

PARAZITOIDI *LYMANTRIA DISPAR* A JEJICH VLIV NA POPULAČNÍ DYNAMIKU VE STŘEDNÍ EVROPĚ: REVIEW

PARASITOIDS OF *LYMANTRIA DISPAR* AND THEIR INFLUENCE ON POPULATION DYNAMICS IN THE CENTRAL EUROPE: A REVIEW

KAROLINA LUKÁŠOVÁ ✉ - JAN VRÁNA

Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská Praha, Kamýcká 129, CZ - 165 21 Praha 6

✉ e-mail: lukasovak@fd.czu.cz

ABSTRACT

The gypsy moth (*Lymantria dispar*) is an important lepidopteran pest of deciduous stands in Central Europe. Its natural enemies include more than 150 species of parasitoids that are taxonomically classified primarily into two orders of insects: Hymenoptera and Diptera. All of the gypsy moth's developmental stages can be infested. Between 10% and 100% of individuals in a population are parasitized. Rate of parasitism is evaluated for each stage separately and, in order to obtain a comprehensive idea of the species spectrum of parasitoids, regular weekly collections under natural conditions must be performed. Eggs and larvae are stored in the laboratory and parasitoids must be regularly collected and determined. Only 3 species of egg parasitoids are known under the conditions in Central Europe. There are 4 predominant species in larvae: *Cotesia melanoscela*, *Glyptapanteles liparidis* (Braconidae); *Parasetigena silvestris*, and *Blepharipa pratensis* (Tachinidae). The species most frequently occurring in pupa is *Brachymeria intermedia* (Chalcididae). The effectiveness of known parasitoids should neither be overestimated nor compared to the effectiveness of other antagonists. Under extremely favourable conditions, they cannot prevent an outbreak of gypsy moth but can only decrease its abundance and prevent the pest from obtaining a high population density.

Klíčová slova: bekyně velkohlavá, augmentace, biologická regulace, Braconidae, Chalcididae, Ichneumonidae, Tachinidae

Key words: gypsy moth, augmentation, biological control, Braconidae, Chalcididae, Ichneumonidae, Tachinidae

ÚVOD

Bekyně velkohlavá, *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758), je považována za jednoho z nejvýznamnějších herbivorních škůdců opadavých i nepadavých lesů v mnoha zemích po celé severní polokouli (ELKINTON, LIEBHOLD 1990; ZÚBRIK, KALMÁROVÁ 2011; ASSADI et al. 2012; GOERTZ, HOCH 2013a, 2013b; HRAŠOVEC et al. 2013 a další). Ve své gradační fázi nejčastěji napadá druhy z rodů *Quercus*, *Salix*, *Populus* a *Larix* (CONTARINI et al. 2013). Nicméně, obecně je možné bekyni velkohlavou považovat za potravního generalistu, jelikož spektrum konzumované potravy tvoří více než 300 rostlinných druhů (ERB et al. 2011; HAJIZADEH et al. 2011; CONTARINI et al. 2013).

V oblasti střední Evropy se její přemnožení opakuje v pravidelných 6–9letých periodách (ZÚBRIK, NOVOTNÝ 1997; ZÚBRIK, KALMÁROVÁ 2011). Ve stadiu kulminace se na ploše jednoho hektaru vyskytuje několik milionů housenek (DOANE, McMANUS 1981), které způsobí kompletní defoliaci na velkých plochách. Jeden gradační cyklus trvá 2–3 roky.

Původní oblastí rozšíření bekyně velkohlavé byla Palearktická oblast (GIESE, SCHNEIDER 1979). Do Severní Ameriky byl druh introdukovan kolem poloviny 19. století – konkrétně do oblasti v okolí města Boston ve východní části státu Massachusetts (ANDREADIS, WESELOH 1990; ELKINTON, LIEBHOLD 1990; HAJIZADEH et al. 2011). Ve všech částech světa, v nichž se bekyně velkohlavá vyskytuje, způsobuje vysoké ekonomické škody na lesních porostech. Avšak v Severní Americe, Africe a Asii působí mnohem rozsáhlejší škody než v Evropě (ALA-

LOUNI et al. 2013). Po introdukci do Ameriky se bekyně velkohlavá stala hlavním nepůvodním druhem způsobujícím rozsáhlé škody v zalesněných částech USA a Kanady (HRAŠOVEC et al. 2013), což následně vedlo k zintenzívnění studia jeho biologie a k provádění regulačního managementu (TOBIN et al. 2012).

Vedle tradičně používaných insekticidů na chemické bázi (ZAHRADNÍK 2005) se rozšiřují také metody spojené s využitím přirozených antagonistů (především parazitoidů), nukleopolyhedrovirů, entomopatogenní houby *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu, a Soper či bakterií *Bacillus thuringiensis* (Berliner) (HOCH et al. 2001; ZOLUBAS et al. 2001; HAJIZADEH et al. 2011; CONTARINI et al. 2013; SPARKS et al. 2013; ZÚBRIK et al. 2014).

Význam parazitoidů byl nejsilněji zaznamenán například v oblastech USA, kde byla bekyně zavlečena bez přítomnosti přirozených antagonistů (ZÚBRIK 1993). Účinnost parazitoidů však nemůžeme přeceňovat ani porovnávat s efektivností dalších antagonistů, protože vzniku gradace *L. dispar* nezabrání, pouze podporují snižování populačních hustot pod hranici permanentně vysoké početnosti škůdce.

METODIKA ZJIŠTOVÁNÍ PARAZITACE

Hodnocení parazitace je třeba provádět pro každé stadium bekyně velkohlavé zvlášť.

Pro zjištění vaječné parazitace je třeba odebírat vaječné snůšky v zimním období a uchovávat až do dubna při teplotě kolem 7°C. Poté se

snůšky uloží do chovných nádob až do líhnutí parazitoidů. Vylíhnuté housenky se průběžně odebírají a počítají, stejně jako parazitoidi a čísla spolu s nevíhnutými vajíčky konfrontují pro zjištění výsledné parazitace (ZÚBRÍK 1993).

Pro odhad parazitace housenek a kulek jsou doporučeny pravidelné týdenní odběry prováděné systematicky po celé studijní ploše (WILMOT et al. 1993) od května do poloviny července. Housenky třetího až šestého instaru i kukly se nejčastěji získávají sklepáváním z napadených hostitelských dřevin (minimálně 100 housenek na lokalitu v každém instaru) nebo pomocí pásů z jutové tkaniny (ve výšce cca 120 cm od paty kmene), které jsou také ověřené jako efektivní způsob odbírání živých housenek bekyně velkohlavé, neboť je používají jako náhradní úkryt během pasivního období na kmeni. Housenky docho-

váváme v laboratoři v plastových nebo skleněných boxech, kde jsou pravidelně odebíráni líhnoucí se parazitoidi (ZÚBRÍK 1993). Larvy je možno krmit přímo na listech dubu nebo chovat na komerčně dostupných dietách, např. Southland Products, Inc. (BELL et al. 1981; SOLARI et al. 2002) až do fáze kukly. Je přitom třeba mít na paměti, že někteří parazitoidi napadají housenky, ale líhnou se až po jejím zakuklení a parazitace těchto stadií se může překrývat.

VÝSLEDKY

Přehled nejvýznamnějších druhů parazitoidů

U *L. dispar* bylo zjištěno nejméně 150 druhů parazitoidů, z nichž většinu řadíme do řádů Hymenoptera a Diptera (tab. 1, 2). Parazi-

Tab. 1.

Charakteristika nejčastěji se vyskytujících parazitoidů bekyně velkohlavé z řádu Hymenoptera ve střední Evropě
Characteristics of the most frequent parasitoids from order Hymenoptera of gypsy moths in Central Europe

Druh ¹	Stadium ²	Počet hostitelů ³	Životní cyklus ⁴	Původ ⁵
HYMENOPTERA				
Braconidae				
<i>Cotesia melanoscela</i> (Ratzeburg, 1844)	L	Oligo	M	Evropa
<i>Cotesia praepotens</i> (Haliday, 1834)	L	Poly	M	Evropa
<i>Cotesia ocneriae</i> (Ivanov, 1898)	L	Oligo	M	Evropa
<i>Glyptapanteles liparidis</i> (Bouche, 1834)	L	Oligo	M	Evropa
<i>Glyptapanteles porthetriae</i> (Muesebeck, 1928)	L	Oligo	M	Evropa
<i>Meteorus pulchricornis</i> (Wesmael, 1835)	L	Poly	M	Evropa
<i>Meteorus versicolor</i> (Wesmael, 1835)	L	Poly	M	Evropa
Chalcididae				
<i>Brachymeria tibialis</i> (Walker, 1834)	K	Poly	U-M	Evropa
<i>Monodontomerus</i> sp.	K	Poly	M	Asie, Evropa
Encyrtidae				
<i>Ooencyrtus kuvanae</i> (Howard, 1910)	V	Oligo	M	Asie, Evropa
Eupelmidae				
<i>Anastatus japonicus</i> Ashmead, 1904	V	Oligo	U	Evropa
Ichneumonidae				
<i>Apechthis compunctor</i> (Linnaeus, 1758)	L-K	Poly	U	Asie, Evropa
<i>Campoplex</i> sp.	L	Poly	-	Asie, Evropa
<i>Casinaria</i> sp.	L	Poly	-	Asie, Evropa
<i>Hyposoter tricoloripes</i> (Viereck, 1911)	L	Poly	-	Evropa
<i>Iseropus coelebs</i> (Walsh, 1873)	L	Poly	U	Asie, Evropa
<i>Lymantrichneumon disparis</i> (Poda, 1761)	K	Oligo	U	Asie, Evropa
<i>Pimpla hypochondriaca</i> (Retzius, 1783)	K	Poly	U	Asie, Evropa
<i>Phobocampe lymantriae</i> (Gupta, 1983)	L	Mono	U	Evropa
<i>Phobocampe uncinata</i> (Gravenhorst, 1829)	L	Mono	U	Evropa
<i>Theronia atalantae</i> (Poda, 1761)	K	Poly	U	Evropa
Scelionidae				
<i>Gryon lymantriae</i> (Masner, 1985)	V	-	-	Evropa

¹Species, ²Life stage of *Lymantria dispar*, ³Number of hosts, ⁴Life cycle, ⁵Origin
Vysvětlivky: V - vajíčko, L - larva, K - kukla; Mono - monofágní, Oligo - oligofágní, Poly - polyfágní; U - univoltinní, M - bi-multivoltinní; - nezjištěno/Captions: V - egg, L - larvae, K - pupa; Mono - monophagous, Oligo - oligophagous, Poly - polyphagous; U - univoltine, M - bi-multivoltine; - unknown

toidi ovlivňují početnost *L. dispar* ve všech fázích gradačního cyklu od stadia vajíčka po kuklu. Procento parazitace celého komplexu parazitoidů varíruje od 10–100 % (DOANE, MACMANUS 1981). Účinnost regulace klesá postupně od fáze progresu do regrese gradace tohoto defoliátora (NOVOTNÝ 1989; NOVOTNÝ, ZÚBRIK 1995). V latenci se parazitace pohybuje kolem 29 %, během progresu dosahuje 47 % a poté varíruje kolem cca 33 % během kulminace a 32 % v regresní fázi (NOVOTNÝ 1989).

V podmínkách střední Evropy jsou nejvýznamnější dvě čeledi: Braconidae a Tachinidae. Dva druhy Braconidae: *Cotesia melanoscela* a *Glyptapanteles liparidis* jsou pak nejpočetnější v latenci a kulminaci (ZÚBRIK 2004), zatímco Tachinidae mají nejvyšší procento parazitace v progresu a regresii gradačního cyklu *L. dispar* (především *Parasetigena silvestris* a *Blepharipa pratensis*) (NOVOTNÝ, ZÚBRIK 1995).

I. Parazitoidi vajíček

Celkem je známo 8 druhů parazitoidů vajíček *L. dispar*, většinou s původním rozšířením v jižní a jihovýchodní Asii (SCHAEFFER et al. 1988). *Ooencyrtus kuvanae* a *Anastatus japonicus* patří mezi dva nejvýznamnější druhy (ZÚBRIK, NOVOTNÝ 1997). Oba byly vysazeny v 60. letech 20. století na Slovensko ze Španělska a Bulharska, první monitoring zaznamenal pouze *A. japonicus* (ČAPEK 1966, 1971), avšak v pozděj-

ších výzkumech byl nalezen i *O. kuvanae* (NOVOTNÝ, ČAPEK 1989; ZÚBRIK 1993). Například v Polsku nebyli vaječní parazitoidi zaznamenáni dodnes (DOANE, MACMANUS 1981) a v České republice nebyli zkoumány nikdy.

Procento mortality vajíček se značně liší mezi státy i kontinenty. V evropském měřítku se pohybuje kolem 1–10 % (ZÚBRIK, NOVOTNÝ 1997). V Americe, kam byl druh zavlečen, reagují parazitoidi na navýšení škůdce, avšak v evropských krátkodobých gradacích reakce parazitoidů silně nejsou (ZÚBRIK, NOVOTNÝ 1997).

Hymenoptera; Encyrtidae: *Ooencyrtus kuvanae*

V současnosti se *O. kuvanae* vyskytuje sporadicky v Holarktické oblasti, původně se jedná o východoasijský druh. Má vysoké požadavky na teplotu, takže převažuje v Mediteránu, na východ Evropy zatím dostatečně nepronikl. V roce 1975 byl zaznamenán v jihovýchodním Rakousku a v roce 1993 v Hesensku (BATHON 1993).

Výzkum provedený v Bulharsku ukázal, že *O. kuvanae* má jednu nebo dvě generace na jaře a pět v létě, a že v jednom hostitelském vajíčku se vyvíjí jeden parazitoid (HAJIZADEH et al. 2011). Je specializovaným parazitoidem vajíček bekyně velkohlavé. Jelikož velikost těla vosičky je asi 2 mm (BROWN 1984), dokáže parazitovat pouze ta vajíčka, která jsou v horní vrstvě snůšky (HAJIZADEH et al. 2011). Procento pa-

Tab. 2.

Charakteristika nejčastěji se vyskytujících parazitoidů bekyně velkohlavé z řádu Diptera ve střední Evropě
Characteristics of the most frequent parasitoids from Diptera of gypsy moths in Central Europe. (Listed from the top: Species, Life stage of *Lymantria dispar*, Number of hosts, Origin)

Druh ¹	Stadium ²	Počet hostitelů ³	Životní cyklus ⁴	Původ ⁵
DIPTERA				
Sarcophagidae				
<i>Parasarcophaga uliginosa</i> (Kramer, 1908)	L-K	Poly	U	Asie, Evropa
<i>Sarcophaga schuetzei</i> Kramer, 1909	L-K	Poly	M	Evropa
Tachinidae				
<i>Aphantorhaphopsis samarensis</i> (Villeneuve, 1921)	L	Oligo	U	Evropa
<i>Baumhaueria goniaeformis</i> (Meigen, 1824)	L	Poly	U	Asie, Evropa
<i>Blepharipa pratensis</i> (Meigen, 1824)	L-K	Oligo	U	Evropa
<i>Blepharipa schineri</i> (Mesnil, 1939)	L-K	Oligo	U	Evropa
<i>Blondelia nigripes</i> (Fallén, 1810)	L-K	Poly	U-M	Evropa
<i>Carcelia gnava</i> (Meigen, 1824)	L	Oligo	M	Evropa
<i>Compsilura concinnata</i> (Meigen, 1824)	L-K	Poly	M	Evropa
<i>Drino inospicua</i> (Meigen, 1830)	L	Poly	M	Evropa
<i>Exorista fasciata</i> (Fallén, 1820)	L	Poly	M	Asie, Evropa
<i>Exorista grandis</i> (Zetterstedt, 1844)	L	Poly	M	Evropa
<i>Exorista larvarum</i> (Linnaeus, 1758)	L	Poly	M	Asie, Evropa
<i>Pales pavidus</i> (Meigen, 1824)	L	Poly	M	Asie, Evropa
<i>Parasetigena silvestris</i> (Robineau-Desvoidy, 1863)	L-K	Oligo	U	Evropa
<i>Senometopia separata</i> (Rondani, 1859)	L	Poly	M	Evropa
<i>Tachina magnicornis</i> (Zetterstedt, 1844)	L	Poly	U-M	Evropa
<i>Zenillia libatrix</i> (Panzer, 1798)	L-K	Poly	M	Evropa

¹Species, ²Life stage of *Lymantria dispar*, ³Number of hosts, ⁴Life cycle, ⁵Origin

Vysvětlivky: V – vajíčko, L – larva, K – kukla; Mono – monofágní, Oligo – oligofágní, Poly – polyfágní; U – univoltinní, M – bi-multivoltinní/Captions: V – egg, L – larvae, K – pupa; Mono – monophagous, Oligo – oligophagous, Poly – polyphagous; U – univoltine, M – bi-multivoltine

rasitismu koreluje s populační hustotou a velikostí vaječných snůšek (WILLIAMS et al. 1990). Přezimující samice začínají klást kolem května do přezimujících vajíček bekyně (LOYD 1938). Samice klade vždy jedno své vajíčko do jednoho hostitelského vajíčka, jež je ve shluku vajíček (2–3 cm velkým), celkově obsahujícím několik set (zpravidla 200) vajíček. V případě, že je vajíčko oplodněno, vyvine se v samici, z neoplozeného vzniká samec. Vývoj uvnitř hostitelského vajíčka trvá asi 4 týdny, poté se líhne dospělý jedinec, který žije 4–6 týdnů. Samice se líhne 2× více než samců a ihned po vylíhnutí jsou připraveny k páření (SOMJEE et al. 2011). Samci zůstávají po vylíhnutí u hostitelských vajíček, kde se páří s dalšími líhnoucími se samicemi. Oplodněné samice však během 24 hodin odlétají hledat nová hostitelská vajíčka bekyně velkohlavé (BROWN 1984). Samice se páří pouze jednou za život, zatímco samci mnohokrát (ABLART et al. 2011). Samci uplatňují tzv. alternativní reprodukční taktiky, kdy se buď páří ihned a permanentně s první samicí, kterou naleznou, nebo si tvoří harémy, kdy si nejprve vybrané samice označí svým feromonem a teprve poté se s nimi páří (ABLART et al. 2013). Dospělé samice jsou ke snůškám bekyně velkohlavé lákány chemickými látkami, které vydávají jak samotné snůšky, tak žlázy jejího primárního hostitele. Vizuální vyhledávání hostitelských snůšek bylo taktéž zjištěno, ale bývá ovlivněno barvou pozadí. Na vývoj *O. kuvanae* má vliv stáří hostitelských vajíček, kdy se ze starších líhne méně vosiček a s vyšší četností samců než z mladších (HOFSTETTER, RAFFA 1998). Přezimuje ve stadiu dospělce v hrabance (DOWDEN 1961; BROWN 1984).

Hymenoptera; Eupelmidae: *Anastatus japonicus*

KENIS, VAAMONDE (1998) a další autoři uvádějí druh pod synonymem *A. disparis*. Je rozšířen lokálně po celé Evropě (WELLENSTEIN, SCHWENKE 1978). *A. japonicus* je znám jako vaječný parazit bekyně velkohlavé (HOKYO et al. 1966; obr. 1), ale i mnoha jiných významných druhů škůdců z řádu Lepidoptera a Hemiptera (MENG et al. 2012). Což dokazuje, že není specialistou a rozsah jeho hostitelů je široký. Z tohoto důvodu je míra parazitace pravděpodobně trvale příliš nízká, než aby efektivně ovlivňovala populační velikost škůdce – a to i v případě, že se parazitoid úspěšně adaptuje na nového hostitele (KIM et al. 2011). V latentní fázi gradace *L. dispar* je považován za regulační



Obr. 1. Samice *Anastatus japonicus* na vaječné snůšce *Lymantria dispar* (foto: K. Lukášová).

Fig. 1. Female of *Anastatus japonicus* on the egg masses of *Lymantria dispar* (photo: K. Lukášová).

faktor, při vzestupu populace *L. dispar* už jeho význam klesá (ČAPEK 1974). Jedná se o druh s jednou generací v roce. Hibernace probíhá ve stadiu plně vyvinuté larvy uvnitř přezimujícího vajíčka bekyně. Líhnou se následujícího července, kdy je maximum nově snesených vajíček bekyně (LOYD 1938; KURIR 1944). Samice mají velmi krátká kladélka, takže vajíčka kladou pouze do svrchní vrstvy hubky. Přirozená disperze parazitoida je velmi pomalá. Srovnávací studie stavu parazitoidů na území Slovenska a východní části Rakouska prokázala, že na Slovenském území *A. japonicus* parazitoval 99 % zkoumaných vajíček bekyně velkohlavé. V Rakousku překvapivě nebyl zaznamenán ani jeden exemplář (0% parazitace), avšak i na Slovensku bylo jedinců *A. japonicus* nalezeno celkově velmi málo (HOCH et al. 2001).

Hymenoptera; Scelionidae: *Gryon lymantriae*

Druh vaječného parazitoida původně popsáno jako *Hadronotus lymantriae* byl identifikován z východního Slovenska na základě 5 získaných samic z několika tisíc vajíček bekyně velkohlavé v 50. letech 20. století (MASNER 1958). Tento druh můžeme v Evropě považovat za poměrně vzácně se vyskytující, protože v dalších studiích nebyl zaznamenán (ZÚBRIK, NOVOTNÝ 1997).

II. Parazitoidi larev a kukel

Podíl jednotlivých druhů se mění stejně jako míra parazitace během vývoje housenky, resp. kukly. První instar larev je parazitován jen zcela výjimečně, směrem ke stadiu kukly se stupeň parazitace zvyšuje. V počátečních fázích převažují parazitoidi čeledi Braconidae, v pozdějších larválních instarech housenek dominují mouchy čeledi Tachinidae, jejichž dospělci opouštějí hostitele často až ve fázi kukly (DOANE, McMANUS 1981; ZÚBRIK 1993).

Hymenoptera; Braconidae kladou vajíčka do všech larválních instarů, nejčastěji po doznění gradace (ZÚBRIK 1993). V převážné většině případů jsou to solitérní paraziti, samice kladou vajíčka do těla housenky, ve které se dále vyvíjí v larvy. Tyto larvy parazitických vosiček opouštějí hostitele a spřádají si světlé zámotky v blízkosti uhynulých housenek (obr. 2). Mezi nejběžnější druhy ve střední Evropě patří:



Obr. 2. Několik zámotků endoparazitoida *Glyptapanteles liparidis* (foto: K. Lukášová).

Fig. 2. Several cocoons of the endoparasitoid *Glyptapanteles liparidis* (photo: K. Lukášová).

Cotesia melanoscela, což je bivoltinní, samotářský parazitoid napadající první a druhý instar v první generaci a pozdější instary v generaci druhé. Přezimuje jako larva v kokonu. Líhnutí druhé generace parazitoida je však špatně synchronizováno s cyklem jeho hostitele, jelikož se dospělci *C. melanoscela* líhnou v době, kdy je bekyně již v čtvrtém (či vyšším) instaru. Tímto se stává pro parazitoida méně akceptovatelným hostitelem (KENIS, VAAMONDE 1998). Typ rostlinné potravy konzumovaný hostitelem se odráží v rychlosti vývinu a velikosti parazitoida. Např. parazitoidi housenek živících se na listech topolu dosahují vyšší míry natality, než parazitoidi housenek živících se na javoru (KRUSE, RAFFA 1999). Celkově však zapříčiňuje, ze všech larválních parazitoidů, nejvyšší míru mortality *L. dispar* (KRUSE, RAFFA 1999).

Glyptapanteles liparidis je jedním z dominantních parazitoidů larev bekyně velkohlavé (obr. 2). Jedná se o bivoltinní, oligofágní druh (LEE et al. 2002). Samice kladou vajíčka (od několika po 200 kusů) do hostitelských larev během prvních tří instarů, po 3–5 dnech se líhne larva, která dokončuje svůj vývoj po 4 dnech při 20 °C (SCHOPF et al. 1996), přičemž se živí hemolymfou hostitele (NUSSBAUMER, SCHOPF 2000). Líhnutí probíhá v období čtvrtého až pátého instaru hostitele – v závislosti na stadiu vývinu hostitele, ve kterém je napadán parazitoidem. Několik dnů před líhnutím parazitoida se hostitelská larva přesouvá do nižších partií stromu a stáčí své tělo nejčastěji v trhlinách borky. Po vylíhnutí parazitoida zůstává larva bekyně ještě několik dnů naživu, avšak není schopna se hýbat nebo přijímat potravu (SCHOPF et al. 1996), po parazitoidech nalézáme skupiny bílých kokonů (obr. 2). Parazitismus významně ovlivňuje množství konzumované potravy u hostitelů parazitovaných v raném růstovém stadiu, kdy dochází k zvýšení konzumace i růstu hostitele oproti neparazitovaným (SCHOPF, STEINBERGER 1996). Má speciální vyhledávací strategii, kdy dokáže nalézt hostitele i v populaci s nízkou denzitou a v areálech, kde dochází k poklesu hustoty populací (ALALOUNI et al. 2013).

Glyptapanteles porthetriae je druh s podobnou bionomií jako předešlý druh. Samice *G. porthetriae* však preferují pro kladení vajíček housenky v prvním nebo druhém instaru, vývin v prvním instaru trvá kratší dobu (8 dní) než u *G. liparidis* a taktéž endoparazitický vývin trvá kratší dobu (12–14 dní) (NUSSBAUMER, SCHOPF 2000). Uvádí se, že jedinci obou druhů (*G. porthetriae* a *G. liparidis*) mohou parazitovat na stejném jedinci *L. dispar*, aniž by si vzájemně významněji konkurovaly, a oba tak mohou v daném jedinci ukončit vývoj (MARKTL et al. 2002).

Meteorus pulchricornis patří mezi samotářské, multivoltinní parazitoidy (LEE et al. 2002). Napadá velké druhové spektrum hostitelů z řádu Lepidoptera (BERRY, WALKER 2004; SUZUKI, TANAKA 2007). Housenky bekyně velkohlavé napadá v období mezi druhým a čtvrtým instarem (LEE et al. 2002). V závislosti na teplotě trvá vývin od 64,5 dne (při teplotě 13 °C) do 16 dnů (při 25 °C) (CHHAGAN et al. 2008).

Hymenoptera; Chalcididae jsou zastoupeny jedním dominantním samotářským druhem endoparazitoida kukel *L. dispar* - *Brachymeria tibialis* ve střední Evropě (KERGUELEN, CARDÉ 1995). Hostitelské housenky vyhledává efektivně pomocí kairomonů (CARDÉ, LEE 1989). Jeho výskyt je potvrzen především z území Rakouska a Slovenska (HOCH et al. 2001)

Hymenoptera; Ichneumonidae mají význam ve fázi regrese, kdy způsobují parazitaci až u 20 % juvenilních stadií *L. dispar* (MAIER 1995; ZOLUBAS et al. 2001). Nejčastěji jsou oligo- až multivoltinní (ALALOUNI et al. 2013).

Phobocampe spp. jsou nejpočetnější parazitoidi housenek a kukel z čeledi Ichneumonidae, avšak jejich význam nebývá příliš vysoký, protože jsou citliví na přezimování a silnou hyperparazitaci (ZÚBRİK 1993). Napadají housenky prvního a druhého instaru, jako larvy opouštějí hostitele ve čtvrtém instaru (FUESTER et al. 1983).

Imunitní odpověď hostitele potlačuje speciálním sekretem z ovárií (tzv. venom) endoparazitická vosička *Pimpla hypochondriaca* (RICHARDS, PARKINSON 2000; PARKINSON et al. 2001). Hostitelé napadení těmito parazitoidy jsou zároveň náchylnější na onemocnění patogeny (MARRIS et al. 1999). Dalším významným druhem z čeledi Ichneumonidae je *Lymantrichneumon disparis* preferující parazitaci samčích kukel *L. dispar* (BABAEI et al. 2009).

Diptera; Sarcophagidae patří spíše mezi ojedinělé parazitoidy bekyně velkohlavé. Ve střední Evropě bylo zaznamenáno jen několik málo druhů bez většího významu, např. *Parasarcophaga uliginosa* a *Sarcophaga schuetzei* (DOANE, MCMANUS 1981; HOCH et al. 2001).

Diptera; Tachinidae patří mezi nejvýznamnější parazitoidy bekyně velkohlavé, napadají střední a vyšší instary housenek, nejvyšší mortalita larev je zaznamenána ve fázi regrese (ZÚBRİK 1993). Tito parazitoidi kladou svá vajíčka velmi různorodě, někdy i v rámci jednoho druhu (nejčastěji na tělo nebo k ústnímu ústrojí hostitele, velmi často také pouze do míst žíru) (ZÚBRİK 1993). Nejvyšší mortalitu bekyně velkohlavé způsobují druhy rodu *Blepharipa* a *Parasetigena silvestris*, které jsou zároveň dominantními parazitoidy čeledi Tachinidae v Evropě (HOCH et al. 2001; TURČÁNI et al. 2001; ZOLUBAS et al. 2001; SUKOVATA, FUESTER 2005).

Blepharipa pratensis je dominantním parazitoidem líhnoucím se z kukel *L. dispar* na výzkumných lokalitách v Rakousku a na Slovensku (HOCH et al. 2001). Vajíčka klade na hostitelem konzumované listy (ALALOUNI et al. 2013). Nejvyšší míru parazitace vykazuje v prvních letech po kulminaci bekyně velkohlavé (HOCH et al. 2001). Podobnou bionomií se vyznačuje rovněž *Blepharipa schineri*, což je univoltinní larválně-pupální parazitoid. Parazitovány mohou být housenky všech věkových tříd, avšak starší housenky bývají parazitovány mnohem více (LEE et al. 2002).

Parasetigena silvestris je univoltinní, oligofágní, asi 1 cm velký larvální parazitoid *L. dispar* (HARRINGTON, BARBOSA 1978). Přezimuje kukla v pupáriu v hrabance. Vajíčka klade přímo na hostitelské larvy od poloviny června (LEE et al. 2002; ALALOUNI et al. 2013). Při parazitaci hostitele v jeho čtvrtém instaru se projevuje kompetice mezi *P. silvestris* a *B. pratensis* silným potlačením vylihnulých se jedinců *B. pratensis*. Při parazitaci v pozdějších instarech je výhoda na straně druhu, který první obsadil hostitele (GODWIN, ODELL 1984). Larvy parazitoida opouštějí hostitele během stadia larvy nebo častěji kukly. Nejvyšší míru parazitace vykazuje v prvních letech po kulminaci bekyně velkohlavé (HOCH et al. 2001). Procento napadených housenek se pohybuje až kolem 50 % (NOVOTNÝ 1989; FUESTER et al. 1983).

Kolem mrtvých housenek *L. dispar* můžeme často nalézt červenavá pupária patřící *Compsilura concinnata*. Tento druh klade vajíčka přímo na tělo hostitele a vykazuje tři formy životní strategie: i) hostitele parazituje během jara, ale poté potřebuje další alternativní hostitele pro 3–4 generace; ii) přezimuje uvnitř alternativní hostitelské housenky nebo kukly jiného druhu z řádu Lepidoptera, protože *L. dispar* přezimuje vždy ve stadiu vajíčka nebo iii) je extrémní generalista (KELLOGG et al. 2003).

Dalším z významných druhů je *Drino incospicua*, jehož samice preferují při kladení vajíček do hostitelských housenek jedince s měkké kutikulou (DIPPEL, HILKER 1998).

Dále polyfágní, gregariózní larvální parazitoid *Exorista lavarum* rozšířený po celé Evropě, severní Africe a některých asijských regionech (DINDO et al. 2003; SIMÕES et al. 2004). Preferuje parazitaci samičích kukel bekyně velkohlavé (BABAEI et al. 2009).

Široce polyfágní druh *Pales pavidus* se vyznačuje tím, že jeho samice klade vajíčka obsahující již dobře vyvinutou larvu v prvním instaru, na okraje listů konzumovaných hostiteli (KAMATA 2000; ICHIKI et al. 2012).

A v neposlední řadě zmíníme ve střední Evropě běžný a široce rozšířený druh parazitoida *Zenillia libatrix*. Přezimuje ve stadiu larvy uvnitř hostitele a líhne se v dubnu či květnu. První generace se vyvíjí v *L. dispar* (či jiném hostiteli) od poloviny května do začátku června. Dospělci se líhnou v červnu nebo až srpnu. Vajíčka kladou samice na okraje listů do gradačních oblastí škůdce (DOWDEN 1934).

DISKUSE A ZÁVĚR

K průkaznému poklesu populací bekyně velkohlavé působením přirozených antagonistů z řad parazitoidů dochází přirozenou cestou, kdy parazitoidi z řádu Hymenoptera stojí za poklesem početnosti např. v západní části Sibíře (ILYINYKH 2011), severu Itálie (CAMERINI 2009), na Sardinii (CONTARINI et al. 2013), či v Litvě (ZOLUBAS et al. 2001). Samy napadené rostliny jsou schopny pomocí chemických signálů přilákat parazitoidy v případě, že jsou napadeny škůdcem (HILKER et al. 2002; COLAZZA et al. 2004; MCCORMICK et al. 2014).

Jako početní antagonisti bekyně velkohlavé jsou parazitoidi jedním z potenciálních nástrojů biologické regulace v lesním hospodářství. Biologická obrana je u řady foliofágů považována za efektivní a v souladu se současným trendem i přírodě blízkou formu ochrany porostů oproti používání chemických pesticidů, a to zvláště v oblastech s vysokým stupněm ochrany přírody.

Aktivní management bekyně velkohlavé započal v Severní Americe záhy po jejím přemnožení. Od roku 1906 bylo v USA introdukováno více než 60 druhů přirozených antagonistů z řad predátorů, parazitoidů či patogenů (HOY 1976). Z Evropy do Kanady byly dováženy různé druhy parazitoidů, jako např. parazitoidi larev (Hymenoptera, Diptera) nebo vajíček (Hymenoptera) škůdců (HOLUŠA, WEISER 2005). Ze všech introdukovaných druhů se však v Severní Americe osvědčilo pouze 11 druhů parazitoidů, 2 druhy predátorů a 2 druhy patogenů (HAJEK et al. 1993). Nedávná studie provedená v oblasti kanadského Ontaria stanovila počet parazitujících primárních parazitoidů bekyně velkohlavé v počtu 8 druhů a sekundárních v počtu 2 druhů. Z celkového počtu 71 odchycených parazitoidů však sdílela bekyně velkohlavá pouze 5 parazitoidických druhů s nativními druhy herbivorů (TIMMS et al. 2012).

Samotná aplikace parazitoidů s sebou však přináší řadu komplikací, z nichž nejpodstatnější jsou i) velká plocha lesních porostů vs. nízká mobilita parazitoidů a ii) vysoké náklady na vysazení a chov parazitoidů. Parazitoidy je možno aplikovat několika způsoby, nejběžnější užívanými jsou introdukce (zavedení nových druhů), augmentace (podpora domácích druhů) a inundance (masová aplikace).

Ačkoliv je po celém světě volně k dostání na 230 druhů přirozených antagonistů různých škůdců, je augmentativní biologická regulace využívána ve velmi malé míře. A to i přesto, že poznatky k tomuto způsobu boje se škůdci jsou známé a pozitivní. Naopak příkladem úspěšné introdukce do oblasti střední Evropy je vysazení vaječných parazitoidů na území Slovenska (ČAPEK 1966, 1971). Masová aplikace parazitoidů je závislá na úspěšně založeném umělém chovu jak bekyně velkohlavé, tak jiných hostitelů případně náhradní potravy. Tato metoda je ze všech nejnáročnější jak finančně, tak časově. V zahraničí existují umělé chovy některých hlavních larválních parazitoidů bekyně velkohlavé (ZÚBRÍK 1993). Vzhledem k pokračujícímu vývoji rezistence škůdců ke konvenčním pesticidům je potřeba využívat a vyvíjet řadu nových alternativních regulačních metod (LENTEREN 2012) včetně použití parazitoidů proti všem stádiím bekyně velkohlavé.

Poděkování:

Příspěvek vznikl v rámci řešení projektu KUS QJ1220317 Ministerstva zemědělství České republiky.

LITERATURA

- ABLART K., FAIRHURST S., ANDERSEN G., SCHAEFER P., GRIES G. 2011. Mechanisms, functions, and fitness consequences of pre- and post-copulatory rituals of the parasitoid wasp *Ooencyrtus kuvanae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 140: 103–111.
- ABLART K. M., SCHAEFER P. W., GRIES G. 2013. An alternative reproductive tactic: a parasitoid wasp gathers and guards a harem by pheromone-tagging virgins. *Behavioural Processes*, 94: 32–40.
- 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: 721–728.
- ANDREADIS T. G., WESELOH R. M. 1990. Discovery of *Entomophaga maimaiga* in North American gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87: 2461–2465.
- 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.
- BABAEI M. R., BARARI H., KARA K. 2009. Weight differences of male and female pupae of gypsy moth (*Lymantria dispar*) and host-sex preference by two parasitoid species *Lymantrichneumon disparis* and *Exorista larvarum*. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 12: 443–446.
- BATHON H. 1993. Biologische Bekämpfung des Schwammspinners: Räuber und Parasitoids. In: Wulf, A.B., Berendes, K.H. (eds.): *Schwammspinner Kalamität im Forst: Konzepte zu einer integrierten Bekämpfung freifressender Schmetterlingsraupen. Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*, Berlin: 117–124.
- BELL R.A., OWENS C.D., SHAPIRO M., TARDIF J.R. 1981. Development of mass rearing technology. In: Doane, C.C., McManus, M.L. (eds.): *The gypsy moth: research toward integrated pest management*. Washington, US Department of Agriculture: 599–633. Technical Bulletin, 1584.
- BERRY J.A., WALKER G.P. 2004. *Meteorus pulchricornis* (Wesmael) (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae): An exotic polyphagous parasitoid in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 31: 33–44.
- BROWN M. W. 1984. Literature review of *Ooencyrtus kuvanae* [Hym: Encyrtidae] an egg parasite of *Lymantria dispar* [Lep: Lymantriidae]. *Entomophaga*, 29: 249–265.
- CAMERINI G. 2009. Factors affecting *Lymantria dispar* mortality in a willow wood in northern Italy. *Bulletin of Insectology*, 62: 21–25.
- CARDÉ R.T., LEE H.P. 1989. Effect of experience on the responses of the parasitoid *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae) to its host, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), and to kairomone. *Annals of the Entomological Society of America*, 82: 653–657.
- COLAZZA S., FUCARINO A., PERI E., SALERNO G., CONTI E., BIN F. 2004. Insect oviposition induces volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids. *The Journal of Experimental Biology*, 207: 47–53.
- CONTARINI M., LUCIANO P., PILARSKA D., PILARSKI P., SOLTER L., HUANH W. F., GEORGIEV G. 2013. Survey of pathogens and parasitoids in late instar *Lymantria dispar* larval populations in Sardinia, Italy. *Bulletin of Insectology*, 66: 51–58.
- ČAPEK M. 1966. Doterajšie skúsenosti s introdukciov vaječných parazitoidov mnišky veľkohlavej *Lymantria dispar* L. z južnej Európy. In: Možnosti využiti biologického boje v ochrane zemédelských plodin a lesních kultur. Souhrn referátů z vědeckého semináře. Praha, 22. června 1966. Praha, UVTI MZLH: 47–51.

- ČAPEK M. 1971. Výsledky pokusov s introdukciov vaječných parazitov mnišky veľkohlavej na Slovensku. Lesnícky časopis, 17: 127–137.
- ČAPEK M. 1974. Parazitický hmyz ako prirodzený nepriateľ hmyzích škodcov lesných drevín. Report VI-5-7-5. Zvolen, VÚLH: 67 s.
- DINDO M. L., MARCHETTI E., GALVAGNI G., BARONIO P. 2003. Rearing of *Exorista larvarum* (Diptera Tachinidae): simplification of the in vitro technique. Bulletin of Insectology, 56: 253–257.
- DIPPEL C., HILKER M. 1998. Effects of physical and chemical signals on host foraging behavior of *Drino inconspicua* (Diptera: Tachinidae), a generalist parasitoid. Environmental Ecology, 27: 682–687.
- DOANE C.C., MCMANUS M.L. 1981 (ed.). The gypsy moth: Research toward integrated pestmanagement. Washington, U. S. Department of Agriculture, Forest Service: 757 s. Technical Bulletin, 1584.
- DOWDEN P.B. 1934. *Zenillia libatrix* Panzer, a tachinid parasite of the gypsy moth and the brown-tail moth. Journal of Agricultural Research, 48: 97–114.
- DOWDEN P.B. 1961. The persistence of gypsy moth parasites in heavily sprayed areas on Cape Cod, Massachusetts. Journal of Economic Entomology, 54: 872–875.
- ELKINTON J.S., LIEBHOLD A.M. 1990. Population dynamics of gypsy moth in North America. Annual Review of Entomology, 35: 571–596.
- ERB S. L., BOURCHIER R.S., FRANKENHUYZEN K. V., SMITH S.M. 2011. Sublethal effects of *Bacillus thuringiensis* Berliner subsp. *kurstaki* on *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) and the tachinid parasitoid *Compsilura concinnata* (Diptera: Tachinidae). Environmental Entomology, 30: 1174–1181.
- 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: 724–737.
- GIESE R.L., SCHNEIDER M.L. 1979. Cartographic comparisons of Eurasian gypsy moth distribution (*Lymantria dispar* L.; Lepidoptera: Lymantriidae). Entomological News, 90: 1–16.
- GODWIN P.A., ODELL T.M. 1984. Laboratory study of competition between *Blepharipa pratensis* and *Parasetigena silvestris* (Diptera: Tachinidae) in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). Environmental Entomology, 13: 1059–1063.
- GOERTZ D., HOCH G. 2013a. Effects of the ant *Formica fusca* on the transmission of microsporidia infecting gypsy moth larvae. Entomologia Experimentalis et Applicata, 147: 251–261.
- GOERTZ D., HOCH G. 2013b. Influence of the forest caterpillar hunter *Calosoma sycophanta* on the transmission of microsporidia in larvae of the gypsy moth *Lymantria dispar*. Agricultural and Forest Entomology, 15: 178–186.
- HAJEK A.E., HUMBER R.A., ELKINTON J.S. 1993. Mysterious origin of *Entomophaga maimaiga* in North America. American Entomologists, 41: 31–42.
- 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.
- HARRINGTON E.A., BARBOSA P. 1978. Host habitat influences on oviposition by *Parasetigena silvestris*, a larval parasitoid of the gypsy moth. Environmental Entomology, 7: 466–468.
- HILKER M., KOB S., VARAMA M., SCHRANK K. 2002. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. The Journal of Experimental Biology, 205: 455–461.
- HOFSTETTER R.W., RAFFA K.F. 1998. Endogenous and exogenous factors affecting parasitism of gypsy moth egg masses by *Oenocyrtus kuvanae*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 88: 123–135.
- HOCH G., ZÚBRIK M., NOVOTNÝ J., SCHOPF A. 2001. The natural enemy complex of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae) in different phases of its population dynamics in eastern Austria and Slovakia - a comparative study. Journal of Applied Entomology, 125: 217–227.
- HOKYO N., KIRITANI K., NAKASUJI F., SHIGA M. 1966. Comparative biology of two scelionid egg parasites of *Nezara viridula* L. (Hemiptera: Pentatomidae). Applied Entomology and Zoology, 1: 94–102.
- HOLUŠA J., WEISER J. 2005. Biologické postupy boje s lesními škůdci. In: Kapitola, P. et al.: Moderní metody ochrany lesa. Sborník referátů ze semináře 29. setkání lesníků tří generací. Kostelec nad Černými lesy. 24. února 2005. Zpravodaj ochrany lesa, 11: 18–23.
- HOY M. A. 1976. Establishment of gypsy moth parasitoids in North America: an evaluation of possible reasons for establishment or non-establishment. In: Anderson, J.F., Kaya, H.K. (eds.): Perspectives in forest entomology. New York, Academic Press: 215–232.
- HRAŠOVEC B., PERNEK M., LUKIĆ C., MILOTIĆ M., DIMINIĆ D., FRANJEVIĆ M., HAJEK A., LINDE A., PILARSKA D. 2013. First record of the pathogenic fungus *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu, and Soper (Entomophthorales: Entomophthoraceae) within an outbreak populations of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebiidae) in Croatia. Periodicum Biologorum, 115: 379–384.
- CHHAGAN A., STEPHENS A.E.A., CHARLES J.G. 2008. Developmental biology of *Meteorus pulchricornis* parasitizing painted apple moth. New Zealand Plant Protection, 61: 12–16.
- ICHIKI R.T., GIANG T.T.H., WAJNBERG E., KAINOH Y., TABATA J., NAKAMURA S. 2012. Different uses of plant semiochemicals in host location strategies of the two tachinid parasitoids. Naturwissenschaften, 99: 687–694.
- ILYINYKH A. 2011. Analysis of the causes of declines in Western Siberian outbreaks of the nun moth *Lymantria monacha*. BioControl, 56: 123–131.
- KAMATA N. 2000. Population dynamics of the beech caterpillar, *Syntypistis punctatella*, and biotic and abiotic factors. Population Ecology, 42: 267–278.
- KELLOGG S.K., FINK L.S., BROWER L.P. 2003. Parasitism of native luna moths, *Actias luna* (L.) (Lepidoptera: Saturniidae) by the introduced *Compsilura concinnata* (Meigen) (Diptera: Tachinidae) in central Virginia, and their hyperparasitism by trigonalid wasps (Hymenoptera: Trigonalidae). Population Ecology, 32: 1019–1027.
- KENIS M., VAAMONDE C. L. 1998. Classical biological control of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), in North America: prospects and new strategies. In: McManus, M.L., Liebhold, A.M. (eds.): Proceedings: Population dynamics, impacts, and integrated management of forest defoliating insects. Banská Štiavnica, August 18–23, 1996. Radnor, USDA Forest Service, Northeastern Research Station: 213–221. General Technical Report, NE 247.
- KERGUELEN V., CARDÉ R.T. 1995. Increased host acceptance in experienced females of the parasitoid *Brachymeria intermedia*: which types of oviposition behaviour contribute to experience? Entomologia Experimentalis et Applicata, 78: 95–103.
- 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: 213–215.
- KRUSE J.J., RAFFA K.F. 1999. Effect of food plant switching by a herbivore on its parasitoid: *Cotesia melanoscela* development in *Ly-*

- mantria dispar* exposed to reciprocal dietary crosses. *Ecological Entomology*, 24: 37–45.
- KURIR A. 1944. *Anastatus disparis* Ruschka Eiparasit des *Lymantria dispar* L. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 30: 551–586.
- LEE J.H., LEE H.P., SCHAEFER P.W., FUESTER R.W., PARK J.D., LEE B.Y., SHIN C.H. 2002. Gypsy moth parasitoid complex at Mt. Halla National Park, Cheju Island, Korea. *Entomological News*, 113: 103–112.
- LENTEREN J.C. V. 2012. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57: 120.
- LOYD D.C. 1938. A study of some factors governing the choice of hosts and distribution of progeny by the chalcid *Ooencyrtus kuvanae* Howard. *Philosophical Transactions of The Royal Society*, 229: 275–322.
- 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 portheriae* and *Glyptapanteles liparidis* in *Lymantria dispar* larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 105: 97–109.
- MARRIS G.C., BELL H.A., NAYLOR J.M., EDWARDS J.P. 1999. The role of *Pimpla hypochondriaca* venom in the suppression of pupal Noctuid host immunity. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93: 291–298.
- MASNER L. 1958. A new egg-parasite of Gypsy Moth *Lymantria dispar* (L.). *Entomophaga*, 3: 39–44.
- MCCORMICK A.C., IRMISCH S., REINECKE A., BOECKLER A.G., VEIT D., REICHEL M., HANSSON B., GERSHENZON J., KÖLNNER T.G., UNSICKER S.B. 2014. Herbivore-induced volatile emission in black poplar – regulation and role in attracting herbivore enemies. *Plant, Cell & Environment*, 37 (8): 1909–1923. DOI: 10.1111/pce.12287
- 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: 1066–1075.
- NOVOTNÝ J. 1989. Bioregulovanie počtosti mníšky veľkohlavej. Bratislava, Príroda: 107 s.
- NOVOTNÝ J., ČAPEK M. 1989. Distribution of *Lymantria dispar* L. (Lep., Lymantriidae) egg parasitoids (Hym., Chalcidoidea, Proctotrupeoidea) in Slovakia. *Biologia (Bratislava)*, 44: 933–939.
- NOVOTNÝ J., ZÚBRİK M. 1995. Mortality agents affecting gypsy moth populations in Slovakia. In: Fosbroke, S., Gottschalk, K.W. (eds.): *Proceedings. U. S. Department of Agriculture interagency gypsy moth research forum 1995*. Radnor, Pa: 102. General Technical Report NE-213.
- NUSSBAUMER C., SCHOPF A. 2000. Development of the solitary larval endoparasitoid *Glyptapanteles portheriae* (Hymenoptera: Braconidae) in its host *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *European Journal of Entomology*, 97: 355–361.
- PARKINSON N., SMITH I., WEAVER R., EDWARDS J. P. 2001. A new form of arthropod phenoloxidase is abundant in venom of the parasitoid wasp *Pimpla hypochondriaca*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 31: 57–63.
- RICHARDS E.H., PARKINSON N.M. 2000. Venom from the endoparasitic wasp *Pimpla hypochondriaca* adversely affects the morphology, viability, and immune function of hemocytes from larvae of the tomato moth, *Lacanobia oleracea*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 76: 33–42.
- SCHAEFER P.W., KANAMITSU K., LEE H. P. 1988. Egg parasitism in *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Japan and South Korea. *Kontyû, Tokyo*, 56: 430–444.
- SCHOPF A., NUSSBAUMER C.H., REMBOLD H., HAMMOCK B.D. 1996. Influence of the braconid *Glyptapanteles liparidis* on the juvenile hormone titer of its larval host, the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 31: 337–351.
- SCHOPF A., STEINBERGER P. 1996. The influence of the endoparasitic wasp *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera: Braconidae) on the growth, food consumption, and food utilization of its host larva, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *European Journal of Entomology*, 93: 555–568.
- SIMÕES A.M.A., DINDO M.L., GRENIER S. 2004. Development and yields of the tachinid *Exorista larvarum* in three common Noctuidae of Azores Archipelago and in a laboratory host. *Bulletin of Insectology*, 57: 145–150.
- SOLARI P., CERBONESCHI A., MASALA C., CRNJAR R., LISCIA A. 2002. Chemoreception in larvae of the moth *Lymantria dispar*. *Italian Journal of Zoology*, 69: 305–312.
- SOMJEE U., ABLART K., CRESPI B., SCHAEFER P. W., GRIES G. 2011. Local mate competition in the solitary parasitoid wasp *Ooencyrtus kuvanae*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65: 1071–1077.
- SPARKS M.E., BLACKBURN M.B., KUCHAR D., GUNDERSEN-RINDAL D.E. 2013. Transcriptome of the *Lymantria dispar* (Gypsy Moth) larval midgut in response to infection by *Bacillus thuringiensis*. *PLoS ONE*, 8: e61190. DOI:10.1371/journal.pone.0061190.
- SUKOVATA L., FUESTER R. W. 2005. Effects of gypsy moth population density and host-tree species on parasitism. In: Gottschalk, K.W. (ed.): *Proceedings. 16th U. S. department of agriculture interagency research forum on gypsy moth and other invasive species 2005*. January 18–21, 2005. Radnor, Pa, U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station: 79–80. General Technical Report NE-337.
- SUZUKI M., TANAKA T. 2007. Development of *Meteorus pulchricornis* and regulation of its noctuid host, *Pseudaletia separata*. *Journal of Insect Physiology*, 53: 1072–1078.
- TIMMS L.L., WALKER S.C., SMITH S.M. 2012. Establishment and dominance of an introduced herbivore has limited impact on native host-parasitoid food webs. *Biological Invasions*, 14: 229–244.
- TOBIN P.C., BAI B.B., EGGEN D.A., LEONARD D.S. 2012. The ecology, geopolitics, and economics of managing *Lymantria dispar* in the United States. *International Journal of Pest Management*, 58: 195–210.
- TURČÁNI M., NOVOTNÝ J., ZÚBRİK M., MCMANUS M.L., PILARSKA D., MADDOX J. 2001. The role of biotic factors in gypsy moth population dynamics in Slovakia: present knowledge. In: Liebhold, A.M., McManus, M.L. (eds.): *Proceedings: Integrated management and dynamics of forest defoliating insects*. Victoria, British Columbia, Canada, August 15–19, 1999. Newtown Square, PA, USDA Forest Service: 152–167. General Technical Report NE-277.
- WELLENSTEIN G., SCHWENKE W. 1978. *Lymantria dispar* L., Schwammspinner. In: Schwenke, W. (ed.): *Die Forstschadlinge Europas*. Vol. III. Hamburg, Parey: 335–349.
- WILLIAMS, D.W., FUESTER R.W., METTERHOUSE W.W., BALAAAM R.J., BULLOCK R.H., CHIANESE R.J., REARDON R.C. 1990. Density, size and mortality of egg masses in New Jersey populations of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental Entomology*, 19: 943–948.

- WILMOT S.H., PARKER B.L., ODELL T.M. 1993. Sampling parasitoids in host-augmented gypsy moth populations. *Journal of Applied Entomology*, 116: 62–71.
- ZÁHRADNÍK P. 2005. Úloha pesticidů v ochraně lesa. In: Kapitola, P. et al. (eds.): *Moderní metody ochrany lesa. Sborník referátů ze semináře 29. setkání lesníků tří generací. Kostelec nad Černými lesy. 24. února 2005. Zpravodaj ochrany lesa*, 11: 11–17.
- ZOLUBAS P., GEDMINAS A., SHIELDS K. 2001. Gypsy moth parasitoids in the declining outbreak in Lithuania. *Journal of Applied Entomology*, 125: 229–234.
- ZÚBRİK M. 1993. Parazitoidy jako súčasť prirodzeného bioregulačného spektra mnišky veľkohlavej *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera). *Zprávy lesnického výzkumu*, 38: 35–39.
- ZÚBRİK M., NOVOTNÝ J. 1997. Egg parasitization of *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) in Slovakia. *Biologia (Bratislava)*, 52: 343–350.
- ZÚBRİK M. 2004. Mniška veľkohlavá *Lymantria dispar* (L.) najvýznamnejší defoliátor dubín. In: Varínsky, J. (ed): *Aktuálne problémy v ochrane lesa 2004. Zborník referátov z celoslovenského seminára, ktorý sa konal 15.–16. apríla 2004 v Banskej Štiavnici. Zvolen, Lesnícky výskumný ústav*: 130–141.
- ZÚBRİK M., KALMÁROVÁ G. 2011. Toxicita vodných výluhov vybraných rastlín pre larvy mnišky veľkohlavej *Lymantria dispar* L. (Lep.:Lymantriidae). *Lesnícky časopis – Forestry Journal*, 57: 42–47.
- ZÚBRİK M., BARTAB M., PILARSKA D., GOERTZE 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.

PARASITOIDS OF *LYMANTRIA DISPAR* AND THEIR INFLUENCE ON POPULATION DYNAMICS IN THE CENTRAL EUROPE: A REVIEW

SUMMARY

The gypsy moth (*Lymantria dispar*) is one of the main defoliators of deciduous forests in Central Europe. It is characterized by extensive outbreaks at regular 6–9-year intervals.

Focus on the use of biological control in forest protection is increasing because of a preference for nearly natural approaches and limitations on the use of chemical substances in forest management. The use of parasitoids as means of biological control offers certain potential. Parasitoids are unable to prevent outbreaks, however, as they only decrease the pest's population density and, despite being relatively well known, are only used to a very small extent.

Parasitization rates vary greatly between 0% and 90%. In Central Europe, around 50 species of parasitoids of the gypsy moth have been recorded (Tab. 1, 2), a number of which also have many other hosts. Most of these species are classified in the orders Hymenoptera and Diptera. In order to map them, it is necessary to monitor all the developmental stages of *L. dispar* at regular weekly intervals. Three species of egg parasitoids are known, two of which were introduced from southern Europe in the mid-20th century: *Anastatus japonicus* (Eupelmidae) (Fig. 1) and *Ooencyrtus kuvanae* (Encyrtidae). The third species, *Gryon lymantriae* (Scelionidae), is only known from a small percentage of egg clusters. The three species generally infest around 10% of eggs in a cluster as they have short ovipositors and can reach only the top layers of egg masses.

Other species of parasitoids infect gypsy moth caterpillars and pupae. Species from 3 families predominate: Braconidae and Ichneumonidae (both from Hymenoptera) and the Tachinidae (Diptera). Depending upon stage in the outbreak cycle, the highest abundance is achieved by the following species of larval parasitoids: *Glyptapanteles liparidis* (Fig. 2), *Cotesia melanoscela*, *Parasetigena silvestris*, *Compsilura concinnata*, and *Blepharipa pratensis*. On pupae, the dipteran *Brachymeria tibialis* is recorded most frequently.

Active management of the gypsy moth in North America began shortly after its introduction, while in Central Europe it has been limited to efforts to introduce certain species of parasitoids from southern Europe and Asia. However, parasitoids of *L. dispar* are not currently used for direct control in Central Europe. In order to suppress gypsy moth population densities using parasitoids, the most advantageous method is to support native species (augmentation). Primarily by maintaining diverse biotopes, protecting intermediary hosts, and transporting species to overpopulated locations within the range (most parasitoid species are not very mobile), proliferation can be achieved for a number of parasitoids of the families Tachinidae, Braconidae, and Ichneumonidae.