich počet zaznamenán do formuláře parazitace. Formulář k parazitaci obsahoval řádek s názvem lokality, transektu, druhem dřeviny, počtem vajíček bekyně a počtem nalezených samců a samic *A. japonicus* a datum kontroly. Když líhnutí parazitoidů ustalo a neobjevili se při kontrole noví jedinci vosiček, vykladená vajíčka v hubkách byla opět spočítána ke zjištění počtu nevylíhnutých vajíček bekyně. Na základě porovnání s počty nevylíhnutých vajíček se stanovila míra parazitace.

Parazitace byla vypočtena podle vzorce:

$$P = m_+ - m_- = (n_{vř} + n_p) / n_{vd} * 100 - (n_{vř} / n_{vd}) * 100$$

kde P je výsledná parazitace vaječné snůšky bekyně v %, m_+ je mortalita vajíček ve vaječné snůšce bekyně s parazitací, m_- je mortalita vajíček ve vaječné snůšce bekyně bez parazitace, n_{vd} je počet vajíček ve vaječné snůšce bekyně před líhnutím, $n_{vř}$ je počet nevylíhnutých vajíček ve vaječné snůšce bekyně na konci pokusu a n_p je počet vylíhnutých parazitoidů nalezených v dané vaječné snůšce. Mortalita vajíček bekyně s parazitací byla vypočtena na základě předpokladu, že z jednoho parazitovaného hostitelského vajíčka se vylíhne jeden vaječný parazitoid.

Všechny formuláře pro lepší přehlednost byly přepsány z papírové formy do elektronické v programu Microsoft Excel 2019. Výsledky obou oblastí byly srovnány a statisticky vyhodnoceny a graficky vyjádřeny v programu Statistica 13 (TIBCO Statistica Inc. USA). Normalita dat byla hodnocena Shapiro–Wilkovým testem, další srovnání byla analyzována Kruskal–Wallisovým testem a Wilcoxonovým testem.



Obrázek 7 Porovnání velikostí – a) horní řada – vajíčko bekyně velkohlavé (vlevo) a housenka 1. instaru bekyně velkohlavé (vpravo); b) spodní řada – samec (vlevo) a samice (vpravo) *Anastatus japonicus* (Ashmead) vylíhlí z vajíček bekyně velkohlavé v roce 2019 (foto: Soňa Skopalová)

5 Výsledky

V roce 2019 bylo na vybraných studijních lokalitách za pomoci Turčekovy metody revidováno celkem 8600 stromů, z toho 4600 v Praze a 4000 na Moravě. Dřevinné složení jednotlivých lokalit znázorňují Tabulky 3 a 4. Na každé studijní lokalitě dominoval dub letní (*Quercus robur* L.) nebo dub zimní (*Quercus petraea* L.), případně dub červený (*Quercus rubra* L.), s výjimkou Kobeřic, kde byl hojně zastoupen habr obecný (*Carpinus betulus* L.).

Tabulka 3 Dřevinné složení v % na pražských studijních lokalitách 2019

Lokalita	n	DB	HB	JV	JS	LP	BO	MD	Ostatní
Divoká Šárka	500	66,0	1,8	12,0	2,0	5,4	2,8	5,8	4,2
Dubeč	300	81,7	0,0	11,7	0,0	0,0	6,0	0,0	0,7
Hostivař	500	54,2	12,0	0,2	0,0	23,0	8,2	2,2	0,2
Hvězda	500	67,2	11,8	8,8	3,6	0,4	0,2	0,8	7,2
Chodov	500	75,2	9,4	0,0	1,2	6,4	0,4	7,0	0,4
Klánovice	500	85,8	0,0	0,0	0,0	0,6	8,4	3,0	2,2
Krč	300	32,0	29,7	6,7	0,0	8,3	11,3	5,3	6,7
Kunratice	500	70,6	20,6	1,0	0,0	2,0	4,2	0,6	1,0
Kyje	500	63,2	18,4	2,2	0,0	0,0	10,0	2,0	4,2
Xaverov	500	58,4	1,6	12,6	0,2	15,8	3,2	0,4	7,8

n – počet zkoumaných stromů na lokalitě, **DB** – zastoupení dubu v %, **HB** – zastoupení habru v %, **JV** – zastoupení javoru v %, **JS** – zastoupení jasanu v %, **LP** – zastoupení lípy v %, **BO** – zastoupení borovice v %, **MD** – zastoupení modřínu v %, **Ostatní** – zastoupení ostatních dřevin v %

Tabulka 4 Dřevinné složení v % na moravských studijních lokalitách 2019

Lokalita	n	DB	HB	JV	AK	LP	BO	MD	Ostatní
Dubňany	500	63,8	8,2	2,8	15,2	0,4	0,2	0,0	9,4
Hl. Mašůvky	500	84,6	6,0	0,0	0,0	0,0	1,8	4,8	2,8
Kobeřice	500	29,4	49,2	0,0	0,0	12,6	0,6	3,4	4,8
Maršovice	500	87,4	5,6	0,0	0,0	0,0	6,0	0,0	1,0
Milovice	500	62,2	29,0	2,8	0,0	1,8	0,0	0,0	4,2
Únanov	500	81,2	15,6	0,0	0,0	0,0	1,2	0,8	1,2
Valtice	500	78,0	13,2	7,2	0,0	0,0	1,0	0,0	0,6
Vrbice	500	55,2	30,2	7,8	0,0	6,2	0,0	0,0	0,6

n – počet zkoumaných stromů na lokalitě, **DB** – zastoupení dubu v %, **HB** – zastoupení habru v %, **JV** – zastoupení javoru v %, **AK** – zastoupení akátu v %, **LP** – zastoupení lípy v %, **BO** – zastoupení borovice v %, **MD** – zastoupení modřínu v %, **Ostatní** – zastoupení ostatních dřevin v %

Počty stromů daného druhu, kde byly nalezeny vaječné snůšky bekyně, a počty nalezených nových a starých snůšek bekyně podle jednotlivých druhů stromů znázorňují Tabulky 5 a 6. Na obou studijních lokalitách 2019 bylo nejvíce nových a starých snůšek nalezeno na dubu. Na třech moravských lokalitách bylo tak vysoké množství snůšek, že nebylo možné je všechny spočítat. Proto u moravských lokalit nebyl vyhodnocen přesný počet starých a nových snůšek nalezených na zkoumaných druzích stromů ani celkový počet snůšek na revidovaných stromech (viz Tabulka 6).

Tabulka 5 Druhy stromů s počtem nalezených snůšek bekyně velkohlavé na pražských studijních lokalitách 2019

Dřeviny	S_p	N_p	n_p	S_c	N_c	n_c
DB	40	80	3044	45	103	148
HB	11	24	467	12	29	41
BO	3	9	239	3	11	14
LP	1	3	293	1	3	4
Ostatní	0	0	557	0	0	0
Celkem	55	116	4600	61	146	207

S_p – počet stromů daného druhu se starými snůškami, N_p – počet stromů daného druhu s novými snůškami, n_p – celkový počet stromů daného druhu na studijních lokalitách, S_c – počet starých snůšek nalezených na daném druhu stromů, N_c – počet nových snůšek nalezených na daném druhu stromů, n_c – celkový počet snůšek na daném druhu stromů

Tabulka 6 Druhy stromů s počtem nalezených snůšek bekyně velkohlavé na moravských studijních lokalitách 2019

Dřeviny	S_p	N_p	n_p
DB	73	1307	2709
HB	8	313	785
MD	0	29	45
BO	1	27	54
AK	1	17	76
LP	0	17	105
BK	0	14	21
Ostatní	0	25	205
Celkem	83	1749	4000

S_p – počet stromů daného druhu se starými snůškami, N_p – počet stromů daného druhu s novými snůškami, n_p – celkový počet stromů daného druhu na studijních lokalitách

Tabulky 7 a 8 zobrazují přehled populační hustoty bekyně velkohlavé v rámci jednotlivých studijních lokalit v roce 2019. Nejvíce nových snůšek v rámci pražských studijních lokalit bylo nalezeno na lokalitách Kyje a Kunratice. Avšak celkově nejvíce nových snůšek bylo nalezeno na studijních lokalitách na Moravě, zejména na lokalitě Maršovice, kde kvůli enormnímu množství

snůšek je nebylo možné spočítat jednotlivě. Na čtyřech z pěti transektů bylo více než 100 nových snůšek na strom (pro analýzu nahrazeno počtem 200). Na lokalitách Únanov a Hluboké Mašůvky bylo na všech transektech nalezeno do 100 nových snůšek na strom, pro analýzu nahrazeno počtem 100). Nejvíce starých snůšek bylo nalezeno na lokalitě Únanov, konkrétně 91 na strom (viz Tabulka 8). Nejméně snůšek bylo nalezeno na pražské lokalitě Obora Hvězda, která neobsahovala žádnou ze snůšek. U pražské lokality Divoká Šárka nebyla nalezená žádná nová snůška, avšak 2 snůšky staré (viz Tabulka 7). Průměrné počty snůšek na lokalitách, které překročily kritický počet 2–7 snůšek na 100 stromů jsou v tabulkách začerveny. Na Moravě každá studijní lokalita s výjimkou Valtic mnohonásobně překročila rozmezí kritického počtu. V těchto částech porostů lze tedy očekávat, že v sezóně 2019 proběhly silné žíry bekyně.

Počet starých snůšek nalezených na jednotlivých transektech byl v obou oblastech srovnatelný (Shapiro Wilkův test normality: $W = 0,23$, $p < 0,05$; Kruskal Wallisův test: $H(1;86) = 0,25$; $p > 0,05$).

Na druhou stranu počet nových snůšek byl signifikantně mnohem vyšší na Moravě a populační hustoty mnohonásobně převyšovaly stav na pražských lokalitách (Shapiro Wilkův test normality: $W = 0,67$, $p < 0,05$; Kruskal Wallisův test: $H(1;86) = 49,41$; $p < 0,05$; Graf 1).

Rozdíly v počtech nalezených starých a nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé na jednotlivých studijních lokalitách v roce 2019 zobrazují Grafy 2 a 3.

Tabulka 7 Přehled populační hustoty bekyně velkohlavé s kritickými počty na pražských studijních lokalitách 2019

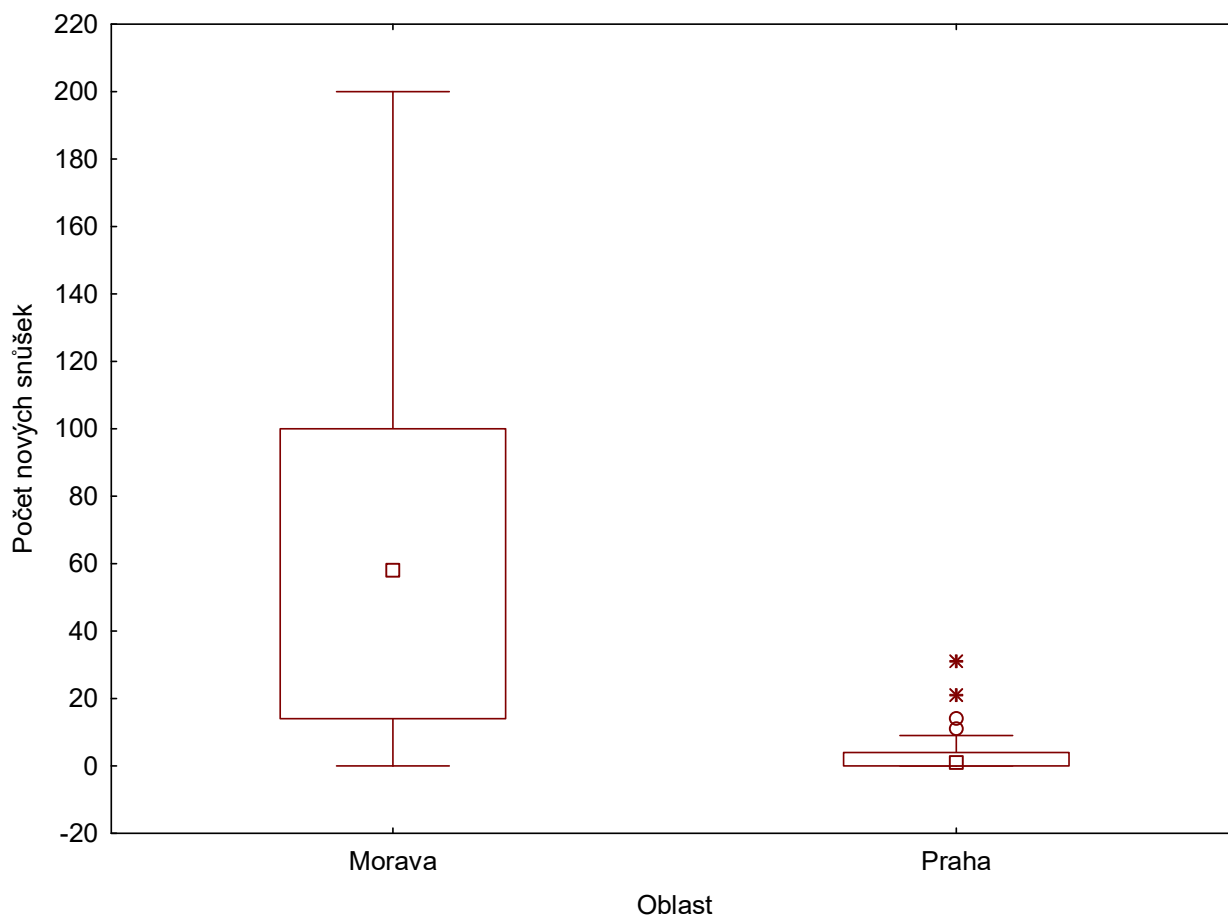
Lokalita	S %	N %	n_s	n_n	K_n
Divoká Šárka	0,40	0,00	2	0	0
Dubeč	2,33	2,33	7	7	2,3
Hostivař	0,20	0,60	1	3	0,6
Hvězda	0,00	0,00	0	0	0,0
Chodov	1,40	4,00	8	20	4,0
Klánovice	0,20	2,20	1	11	2,2
Krč	1,33	1,33	5	6	2,0
Kunratice	4,60	5,60	27	41	8,2
Kyje	1,60	8,20	8	56	11,2
Xaverov	0,40	0,40	2	2	0,4
Praha	1,2	2,5	61	146	3,2

S % – zastoupení stromů se starými snůškami v %, N % – zastoupení stromů s novými snůškami v %, n_s – počet starých snůšek, n_n – počet nových snůšek, K_n – kritický počet nových snůšek na 100 stromů

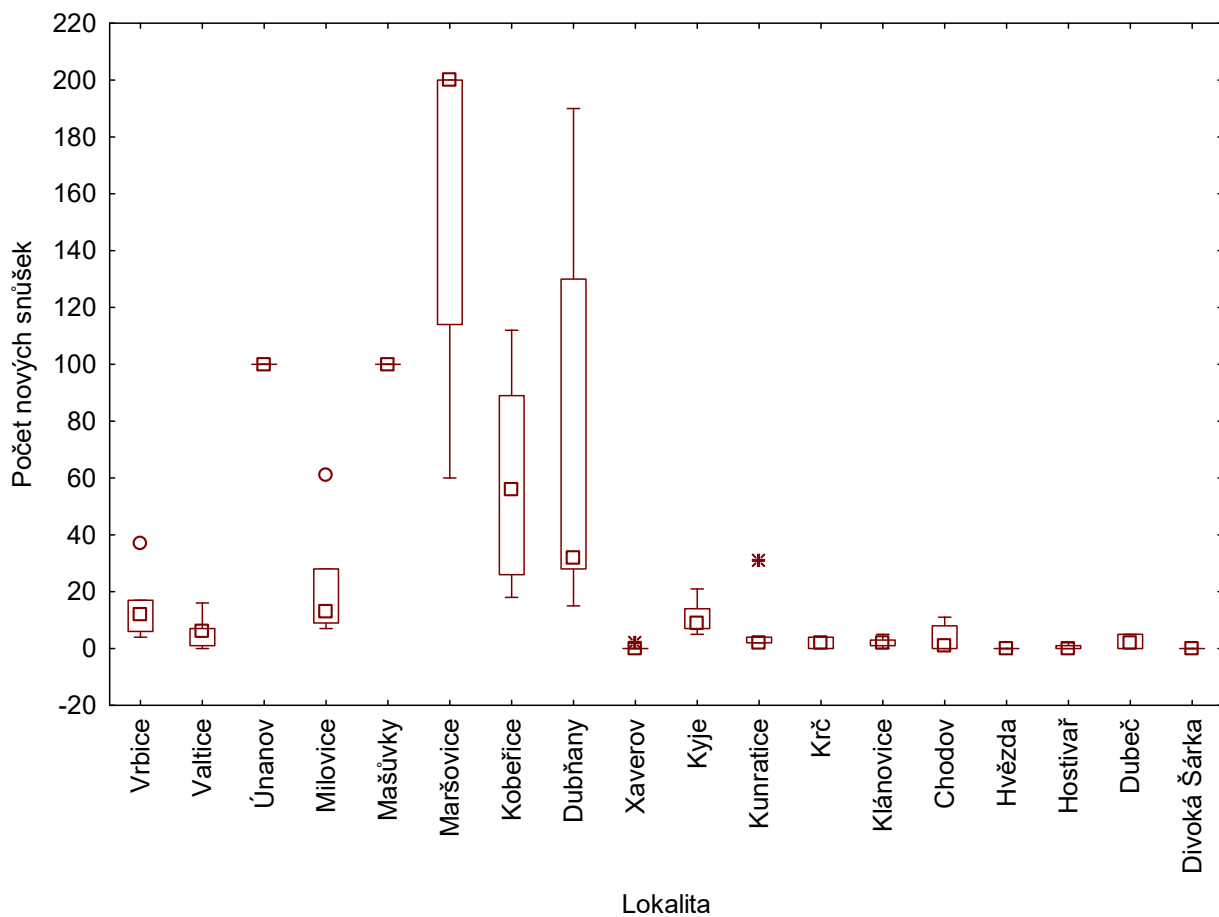
Tabulka 8 Přehled populační hustoty bekyně velkohlavé s kritickými počty na moravských studijních lokalitách 2019

Lokalita	S %	N %	n _s	n _n	K _n
Dubňany	4,60	33,40	27	395	79,0
Hl. Mašůvky	0,00	88,40	0	>500*	>100
Kobeřice	0,00	33,20	0	301	60,2
Maršovice	0,60	70,40	3	>1000**	>>100
Milovice	3,40	15,80	17	118	23,6
Únanov	5,20	91,80	91	>500*	>100
Valtice	2,20	5,20	14	30	6,0
Vrbice	0,60	11,40	4	76	15,2
Morava	2,1	43,73	156	>50 000	>60

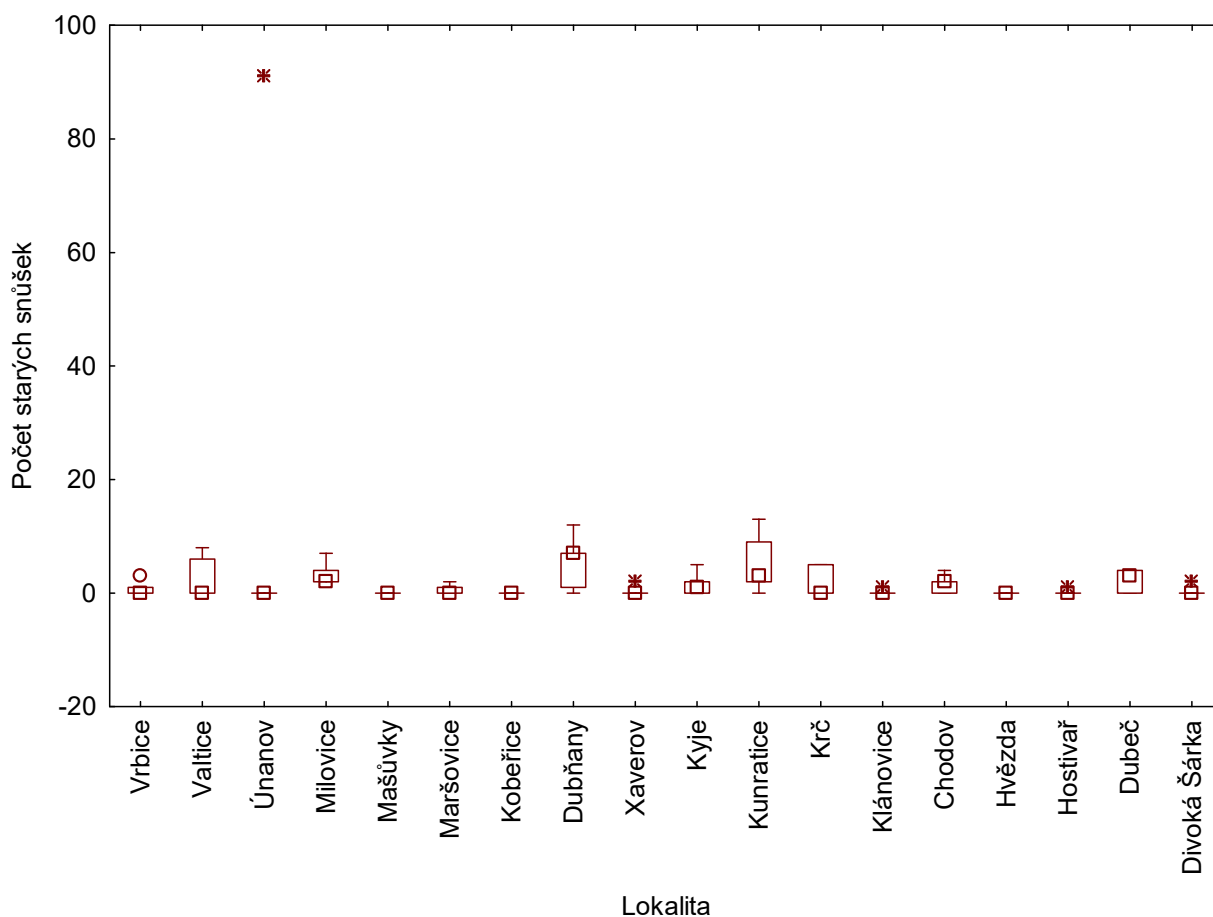
S % – zastoupení stromů se starými snůškami v %, N % – zastoupení stromů s novými snůškami v %, n_s – počet starých snůšek, n_n – počet nových snůšek, K_n – kritický počet nových snůšek na 100 stromů, * – méně než 100 nových snůšek na stromě, ** – více než 100 nových snůšek na stromě



Graf 1 Srovnání počtu nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé v jednotlivých oblastech v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián ± 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehklých hodnot, kolečko představuje odlehklé hodnoty a hvězdička extrém



Graf 2 Srovnání počtu nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé na jednotlivých lokalitách v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehlych hodnot, kolečko představuje odlehlé hodnoty a hvězdička extrém



Graf 3 Srovnání počtu starých vaječných snůšek bekyně velkohlavé na jednotlivých lokalitách v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián $\pm 25-75\%$ kvartil, svorka představuje rozsah neodlehklých hodnot, hvězdička představuje extrém

Průměrné rozměry změřených nových a starých vaječných snůšek na studijních lokalitách 2019 znázorňují Tabulky 9 a 10. Na pražských studijních lokalitách měly největší průměrnou plochu staré snůšky z Dubče 913,00 mm² a největší průměrná plocha nové snůšky byla zaznamenána v Hostivaři 1200,00 mm². Na moravských studijních lokalitách měly největší průměrnou plochu staré a nové snůšky z Valtic – 675,80 mm² a 779,09 mm². Průměrné délky a šířky u změřených starých a nových snůšek na studijních lokalitách znázorňuje Tabulka 9 a 10. Plocha vaječné snůšky na stromě v mm² byla statisticky průkazně větší na lokalitách v oblasti Prahy (Shapiro Wilkův test normality: $W = 0,93$, $p < 0,05$; Kruskal Wallisův test: $H(1;771) = 14,66$; $p < 0,0001$; Graf 4).

Tabulka 9 Průměrné změřené šířky, délky a plochy vaječných snůšek bekyně velkohlavé u pražských studijních lokalit 2019

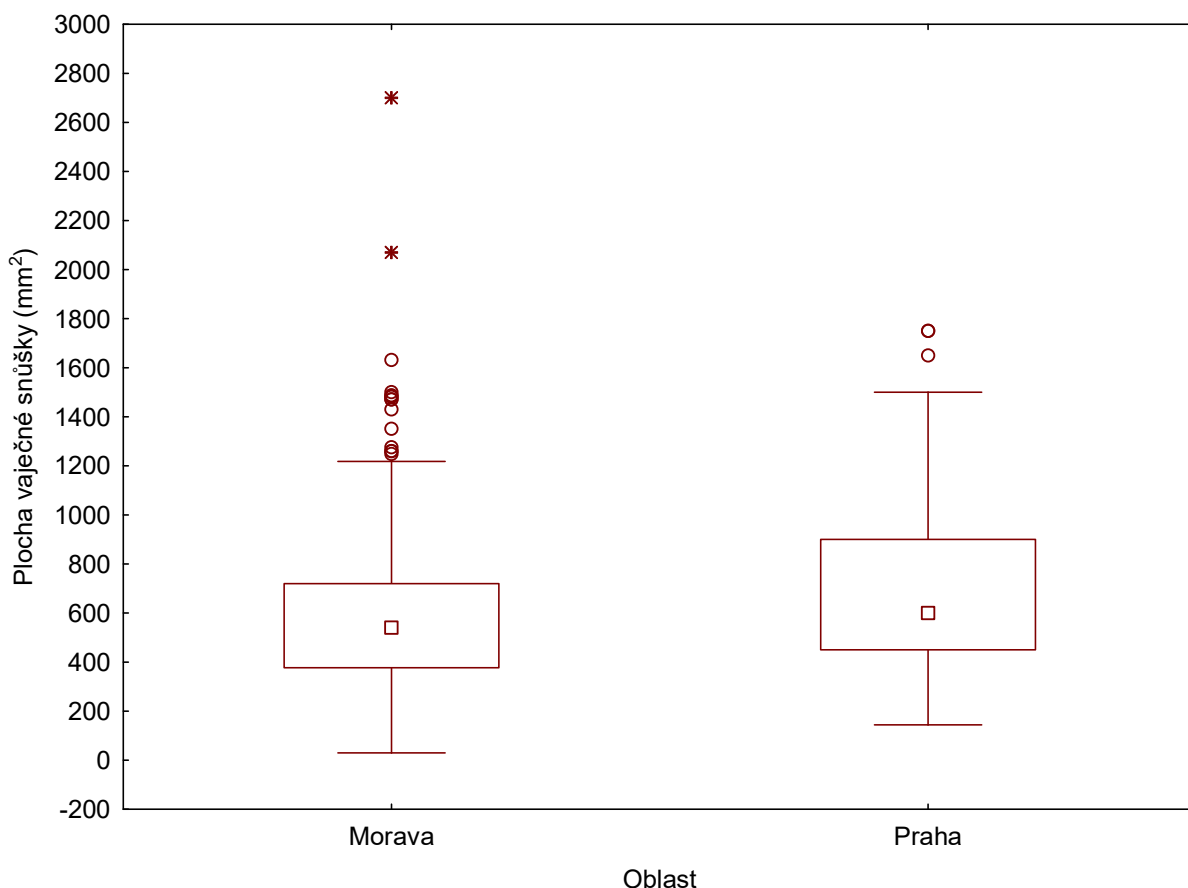
Lokalita	n	$\varnothing \check{S}_s$	$\varnothing D_s$	$\varnothing \check{S}_n$	$\varnothing D_n$	$\varnothing S_s$	$\varnothing S_n$
Divoká Šárka	500	35,0	20,0	0	0	700,00	0
Dubeč	300	40,3	23,4	29,9	22,0	913,00	681,14
Hostivař	500	25,0	25,0	50,0	23,3	625,00	1200,00
Hvězda	500	0	0	0	0	0	0
Chodov	500	35,6	18,3	25,2	20,1	634,38	494,45
Klánovice	500	35,0	20,0	40,9	23,2	700,00	995,45
Krč	300	33,0	27,0	39,7	20,0	865,00	785,00
Kunratice	500	30,3	16,7	32,3	18,7	504,67	594,88
Kyje	500	35,0	21,9	32,9	21,3	762,50	701,79
Xaverov	500	47,5	15,0	47,5	20,0	712,50	950,00
Praha	4600	33,7	19,5	33,0	20,5	650,28	524,28

n – počet zkoumaných stromů na lokalitě, $\varnothing \check{S}_s$ – průměrná šířka starých snůšek v mm na lokalitu, $\varnothing D_s$ – průměrná délka starých snůšek v mm na lokalitu, $\varnothing \check{S}_n$ – průměrná šířka nových snůšek v mm na lokalitu, $\varnothing D_n$ – průměrná délka nových snůšek v mm na lokalitu, $\varnothing S_s$ – průměrná plocha starých snůšek v mm², $\varnothing S_n$ – průměrná plocha nových snůšek v mm²

Tabulka 10 Průměrné změřené šířky, délky a plochy vaječných snůšek bekyně velkohlavé u moravských studijních lokalit 2019

Lokalita	n	$\varnothing \check{S}_s$	$\varnothing D_s$	$\varnothing \check{S}_n$	$\varnothing D_n$	$\varnothing S_s$	$\varnothing S_n$
Dubňany	500	34,0	20,5	27,6	20,1	652,00	549,56
Hl. Mašůvky	500	0	0	25,7	13,9	0	358,20
Kobeřice	500	0	0	36,6	19,6	0	711,38
Maršovice	500	45,0	9,0	31,5	15,8	405,00	487,72
Milovice	500	25,2	21,5	25,4	21,8	552,00	535,45
Únanov	500	19,8	20,5	15,6	18,1	393,29	318,07
Valtice	500	28,2	25,8	28,6	28,2	675,80	779,09
Vrbice	500	13,7	32,3	27,7	26,0	433,30	702,00
Morava	4000	25,3	21,9	28,8	20,1	524,28	568,83

n – počet zkoumaných stromů na lokalitě, $\varnothing \check{S}_s$ – průměrná šířka starých snůšek v mm na lokalitu, $\varnothing D_s$ – průměrná délka starých snůšek v mm na lokalitu, $\varnothing \check{S}_n$ – průměrná šířka nových snůšek v mm na lokalitu, $\varnothing D_n$ – průměrná délka nových snůšek v mm na lokalitu, $\varnothing S_s$ – průměrná plocha starých snůšek v mm², $\varnothing S_n$ – průměrná plocha nových snůšek v mm²

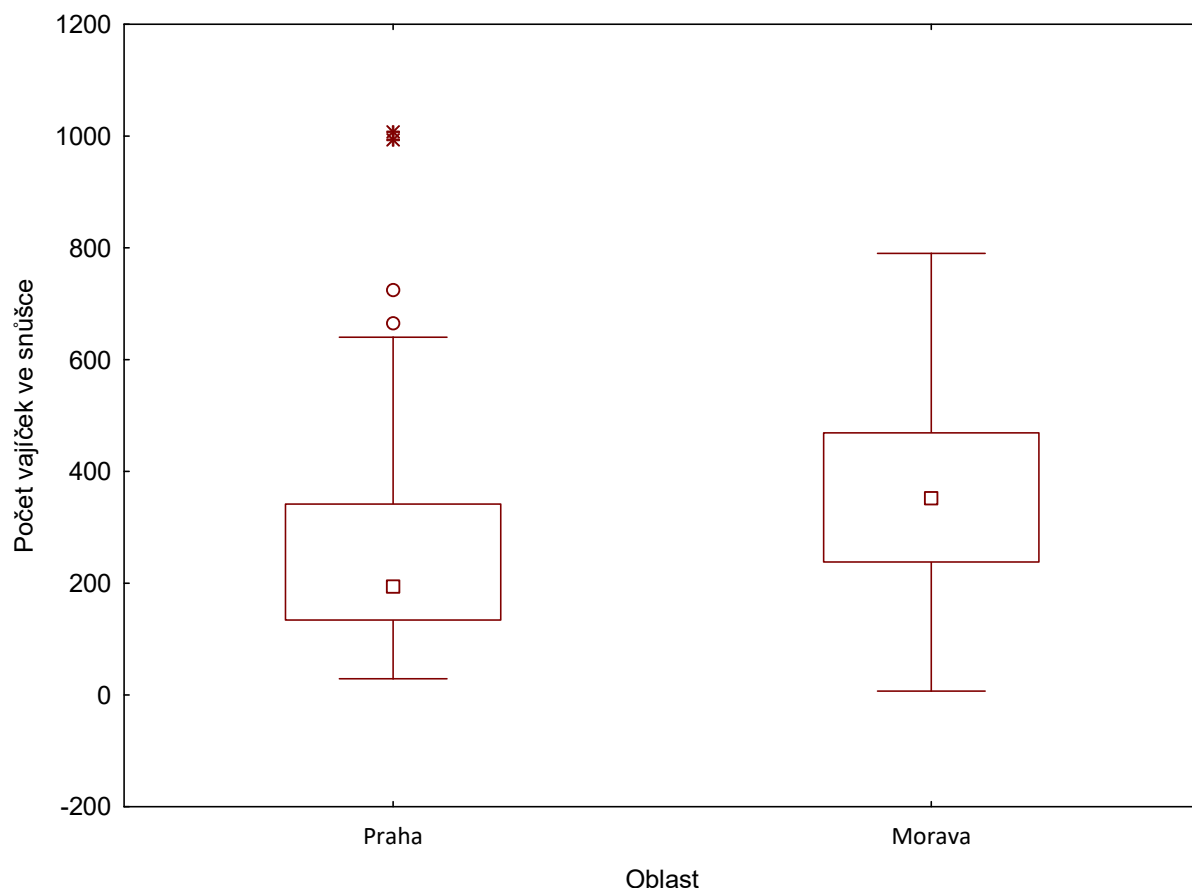


Graf 4 Srovnání plochy u vaječných snůšek (mm²) bekyně velkohlavé v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot, kolečko představuje odlehle hodnoty a hvězdička extrém

Z celkového počtu nalezených nových snůšek bylo 111 vaječných snůšek bekyně velkohlavé odebráno a podrobena laboratorním pracím ke zjištění průměrného počtu vajíček ve vaječné snůšce a míry parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé.

Počet vajíček ve snůškách odebraných z oblasti pravidelných gradací na Moravě byl průkazně vyšší než ve snůškách odebraných v Praze (Shapiro Wilkův test normality: $W = 0,92$, $p < 0,05$; Kruskal Wallisův test: $H(1;111) = 12,36$; $p < 0,05$; Graf 5). Procentuální přežívání vajíček do stadia prvních larválních instarů, respektive celková mortalita vajíček, byly v obou oblastech statisticky srovnatelné (Shapiro Wilkův test normality: $W = 0,87$, $p < 0,05$; Kruskal Wallisův test: $H(1;111) = 0,06$; $p > 0,05$). Průměrné počty vajíček, procento přežívání a mortality na studijních lokalitách znázorňují Tabulky 11 a 12.

Procento parazitace vajíček bylo průkazně vyšší na lokalitách v oblasti Moravy (Shapiro Wilkův test normality: $W = 0,67$, $p < 0,05$; Kruskal Wallisův test: $H(1;111) = 8,01$; $p < 0,005$; Graf 6).



Graf 5 Srovnání počtu vykladených vajíček ve snůškách bekyně velkohlavé v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehých hodnot, kolečko představuje odlehlé hodnoty a hvězdička extrémny

Tabulka 11 Srovnání počtu vykladených vajíček, míry přežívání a parazitace u odebraných snůšek bekyně velkohlavé na pražských studijních lokalitách 2019

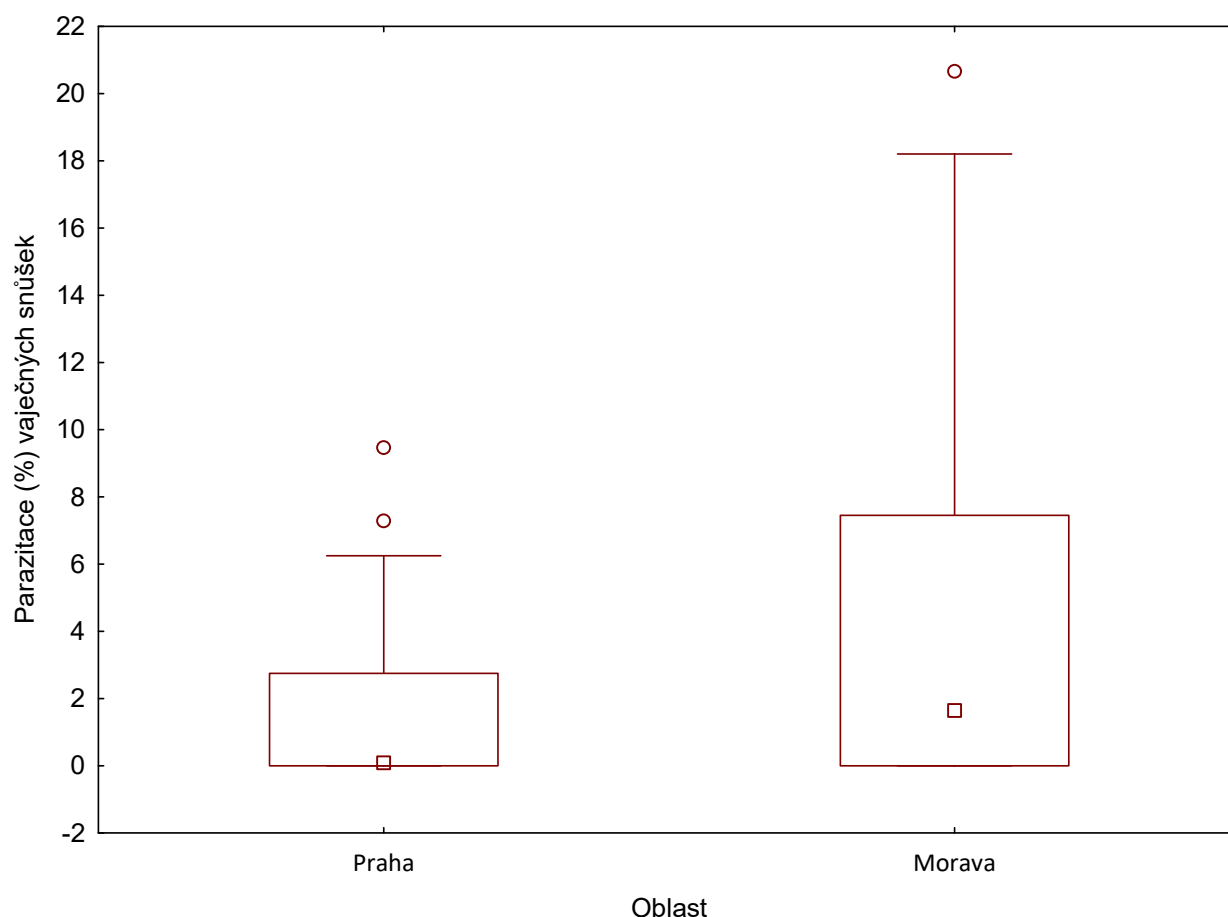
Lokalita	\bar{x} n duben	\bar{x} n říjen	\bar{x} přežívání	\bar{x} parazitace	\bar{x} m -	\bar{x} m +
Dubeč	415	212	53,75	3,51	42,74	46,25
Hostivař	635	519	21,05	0,17	78,78	78,95
Chodov	137	34	73,13	1,47	25,40	26,87
Klánovice	207	11	92,16	0,00	7,84	7,84
Krč	324	218	35,86	3,56	60,58	64,14
Kunratice	121	32	74,65	3,10	23,80	25,35
Kyje	344	91	75,72	1,55	23,70	24,28
Xaverov	123	20	84,00	0,00	16,00	16,00
Praha	268	103	69,27	1,34	29,38	30,73

\bar{x} n_{duben} – průměrný počet vajíček v dubnu, \bar{x} n_{říjen} – průměrný počet vajíček v říjnu, \bar{x} přežívání – průměrné přežívání vajíček do stadia prvních larválních instarů v %, \bar{x} parazitace – průměrná parazitace v %, \bar{x} m - – průměrná mortalita vajíček bez parazitace, \bar{x} m + – průměrná mortalita vajíček s parazitací

Tabulka 12 Srovnání počtu vykladených vajíček, míry přežívání a parazitace u odebraných snůšek bekyně velkohlavé na moravských studijních lokalitách 2019

Lokalita	\bar{x} n duben	\bar{x} n říjen	\bar{x} přežívání	\bar{x} parazitace	\bar{x} m .	\bar{x} m +
Dubňany	369	92	79,58	4,03	16,39	20,42
Hl. Mašůvky	391	75	76,45	0,05	23,50	23,55
Kobeřice	298	61	67,74	0,70	31,56	32,26
Maršovice	384	51	82,24	2,70	15,06	17,76
Milovice	290	38	83,48	3,90	12,62	16,52
Únanov	201	51	68,76	6,11	25,13	31,24
Valtice	411	124	52,64	15,92	31,44	47,36
Vrbice	465	53	86,57	2,08	11,35	13,43
Morava	355	69	75,51	4,21	20,28	24,49

\bar{x} n_{duben} – průměrný počet vajíček v dubnu, \bar{x} n_{říjen} – průměrný počet vajíček v říjnu, \bar{x} přežívání – průměrné přežívání vajíček do stadia prvních larválních instarů v %, \bar{x} parazitace – průměrná parazitace v %, \bar{x} m . – průměrná mortalita vajíček bez parazitace, \bar{x} m + – průměrná mortalita vajíček s parazitací



Graf 6 Srovnání procenta parazitace vaječnými parazitoidy ve snůškách bekyně velkohlavé v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje rozsah neodlehklých hodnot, kolečko představuje odlehlé hodnoty

Z vaječných parazitoidů byl potvrzen pouze *Anastatus japonicus* (Ashmead) a to na 8 lokalitách v Praze a 8 lokalitách na Moravě. Celkem bylo během laboratorní analýzy odebráno 930 jedinců *A. japonicus* (Morava 721 jedinců, Praha 209 jedinců), z toho 589 samic a 341 samců (viz Tabulka 13 a 14). Pokud byla u snůšky potvrzena parazitace, statisticky průkazně převládaly samice parazitoidů nad samci (Shapiro-Wilkův test normality; samci: $W = 0,54$, $p < 0,05$; samice: $W = 0,53$, $p < 0,05$; Wilcoxonův párový test: $z = 3,12$, $p < 0,05$, Graf 7).

Tabulka 13 Poměr pohlaví *A. japonicus* u odebraných vaječných snůšek bekyně velkohlavé z pražských studijních lokalit 2019

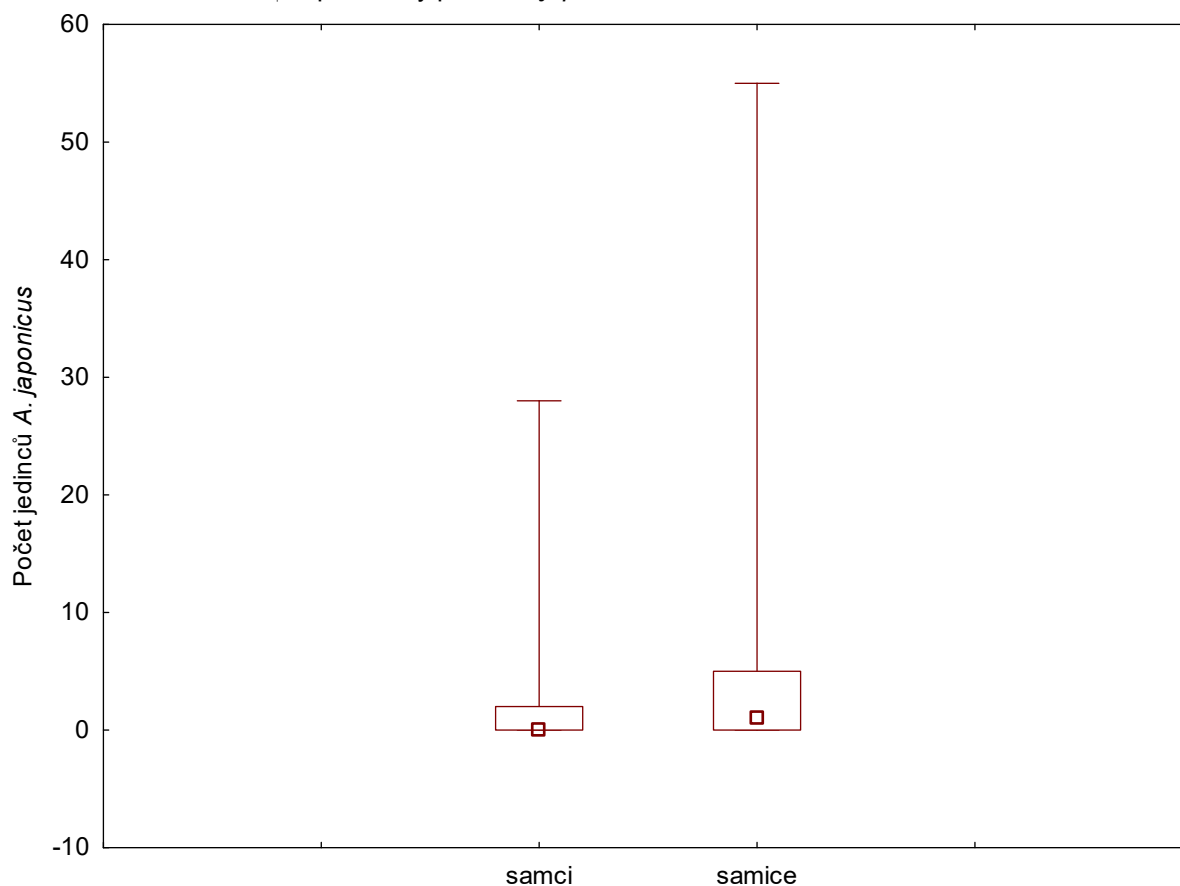
Lokalita	n_o	n_p	♂	♀	♂♀	$\bar{\varnothing} \text{ ♂}$	$\bar{\varnothing} \text{ ♀}$	$\bar{\varnothing} \text{ ♂♀}$
Dubeč	7	6	4	94	98	1	16	16
Hostivař	3	2	0	2	2	0	1	1
Chodov	10	8	14	13	17	1	2	2
Klánovice	10	0	0	0	0	0	0	0
Krč	6	5	11	41	52	2	8	10
Kunratice	10	5	2	16	18	0	3	4
Kyje	16	6	2	20	22	0	3	4
Xaverov	2	0	0	0	0	0	0	0
Celkem	64	32	23	186	209	1	6	7

n_o – počet odebraných snůšek na lokalitu, n_p – počet snůšek s parazity na lokalitu, ♂ – počet samců *A. japonicus* na lokalitu, ♀ – počet samic *A. japonicus* na lokalitu, ♂♀ – počet jedinců *A. japonicus* na lokalitu, $\bar{\varnothing} \text{ ♂}$ – průměrný počet samců *A. japonicus* na snůšku na lokalitu, $\bar{\varnothing} \text{ ♀}$ – průměrný počet samic *A. japonicus* na snůšku na lokalitu, $\bar{\varnothing} \text{ ♂♀}$ – průměrný počet jedinců *A. japonicus* na snůšku na lokalitu

Tabulka 14 Poměr pohlaví *A. japonicus* u odebraných vaječných snůšek bekyně velkohlavé z moravských studijních lokalit 2019

Lokalita	n_o	n_p	♂	♀	♂♀	$\bar{\emptyset} \text{ ♂}$	$\bar{\emptyset} \text{ ♀}$	$\bar{\emptyset} \text{ ♂♀}$
Dubňany	8	6	51	91	142	9	15	24
Hl. Mašůvky	6	1	0	1	1	0	1	1
Kobeřice	5	2	1	8	9	1	4	5
Maršovice	8	7	56	36	92	8	5	13
Milovice	5	3	35	15	50	12	5	17
Únanov	5	5	54	5	59	11	1	12
Valtice	5	5	106	216	322	21	43	64
Vrbice	5	4	15	31	46	4	8	12
Celkem	47	33	318	403	721	10	12	22

n_o – počet odebraných snůšek na lokalitu, n_p – počet snůšek s parazity na lokalitu, ♂ – počet samců *A. japonicus* na lokalitu, ♀ – počet samic *A. japonicus* na lokalitu, ♂♀ – počet *A. japonicus* na lokalitu, $\bar{\emptyset} \text{ ♂}$ – průměrný počet samců *A. japonicus* na snůšku na lokalitu, $\bar{\emptyset} \text{ ♀}$ – průměrný počet samic *A. japonicus* na snůšku na lokalitu, $\bar{\emptyset} \text{ ♂♀}$ – průměrný počet *A. japonicus* na snůšku na lokalitu



Graf 7 Srovnání počtu samců a samic vylíhnutých jedinců *A. japonicus* z vajíček bekyně velkohlavé v roce 2019. Krabicový graf tvoří medián \pm 25–75% kvartil, svorka představuje minimální a maximální počet

6 Diskuze

Z literatury víme, že bekyně velkohlavá je polyfágní druh hmyzu, avšak nejlépe se jí daří na dubu, což z dubu činí její živnou rostlinu (Hohn et al., 1993; Stoyenoff et al., 1994; Assadi et al., 2012; Milanović et al., 2014). Vzhledem k této skutečnosti byly vybrány jako studijní lokality porosty s dominancí dubu letního a zimního, případně dubu červeného. Z tohoto důvodu má dub největší zastoupení ze všech druhů stromů na studijních lokalitách a také nejvíce vaječných snůšek bekyně velkohlavé bylo nalezeno na dubech. Vzácně byly vaječné snůšky nalezeny na dalších dřevinách (například habr obecný nebo borovice lesní). Bude to tím, že bekyně velkohlavá je polyfágní druh a nemá preferenci ke kladení vaječné snůšky na určitý druh stromu nebo podklad, neboť z těchto různých druhů stromů nebo podkladů se může další generace větrem přenést na jiné lokality, kde naleznou svou živnou rostlinu a přemnoží se (Čechmánek, 2006).

Gradace bekyní ve střední Evropě jsou časově omezené, trvají 2 až 3 roky (Zúbrik & Novotný, 1997). V České republice se gradace bekyně velkohlavé opakují po 13 letech (Hlásny et al., 2016). Poslední gradace bekyní na Moravě byla v letech 2003–2004. Podle modelu od Hlásného et al. (2015) se očekávala další gradace v letech 2016–2017, která nastala a bekyně se lokálně přemnožila. Vysoké počty nalezených vaječných snůšek bekyní na moravských studijních lokalitách naznačují vrchol této gradace. V Čechách bývají gradace slabší a místně omezené. Vzhledem k situaci na jižní Moravě lze ale očekávat blízkou gradaci i v dalších regionech. Počet odebraných vaječných snůšek i plocha vaječných snůšek bekyně na pražských studijních lokalitách byly sice větší, nicméně počty nalezených nových vaječných snůšek bekyně, průměrné počty vajíček u odebraných vaječných snůšek bekyně a míry parazitace byly vyšší na moravských studijních lokalitách.

Anastatus japonicus a *Ooencyrtus kuvanae* jsou považovány za nejvýznamnější druhy vaječných parazitoidů ve střední Evropě (Grijpma, 1989), i když záznamy o výskytu *O. kuvanae* na území střední Evropy jsou velmi sporadické (Novotný & Čapek, 1989; Bathon, 1993). Z odebraných vaječných snůšek bekyní se vylíhl pouze jeden druh vaječného parazitoida, a to *A. japonicus*. Byl potvrzen na 8 studijních lokalitách v Praze, s průměrnou mírou parazitace 1,34 % a na 8 studijních lokalitách na Moravě, kde průměrná parazitace dosahovala 4,21 %. Absence *O. kuvanae* na vybraných studijních lokalitách může být způsobena tím, že jeho introdukce v 60. letech minulého století a případný rozptyl na území České republiky nebyl úspěšný a tento druh zde nenašel příznivé podmínky k přežití, což je celkem překvapivé, neboť jeho částečná přizpůsobivost k nižším teplotám je velkou předností pro jeho použití v biologickém boji ve střední Evropě (Bathon, 1993). Může to být dáno i tím, že tento druh má odlišný životní cyklus než *A. japonicus*. *O. kuvanae* má jednu nebo dvě generace na jaře a pět v létě, je specializovaným parazitoidem vajíček bekyně velkohlavé, přičemž v každém vajíčku bekyně se může vyvinout

pouze jeden parazitoid (Hajizadeh et al., 2011). Zatímco *A. japonicus* je znám nejen jako vaječný parazitoid bekyně velkohlavé (Hokyo et al., 1966), ale i mnoha jiných významných druhů škůdců z řádu Lepidoptera a Hemiptera (Meng et al., 2012). *A. japonicus* mívá jednu generaci v jednom roce v USA (Crossman, 1925) nebo 3–4 generace v severní Číně (Yao & Yan, 1994), avšak při příznivých teplotních podmínkách může mít až 8 generací. Dospělci se líhnou v průběhu následujícího července, kdy je dostupné maximum nově snesených vajíček bekyně (Lloyd, 1938; Kurir, 1944). Průměrně 81 % jedinců se vylíhne z parazitovaných vajíček bekyně v průběhu července až září a pouze 19 % jedinců se vylíhne z vajíček bekyně, která přezimovala (Yao & Yan, 1994).

Zubrik & Novotný (1997) našli *Anastatus disparis* a *O. kuvanae* ve vaječných snůškách bekyně velkohlavé na Slovensku, přičemž celková parazitace těmito parazitoidy byla nižší než v rámci studovaných lokalit v roce 2019, a to pouze 1,23 %. *A. disparis* parazitoval vyšší podíl vajíček (94,8 %) než *O. kuvanae* (5,2 %). Camerini (2009) testoval v letech 1998–2000 2 italské lokality s výskytem bekyně velkohlavé a uvádí parazitaci jejich vaječných snůšek parazitoidem *A. japonicus*. Míra parazitace vaječných snůšek bekyně velkohlavé tímto parazitoidem byla v průměru 25 %. Avci (2009) ve své studii o bekyni velkohlavé na území Turecka uvádí, že z celkového počtu vajíček bylo 66,3 % parazitováno 3 druhy vaječných parazitoidů – *O. kuvanae*, *A. disparis* a *Anastatus bifasciatus* (Geoffroy). *O. kuvanae* způsoboval vyšší úmrtnost než ostatní dva druhy. Parazitace vaječných snůšek parazitoidem *A. japonicus* dosahovala 0,9 %. V Severní Americe jsou *A. japonicus* a *O. kuvanae* hlavními vaječnými parazitoidy bekyně velkohlavé a pokud se vyskytují společně na určité lokalitě, jejich parazitismus může dosáhnout 20–40 % (Hoy, 1976; Reardon, 1981; Brown & Cameron, 1982; Brown, 1984).

Míra parazitismu vaječnými parazitoidy v přirozeném areálu bekyně velkohlavé značně kolísá. Ve střední Evropě se pohybuje mezi 0 % a 10 %, avšak může dosáhnout více než 60 % během gradace v Turecku (Maier, 1995; Bathon, 1996; Hoch et al., 2001; Turčáni et al., 2001; Avci, 2009). Tato data naznačují, že míra parazitismu klesá se zeměpisnou šířkou. Kromě toho neexistuje žádná korelace mezi hustotou vaječných snůšek a parazitismem v původních areálech. Míry parazitismu se zdají být vyšší v dlouhodobě zamořených oblastech než v místech, kde se gradace bekyně vyskytuje poprvé (Bathon, 1996; Hoch et al., 2001; Turčáni et al., 2001; Avci, 2009). Nevypadá to však, že by vaječní parazitoidé způsobovali dostatečnou úmrtnost, která by dokázala populaci bekyně efektivně regulovat (Alalouni et al., 2013). Gradace bekyní ve střední Evropě jsou časově omezené, trvají 2 až 3 roky, což je pravděpodobně příliš krátký čas na to, aby mohli vaječní parazitoidé efektivně reagovat na radikálně zvýšený počet hostitelských vaječných snůšek (Zubrik & Novotný, 1997).

Nižší míra parazitace *A. japonicus* na studijních lokalitách v roce 2019 může být způsobena tím, že průběh vegetační sezóny nebyl optimální, případně nebyl na vybraných studijních lokalitách natolik rozšířen, nebo nalezl jiného hostitele k parazitaci, neboť rozsah jeho hostitelských druhů je široký. Případně je také možné, že parazitaci efektivně brání chloupky, které vajíčka ve snůšce pokrývají. Nicméně, na více vajíček ve snůšce může dosáhnout větší samice *A. japonicus*; větší samice mají totiž obvykle delší kladélko než menší samice (Liu et al., 2017). Zároveň, větší samice mají v sobě uloženo více vajíček, žijí déle než menší samice, protože mají větší energetické zásoby (Sagarra et al., 2001) a jsou schopny většího rozptylu, zároveň jsou schopnější i při hledání vhodných míst ke kladení (Visser, 1994; Kazmer & Luck, 1995; West et al., 1996; Bennett & Hoffmann, 1998).

Průměrná parazitace vaječných snůšek byla stanovena na základě předpokladu, že z jednoho hostitelského vajíčka se líhne jeden parazitoid. V jednom hostitelském vajíčku se obvykle vyvíjí pouze jeden parazitoid, avšak výjimečně lze nalézt 2 nebo 3 larvy vosiček v jednom hostitelském vajíčku. Jedná se o vzácnost, aby se více jak 2 dospělci vylíhli z jednoho hostitelského vajíčka (Huang et al., 1974; Xin et al., 2009). Zajímavé je, že i přes vyšší míru parazitace u vaječných snůšek bekyně z Moravy byla průměrná mortalita hostitelských vajíček bez parazitace *A. japonicus* nižší než u odebraných vaječných snůšek z Prahy. Proč tomu tak je, nedokážeme přesně zdůvodnit. Vliv by mohla mít nízká populační hustota předchozí generace na dané lokalitě, případně nedostatečně výživná potrava, aby samice mohla naklást dostatek vitálních vajíček. Narušení průběhu hibernace v důsledku náhlých změn počasí nebo mechanické poškození by také mohlo mít vliv na líhnutí housenek. U několika nalezených snůšek na pražských lokalitách jsme totiž evidovali porušení vrchní vrstvy chloupků, které po sobě zanechali ptáci. Zjištěná data také potvrzují, že význam vaječných parazitoidů je velmi nízký, protože jejich přítomnost příliš nezvyšuje celkovou mortalitu.

A. japonicus je diplohaploidní druh, u kterého se z oplozených vajíček líhne samičí potomstvo, a z neoplozených vajíček, nebo u parazitovaných vajíček nepřirozeného hostitele, se líhne samčí potomstvo (Kochetova, 1972; Marovskaya, 1973; Hokyo et al., 1966). Pokud dojde k parazitaci v pozdější fázi vývinu hostitelského vajíčka, pak většina potomstva budou samci (Li et al., 2014). Podle teorie alokace závisí pohlaví na kvalitě hostitele (Holdaway & Smith, 1933; West & Sheldon, 2002) – samice *A. japonicus* by měla častěji naklást více samičího potomstva do vajíček relativně velkých hostitelských druhů a více samčího potomstva do vajíček menších hostitelských druhů. Tuto teorii potvrzuje i studie od Liu et al. (2017), kdy se více samců *A. japonicus* líhlo z parazitovaných vajíček bekyně než z vajíček *Antheraea pernyi* (Guérin–Méneville). Poměr pohlaví samice : samci *A. japonicus* na studijních lokalitách v Praze byl 6 : 1 a na Moravě 6 : 5. Li et al. (2014) uvádí poměr pohlaví samice:samci 10 : 1. Rozdíl v poměru pohlaví by mohl být dán tím, že dospělé samice nemusely dobře rozlišit skutečnou velikost

skrytých vajíček pod vrstvou chloupků, což mělo za následek větší produkci samičího potomstva, i když by se mělo více samců líhnout z hostitelských vajíček bekyně.

Vzhledem k absenci nových vaječných snůšek bekyně velkohlavé na pražských studijních lokalitách Obora Hvězda a Divoká Šárka, nemohla být míra parazitace hodnocena, nicméně ze 111 odebraných vaječných snůšek bekyně (64 Praha, 47 Morava) bylo 65 (32 Praha, 33 Morava) parazitováno *A. japonicus*. Na všech moravských studijních lokalitách (viz Tabulka 14) byl tento vaječný parazitoid nalezen, avšak u pražských studijních lokalit Xaverov a Klánovice nikoliv (viz Tabulka 13). Areál rozšíření tohoto parazitoida v přírodě je tedy limitován. Celkově nejvíce vaječných parazitoidů se vylíhlo z vaječných snůšek bekyně odebraných z moravské studijní lokality Valtice, dohromady 322 dospělců *A. japonicus* a míra parazitace těchto snůšek dosahovala 15,92 %, což je třikrát více než zjištěný průměr v této oblasti (viz Tabulka 12 a 14). Na moravské studijní lokalitě Valtice tento vaječný parazitoid našel dostatek hostitelských vajíček k založení vitální populace.

7 Závěr

Ze zjištěných výsledků vyplývá, že na pražských a moravských studijních lokalitách se vyskytoval pouze jeden druh vaječného parazitoida, to *Anastatus japonicus* (Ashmead), který parazitoval průměrně 1,34 % vajíček na pražských studijních lokalitách a 4,21 % vajíček na moravských studijních lokalitách. Zjištěné populační hustoty *Lymantria dispar* (L.) na studijních lokalitách na Moravě, kde bývají gradace s cyklickým charakterem, mnohonásobně převyšovaly populační hustoty *Lymantria dispar* (L.) na pražských studijních lokalitách, kde bývají vzácné a limitované gradace.

8 Seznam použité literatury

8.1 Vědecké studie

Alalouni, U., Schädler, M., & Brandl, R. (2013). Natural Enemies and Environmental Factors Affecting the Population Dynamics of the Gypsy Moth. *Journal of Applied Entomology* 137(10): 721-738.

Aoki, J. (1974). Mixed Infection of the Gypsy Moth, *Lymantria dispar japonica* Motschulsky (Lepidoptera: Lymantriidae), in a larch forest by *Entomophthora aulicae* (Reich.) Sorok. and *Paecilomyces canadensis* (Vuill.) Brown & Smith. *Applied Entomology and Zoology* 9(3): 185-190.

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(1): 30-36.

Avci, M. (2009). Parasitoid Complex and New Host Plants of the Gypsy Moth, *Lymantria dispar* L. in the Lakes District, Turkey. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 8: 1402-1405.

Bathon, H. (1993). Biologische Bekämpfung des Schwammspinner: Räuber und Parasitoids. Schwammspinner-Kalamität im Forst: Konzepte zu Einer Integrierten Bekämpfung Freifressender Schmetterlingsraupen. Ed. by Wulf, A.B. & Berendes, K.H. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land-und Forstwirtschaft, Berlin, Heft 293*: 117-124.

Bathon, H. (1996). Zur Bedeutung der Parasitoide beim Zusammenbruch der Schwammspinner-Gradation in Suedhessen. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land-und Forstwirtschaft, Berlin, Heft 332*: 74-90.

Bennett, D. M., & Hoffmann, A. A. (1998). Effects of Size and Fluctuating Asymmetry on Field Fitness of the Parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Animal Ecology* 67: 580-591.

Brown, M. W. (1984). Literature Review of *Ooencyrtus kuvanae* [Hym.: Encyrtidae], an Egg Parasite of *Lymantria dispar* [Lep: Lymantriidae]. *Entomophaga* 29(3): 249-265.

Brown, M.W., & Cameron, E.A. (1982). Natural Enemies of *Lymantria dispar* (Lep.: Lymantriidae) Eggs in Central Pennsylvania, USA, and a Review of the World Literature on Natural Enemies of *Lymantria dispar* eggs. *Entomophaga* 27: 311–322.

Camerini, G. (2009). Factors Affecting *Lymantria dispar* Mortality in a Willow Wood in Northern Italy. *Bulletin of Insectology* 62(1): 21-25.

- Campbell, R. W., & Podgwaite, J. D. (1971).** The Disease Complex of the Gypsy Moth: I. Major Components. *Journal of Invertebrate Pathology* 18(1): 101-107.
- Contarini, M., Luciano, P., Pilarska, D., Pilarski, P., Solter, L., Huang, W. F., & Georgiev, G. (2013).** Survey of Pathogens and Parasitoids in Late Instar *Lymantria dispar* Larval Populations in Sardinia, Italy. *Bulletin of Insectology* 66(1): 51-58.
- Crossman, S. S. (1925).** Two Imported Egg parasites of the Gypsy Moth, *Anastatus bifasciatus* Fonsc and *Schedius kuvanae* Howard. *Journal of Agricultural Research* 30: 643–675.
- Doane, C. C. (1970).** Primary Pathogens and Their Role in the Development of an Epizootic in the Gypsy Moth. *Journal of Invertebrate Pathology* 15(1): 21-33.
- Edson, K. M., Vinson, S. B., Stoltz, D. B., & Summers, M. D. (1981).** Virus in a Parasitoid Wasp: Suppression of the Cellular Immune Response in the Parasitoid's Host. *Science* 211(4482): 582-583.
- Elkinton, J. S., & Liebhold, A. M. (1990).** Population Dynamics of Gypsy Moth in North America. *Annual Review of Entomology* 35(1): 571-596.
- Foss, L. K., & Rieseke, L. K. (2003).** Species-specific Differences in Oak Foliage Affect Preference and Performance of Gypsy Moth Caterpillars. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 108(2): 87-93.
- Fuester, R. W., Drea, J. J., Gruber, F., Hoyer, H., & Mercadier, G. (1983).** Larval Parasites and Other Natural Enemies of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) in Burgenland, Austria, and Würzburg, Germany. *Environmental Entomology* 12(3): 724-737.
- Georgiev, G., Mirchev, P., Georgieva, M., Rossnev, B., Petkov, P., Matova, M., & Kitanova, S. (2012).** First Record of Entomopathogenic Fungus *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu & Soper (Entomophthorales: Entomophthoraceae) in *Lymantria dispar* (Linnaeus) (Lepidoptera: Lymantriidae) in Turkey. *Acta Zoologica Bulgarica* 64(2): 123-127.
- Hajek, A. E. (1999).** Pathology and Epizootiology of *Entomophaga maimaiga* Infections in Forest Lepidoptera. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 63(4): 814-835.
- 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.
- Herms, D. A. (2003).** Assessing Management Options for Gypsy Moth. *Pesticide Outlook* 14(1): 14-18.

- Hlásny, T., Trombik, J., Holuša, J., Lukášová, K., Grendár, M., Turčáni, M., Zúbrik, M., Tabaković-Tošić, M., Hirka, A., Buksha, I., Modlinger, R., Kacprzyk, M., & Csóka, G. (2016).** Multi-decade Patterns of Gypsy Moth Fluctuations in the Carpathian Mountains and Options for Outbreak Forecasting. *Journal of Pest Science* 89(2): 413-425.
- Hofstetter, R. W., & Raffa, K. F. (1998).** Endogenous and Exogenous Factors Affecting Parasitism of Gypsy Moth Egg Masses by *Ooencyrtus kuvanae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 88(2): 123-135.
- Hohn, M. E., Liebhold, A. M., & Gribko, L. S. (1993).** Geostatistical Model for Forecasting Spatial Dynamics of Defoliation Caused by the Gypsy Moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental Entomology* 22(5): 1066-1075.
- Hoch, G., Zúbrik, M., Novotný, J. & Schopf, A. (2001).** The Natural Enemy Complex of the Gypsy Moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) in Different Phases of its Population Dynamics in Eastern Austria and Slovakia – A Comparative Study. *Journal of Applied Entomology* 125: 217–227.
- Hokyo, N., Kiritani, K., Nakasuji, F., & Shiga, M. (1966).** Comparative Biology of the Two Scelionid Egg Parasites of *Nezara viridula* L. (Hemiptera: Pentatomidae). *Applied Entomology and Zoology* 1(2): 94-102.
- Holdaway, F. G., & Smith, H. F. (1933).** A Relation Between Size of Host Puparia and Sex Ratio of *Alysia manducator* Pantzer. *Australian Journal of Experimental Biology and Medical Science* 10(4): 247-257.
- Huang, M. D., Mai, S. H., Wu, W. N., & Poo, C. L. (1974).** The Bionomics of *Anastatus* sp. and its Utilization for the Control of Lichee Stink Bug. *Tessaratomya papillosa* Drury. *Acta Entomologica Sinica* 17(4): 362-375.
- Kazmer, D. J., & Luck, R. F. (1995).** Field Tests of the Size-fitness Hypothesis in the Egg Parasitoid *Trichogramma pretiosum*. *Ecology* 76(2): 412-425.
- Keena, M. A., Grinberg, P. S., & Wallner, W. E. (2007).** Inheritance of Female Flight in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental entomology* 36(2): 484-494.
- Kim, I. K., Koh, S. H., Lee, J. S., Choi, W. I., & Shin, S. C. (2011).** Discovery of an Egg Parasitoid of *Lycorma delicatula* (Hemiptera: Fulgoridae) an Invasive Species in South Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 14(2): 213-215.

- Kogen, M., & Ortman, E. E. (1978).** Antixenosis-A New Term Proposed to Replace Painter's 'Nonpreference' Modality or Resistance. *Bulletin of the Entomological Society of America* 24: 175-176.
- Kochetova, N. I. (1972).** The Sex Ratio of *Anastatus disparis* Rusch. (Hym, Eupemidae) when Developing in Different Hosts. *Zoologicheskii Zhurnal* 47: 1572-1574; In *Review of Applied Entomology* 60: 208.
- Kruse, J. J., & Raffa, K. F. (1999).** Effect of Food Plant Switching by a Herbivore on its Parasitoid: *Cotesia melanoscela* Development in *Lymantria dispar* Exposed to Reciprocal Dietary Crosses. *Ecological entomology* 24(1): 37-45.
- Kurir, A. (1944).** *Anastatus disparis* Ruschka Eiparasit des *Lymantria dispar* L. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 30(4): 551-586.
- Lavine, M. D., & Beckage, N. E. (1995).** Polydnviruses: Potent Mediators of Host Insect Immune Dysfunction. *Parasitology Today* 11(10): 368-378.
- Leonard, D. E. (1968).** Diapause in the Gypsy Moth. *Journal of Economic Entomology* 61(3): 596-598.
- Li, D. S., Liao, C., Zhang, B. X., & Song, Z. W. (2014).** Biological Control of Insect Pests in Litchi Orchards in China. *Biological Control* 68: 23-36.
- Liebhold, A., Mastro, V., & Schaefer, P. W. (1989).** Learning from the Legacy of Leopold Trouvelot. *Bulletin of the ESA* 35(2): 20-22.
- Liu, P. C., Men, J., Zhao, B., & Wei, J. R. (2017).** Fitness-related Offspring Sex Allocation of *Anastatus disparis*, a Gypsy Moth Egg Parasitoid on Different-sized Host species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 163(3): 281-286.
- Lloyd, D. C. (1938).** A Study of Some Factors Governing the Choice of Hosts and Distribution of Progeny by the Chalcid *Ooendrytus kuvanae* Howard. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 229(561): 275-322.
- Lu, A.P., & Yang, Q.Y. (1983).** The Individual Development Research of *Anastatus* sp. *Natural Enemies Insects* 5: 215-221.
- Luciano, P., & Prota, R. (1981).** La Dinamica di Popolazione di *Lymantria dispar* L., in Sardegna. II. – Osservazioni sul Parassitismo nel Corso della Gradazione. *Memorie della Società Entomologica Italiana* 60: 227-234.

- Luciano, P., & Prota, R. (1986).** La Dinamica di Popolazione di *Lymantria dispar* L., in Sardegna III – Indicatori Biologici della Gradazione. *Frustula Entomologica* 7-8: 613-630.
- Luciano, P., & Prota, R. (1989).** La Difesa delle Foreste a *Quercus suber*, pp. 151-160. In: Atti Simposio “Strategie Ecologiche di Lotta Contro gli Organismi Nocivi”, Sassari, 27-09-1988.
- Maier, K. J. (1995).** Der Einfluß der Parasitoide auf *Lymantria dispar* L. (Lep., Lymantriidae) in Wäldern mit Unterschiedlich Starkem Massenwechsel. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 10: 129-134.
- Marktl, R. C., Stauffer, C., & Schopf, A. (2002).** Interspecific Competition Between the Braconid Endoparasitoids *Glyptapanteles porthetriae* and *Glyptapanteles liparidis* in *Lymantria dispar* Larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 105(2): 97-109.
- Marovskaya, A. S. (1973).** A New Additional Host of *Anastatus disparis* (Hym. Eupelmidae), An Egg Parasite of the Gypsy Moth. *Zoologicheskii Zhurnal* 52: 147-150; In Review of Applied Entomology 61: 960.
- Masner, L. (1958).** A New Egg-parasite of Gypsy Moth *Lymantria dispar* (L.). *Entomophaga* 3(1): 39-44.
- McManus, M., & Csóka, G. (2007).** History and Impact of Gypsy Moth in North America and Comparison to the Recent Outbreaks in Europe. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 3: 47-64.
- Meng, Z. J., Yan, S. C., Yang, C. P., & Ruan, C. C. (2012).** Asymmetrical Distribution of Antennal Sensilla in the Female *Anastatus japonicus* Ashmead (Hymenoptera: Eupelmidae). *Microscopy research and technique* 75(8): 1066-1075.
- Milanović, S., Lazarević, J., Popović, Z., Miletić, Z., Kostić, M., Radulović, Z., Karadžić, D. & Vuleta, A. (2014).** Preference and Performance of the Larvae of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) on Three Species of European Oaks. *European Journal of Entomology* 111(3): 371–378.
- Murray, K. D., & Elkinton, J. S. (1989).** Environmental Contamination of Egg Masses as a Major Component of Transgenerational Transmission of Gypsy Moth Nuclear Polyhedrosis Virus (LdMNPV). *Journal of Invertebrate Pathology* 53(3): 324-334.
- Myers, J. H., Boettner, G., & Elkinton, J. (1998).** Maternal Effects in Gypsy Moth: Only Sex Ratio Varies With Population Density. *Ecology* 79(1): 305-314.

- Nanta, P. (1988).** Biological Control of Longan Stink Bug, *Tessarotoma papillosa* Drury in Thailand. Department of Agriculture Bangkok, Thailand. Division of Entomology & Zoology. No. 43: 525-526.
- Noda, T. (1989).** Seasonal Occurrence of Egg Parasitoids of *Riptortus clavatus* (Thunberg) (Heteroptera: Alydidae) on Several Leguminous Plants. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology 33(4): 257-259.
- Novotný, J., & Čapek, M. (1989).** Distribution of *Lymantria dispar* L. (Lep., Lymantriidae) Egg Parasitoids (Hym., Chalcidoidea, Proctotrupeoidea) in Slovakia. Biológia (Bratislava) 44(10): 933-939.
- Nussbaumer, Ch., & Schopf, A. (2000).** Development of the Solitary Larval Endoparasitoid *Glyptapanteles porthetriae* (Hymenoptera: Braconidae) in its Host *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). European Journal of Entomology 97(3): 355-362.
- Raffa, K. F. (1977).** Potential Alternate Hosts of the Gypsy Moth Parasite *Apanteles porthetriae*. Environmental Entomology 6(1): 57-59.
- Sagarra, L.A., Vincent C & Stewart, R.K. (2001).** Body Size as an Indicator of Parasitoid Quality in Male and Female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). Bulletin of Entomological Research 91: 363–367.
- She, C.R., Pan, R.Y. & Xu J.H. (1995).** The Parasitic Characteristic of *Anastatus japonicus* Ashmead. Journal of Fujian Agricultural University 24: 187-189.
- Shelby, K. S., & Webb, B. A. (1999).** Polydnavirus-mediated Suppression of Insect Immunity. Journal of Insect Physiology 45(5): 507-514.
- Schaefer, P.W., Kanamitsu, K. & Lee, H.P. (1988).** Egg Parasitism in *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Japan and South Korea. Kontyu, Tokyo 56(2): 430-444.
- Schafellner, C., Marktl, R. C., Nussbaumer, C., & Schopf, A. (2004).** 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 50(12): 1181-1189.
- Schopf, A. (1991).** The Effect of Host Age of *Lymantria dispar* Larvae [Lep.: Lymantriidae] on the Development of *Glyptapanteles liparidis* [Hym.: Braconidae]. Entomophaga 36(4): 593-604.

- Schopf, A., & Hoch, G. (1997).** 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* 121(1-5): 195-203.
- Schopf, A., & Nussbaumer, C. (1996).** Influence of Parasitism by *Glyptapanteles liparidis* (Hym., Braconidae) on the Haemolymph Carbohydrate and Glycogen Content of its Host Larva, *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae). *Journal of Applied Entomology* 120(1-5): 357-362.
- Stettler, P., Trenczek, T., Wyler, T., Pfister-Wilhelm, R., & Lanzrein, B. (1998).** Overview of Parasitism Associated Effects on Host Haemocytes in Larval Parasitoids and Comparison with Effects of the Egg-larval Parasitoid *Chelonus inanitus* on its Host *Spodoptera littoralis*. *Journal of Insect Physiology* 44(9): 817-831.
- Stoyenoff, J. L., Witter, J. A., & Montgomery, M. E. (1994).** Nutritional Indices in the Gypsy Moth (*Lymantria dispar* (L.)) Under Field Conditions and Host Switching Situations. *Oecologia* 97(2): 158-170.
- Strand, M. R., & Pech, L. L. (1995).** Immunological Basis for Compatibility in Parasitoid-host Relationships. *Annual Review of Entomology* 40(1): 31-56.
- Timms, L. L., & Smith, S. M. (2011).** Effects of Gypsy Moth Establishment and Dominance in Native Caterpillar Communities of Northern Oak Forests. *The Canadian Entomologist* 143(5): 479-503.
- Visser, M.E. (1994).** The Importance of Being Large: The Relationship Between Size and Fitness in Females of the Parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Animal Ecology* 6: 963–978.
- Wallis, R. C. (1957).** Incidence of Polyhedrosis of Gypsy Moth larvae and the Influence of Relative Humidity. *Journal of Economic Entomology* 50(5): 580-583.
- Wei, J., Luo, Y. Q., Shi, J., Wang, D. P., & Shen, S. W. (2014).** Impact of Temperature on Postdiapause and Diapause of the Asian Gypsy Moth, *Lymantria dispar asiatica*. *Journal of Insect Science* 14(1): 5.
- West, S. A., & Sheldon, B. C. (2002).** Constraints in the Evolution of Sex Ratio Adjustment. *Science*, 295(5560): 1685-1688.
- West, S. A., Flanagan, K. E., & Godfray, H. C. J. (1996).** The Relationship Between Parasitoid Size and Fitness in the Field, A Study of *Achrysocharoides zwoelferi* (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Animal Ecology* 65(5): 631-639.

Woods, S. A., & Elkinton, J. S. (1987). Biomodal Patterns of Mortality from Nuclear Polyhedrosis Virus in Gypsy Moth (*Lymantria dispar*) populations. *Journal of Invertebrate Pathology* 50(2): 151-157.

Woods, S. A., Elkinton, J. S., Murray, K. D., Liebhold, A. M., Gould, J. R., & Podgwaite, J. D. (1991). Transmission Dynamics of a Nuclear Polyhedrosis Virus and Predicting Mortality in Gypsy Moth (Lepidoptera: Lymantriidae) Populations. *Journal of Economic Entomology* 84(2): 423-430.

Xin, L., Han, S. C., Dai, J. Q., & Xin, C. (2009). Rearing Quality of Different Geographic Populations of *Anastatus japonicus* Ashmead [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 4.

Yao, D.F., & Yan, J.J. (1994). The Parasitization Dynamics of Two Egg Parasites on Gypsy Moth. *Scientia Silvae Sinicae* 30: 334–337.

Zúbrik, M., & Novotný, J. (1997). Egg Parasitization of *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Slovakia. *Biologia, Bratislava* 52(2): 343-350.

Zúbrik, M., a Kalmárová, G. (2011). Toxicita vodných výluhov vybraných rastlín pre larvy mnišky veľkohlavej *Lymantria dispar* L. Lep.: Lymantriidae). *Lesnícky časopis–Forestry Journal*, 57: 42-47.

Žikić, V., Stanković, S. S., Kavallieratos, N. G., Athanassiou, C., Georgiou, P., Tschorsnig, H. P., & van Achterberg, C. (2017). Parasitoids Associated with *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae) and *Malacosoma neustria* (Lepidoptera: Lasiocampidae) in Greece and Comparative Analysis of Their Parasitoid Spectrums in Europe. *Zoologischer Anzeiger* 270: 166-175.

8.2 Knižní publikace a technické normy

Burgess, A. F., & Crossman, S. S. (1929). Imported Insect Enemies of the Gypsy Moth and the Brown-tail Moth. Technical Bulletin No. 86. Washington: US Department of Agriculture.

Čechmánek, Z. (2006). Život motýlů střední Evropy: populace, ekosystémy, význam. Ilustroval Hrabák, R. V Praze: Granit. ISBN 80-7296-048-2.

Dixon, W. N., & Foltz, J. L. (1985). The Gypsy Moth, *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera: Lymantriidae). Entomology Circular-Florida Department of Agriculture and Consumer Services. Division of Plant Industry (EUA) No. 270.

Doane, C. C., & McManus, M. L. (1981). The Gypsy Moth: Research Toward Integrated Pest Management. 1st ed. US Department of Agriculture, Washington DC.

Forbush, E. H., & Fernald, C. H. (1896). The Gypsy Moth. *Porthetria dispar* (Linn.). Boston: Massachusetts state board of Agriculture.

Grijpma, P. (1989). Overview of Research of Lymantriids in Eastern and Western Europe. In: Lymantriidae: A Comparison of Features of New and Old World Tussock Moths. Ed. by Wallner, W.E. & McManus, K.A. General Technical Report NE -123 US Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, 21–49.

Gullan, P. J., & Cranston P. S. (2005). The Insects: An Outline of Entomology. 3rd ed. Malden: Blackwell. ISBN 978-1-4051-1113-3.

Helb, M. (2017). Hmyz kolem nás. Přeložila Homutová, K. Praha: Grada. ISBN 978-80-271-0383-6.

Hofmann, H., a Marktanner, T. (1996). Denní a noční motýli: praktická příručka k určování evropských denních a nočních motýlů. Praha: Slovart. Kapesní atlas. ISBN 80-85871-68-8.

Hoy, M.A. (1976). Establishment of Gypsy Moth Parasitoids in North America: An Evaluation of Possible Reasons for Establishment or Non-establishment. Perspectives in Forest Entomology (ed. by Anderson, J.f. & Kaya, H.K.), pp. 215–232. New York: Academic Press.

Hrabák, R. (1985). Kapesní atlas našich motýlů. Praha: SZN. Lesnictví, myslivost a vodní hospodářství.

Kimoto, T., & Duthie-Holt, M. (2006). Exotic Forest Insect Guidebook. Ottawa: Canadian Food Inspection Agency. ISBN 0-662-43977-5 .

Krämer, W. (2003). Einfluss der Nahrungsqualität des Schwammspinners (*Lymantria dispar*) auf die Entwicklung der endoparasitischen Brackwespe *Glyptapanteles liparidis*. Thesis, University of Vienna.

Murray, K. D., Elkinton, J. S., & Woods, S. A. (1989). Epizootiology of Gypsy Moth Nucleopolyhedrosis virus. General Technical Report NE-US Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station USA.

Novák, I. (2015). Motýli. Třetí české upravené vydání. Ilustroval František Severa. Praha: Aventinum. ISBN 978-80-7442-052-8.

Novotny, J. (1989). Natural Disease of Gypsy Moth in Various Gradation Phases. Lymantriidae: A Comparison of Features of New and Old World Tussock Moths. Ed. by Wallner, W.E. & McManus, K.A. General Technical Report NE-123. Northeastern Forest Experiment Station, Broomall, PA, 101-112.

Pogue, M. G., & Schaefer, P. W. (2007). A Review of Selected Species of *Lymantria* Hübner [1819] Including Three New Species (Lepidoptera: Noctuidae: Lymantriinae) from Subtropical and Temperate Regions of Asia, Some Potentially Invasive to North America. USDA Forest Service Forest Health Technology Enterprise Team. Morgantown, West Virginia USA, 223.

Pu, Z. L. (1992). Utilizing Eupelmid Wasp *Anastatus* sp. to Control Litchi Stink Bug *Tessaratoma papillosa*. Sun Yat-sen University, Guangdong Sciencetech Association (eds) Selected works of Pu Zhelong. Sun Yat-Sen University press, Guangzhou: 135-169.

Reardon, R.C. (1981). Alternative Controls, Parasites. The Gypsy Moth: Research Toward Integrated Pest Management (ed. by Doane, C.C., & McManus, M.L.), pp. 299–302. Technical Bulletin USDA, Washington DC, USA.

Sharov, A. A., & Colbert, J. J. (1994). Gypsy Moth Life System Model, Integration of Knowledge and A User's Guide. Final Report on A Cooperative Research Project Developed by Department of Entomology, Virginia Polytechnic Institute and State University and USDA Forest Service, Northeastern Experiment Station.

STN 48 2715. (1998). Ochrana lesa. Ochrana lesa proti mníške veľkohlavej. Úrad pre normalizáciu, metrológiu a skúšobníctvo SR, Bratislava.

Tachikawa, T. (1963). Revisional Studies on the Encyrtidae of Japan (Hymenoptera: Chalcidoidea). Memoirs of the Ehime University. Section VI, 9: 1-264.

Turčáni, M., Novotný, J., Zúbrik, M., McManus, M. L., Pilarska, D., & Maddox, J. (2001). The Role of Biotic Factors in Gypsy Moth Population Dynamics in Slovakia: Present Knowledge. by Liebhold, A.M., McManus, M.L., Otvos, I.S. & Fosbroke, S.L.C. General Technical Report. NE-277. USDA Forest Service, Newtown Square, PA, 152-167.

Wellenstein, G., & Schwenke, W. (1978). *Lymantria* HBN. (*Psilura* STPH.), pp. 334-368. In: Schwenke W. (ed.) Die Forstschädlinge Europas, Bd. 3: Schmetterlinge, Hamburg/Berlin.

8.3 Online zdroje

Food and Agriculture Organization of the United Nations (2007). Forest Pest Species Profile *Lymantria dispar* Linnaeus, 1758. [online]. [cit. 2020-03-06]. Dostupné z:

<http://www.fao.org/forestry/13570-094b3d2bfea813a26998c8a3c26fcca41.pdf>

Lesnická práce. (1998). Bekyně velkohlavá. Lesnická práce, 2014, 77(11) [online] [cit. 2020-03-10]. ISSN 0322-9254. Dostupné z:

<http://lmda.silvarium.cz/view/uuid:21784e72-e57e-46e2-bc2a-30a7989ffad0>

Liška, J. (2014). Výskyt bekyně velkohlavé. Lesnická práce, 2014, 93(11), 46-47 [online]. [cit. 2020-03-10]. ISSN 0322-9254. Dostupné z:

<http://lmda.silvarium.cz/view/uuid:a5c0c54b-bb83-4597-8cac-0947208bc046>

Liška, J. (2017). Neobvyklé přemnožení bekyně velkohlavé. Lesnická práce, 2017, 96(9), 44-45 [online]. [cit. 2020-03-10]. ISSN 0322-9254. Dostupné z:

<http://lmda.silvarium.cz/view/uuid:16155b9c-594e-494a-a1da-2b973350918d>

Liška, J. (2018). Výskyt bekyní v roce 2018. Lesnická práce, 2018, 97(10), 52-53 [online]. [cit. 2020-03-10]. ISSN 0322-9254. Dostupné z:

<http://lmda.silvarium.cz/view/uuid:979fb7d4-3df8-4b9a-93ab-f41561c52c27>

McCullough, D.G., Raffa, K.A. & Williamson, R.C. (1999). Natural Enemies of Gypsy Moth: The Goodguys! Extension Bulletin E-2700. [online]. [cit. 2020-03-11]. Dostupné z:

<https://www.canr.msu.edu/uploads/files/e2700.pdf>

Noyes, J. S. (2003). Universal Chalcidoidea Database. [online]. [cit. 2020-03-11]. Dostupné z:

<https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/database/>

Ulbrichová, I. (2010). Nauka o lesním prostředí. Vegetační typy v rámci planety-úvod. [online]. [cit. 2020-03-06]. Dostupné z:

http://r.fld.czu.cz/vyzkum/nauka_o_lp/zal_13_12_2012/biomy/biomy.html