

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Interakce poloparazitických rostlin s bezobratlými herbivory

Bakalářská práce

Markéta Tahadlová

Školitel: RNDr. Jakub Těšitel, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Martin Volf

České Budějovice 2015

Bakalářská práce

Tahadlová M. (2015) **Interakce poloparazitických rostlin s bezobratlými herbivory.** (The interactions of hemiparasitic plants with invertebrate herbivores, Bc. Thesis, in Czech) – 43 pp. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

This study examines interactions of hemiparasitic plants with invertebrate herbivores and compares the influence of plant traits on the herbivory rate between hemiparasitic plants and legumes, forbs and graminoids as their potential hosts. Leaf morphology and tannin content were measured.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 20.4. 2015

Markéta Tahadlová

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Jakobovi za jeho odbornou pomoc při tvorbě této práce a také za jeho trpělivost a věcné připomínky. Dále bych ráda poděkovala paní Bočkové, Klementové a panu Štěrbovi za poskytnutí azylu při chemických analýzách. A konečně lidem, bez kterých bych zde nestudovala. Děkuji svému konzultantovi Martinovi, který mě na Jihočeskou Univerzitu přivedl a který mi je vědeckým vzorem a inspirací, děkuji své rodině za umožnění studia a přátelům, zkrátka všem kteří mě podpořili.

Obsah

1 Úvod

1.1 Vztah rostlin a herbivorního hmyzu.....	3
1.2 Způsob získávání potravy.....	4
1.3 Obranné mechanismy rostlin proti herbivornímu hmyzu.....	4
1.3.1 Sekundární metabolity.....	4
1.4 Vliv kvality potravy na herbivory.....	6
1.5 Parazitické rostliny.....	7
1.5.1 Poloparazitické rostliny.....	7
1.5.1.1 Interakce poloparazita s hostitelskými rostlinami.....	8
1.5.1.2 Vliv poloparazita na rostlinné společenstvo.....	9
1.6 Interakce poloparazita s bezobratlými herbivory.....	10
1.7 Cíle práce.....	12

2 Metody

2.1 Zkoumané druhy rostlin.....	13
2.2 Sběr dat.....	13
2.3 Vlastnosti listů.....	14
2.4 Chemická analýza obsahu taninů.....	14
2.5 Sběr a určování hmyzu.....	15
2.6 Analýza dat.....	15

3 Výsledky

3.1 Složení rostlinného společenstva.....	16
3.2 Míra poškození listové plochy.....	17
3.3 Funkční vlastnosti listů.....	18

4 Diskuze

4.1 Míra poškození listů.....	21
4.2 Funkční vlastnosti rostlin.....	21
4.3 Sběr hmyzu.....	23

5 Závěr.....	24
---------------------	-----------

6 Použitá literatura.....	25
----------------------------------	-----------

7 Přílohy.....	34
-----------------------	-----------

1 Úvod

1.1 Vztah rostlin a herbivorního hmyzu

První rostliny kolonizovaly souš již v siluru (před zhruba 450 milony let) a svým působením přeměnily suchozemské ekosystémy natolik, že umožnily vstoupit na suchou zem i dalším skupinám organismů. Jako jedni z prvních toho využili zástupci hmyzu (Herrmann, 2011). Jejich postupná specializace a vznik nových způsobů využívání rostlin jako zdroje potravy vyústila v mohutnou druhovou radiaci hmyzu (Shoohoven *et al.*, 2005). Obě dvě skupiny se postupem času natolik diverzifikovaly, že dnes představují druhově nejbohatší skupiny organismů a herbivorie je jedním z klíčových ekologických vztahů v přírodě, který formuje podobu celých ekosystémů. Studium herbivorie je tedy významnou oblastí v rámci zjišťování původů biodiverzity a ekologických vztahů.

O tom, že herbivory ovlivňuje nejen rostlinná stavba, ale i chemie postuloval už Stahl (1888), nicméně první koevoluční teorii rostlin a hmyzu vytvořili až Ehrlich & Raven (1964), kteří tvrdí, že speciace herbivorního hmyzu je indukována vznikem a postupnou diverzifikací sekundárních metabolitů rostlin a naopak selekční tlak herbivorů nutí rostliny se diverzifikovat a speciovat. Tato teorie má zároveň mnoho příznivců i odpůrců (Shoohoven *et al.*, 2005), kteří tvrdí, že takovýto vztah může fungovat na druhové úrovni, nikoliv však na úrovni jedince, kde vlastně celý evoluční proces začíná (Shoohoven *et al.*, 2005). Tito autoři se ztotožňují s názorem, že rostliny mohou mít důležitý vliv na speciaci herbivorního hmyzu, ovšem opačný selekční vliv hmyzu na rostliny není nijak výrazný (Jermy, 1984).

Naopak příznivci této teorie argumentují, že hmyz je z důvodu své přizpůsobivosti vůči okolním podmínkám schopen do určité míry selektovat málo chemicky chráněné hostitelské rostliny (Becerra, 2007) a zároveň přežít i na silně chráněných jedincích a následně speciovat (Farrel *et al.*, 2009). To následně vede k tomu, že chemicky podobné rostliny hostí fylogeneticky příbuzné druhy hmyzu (Farrel & Mitter, 1990). Fine *et al.* (2004) ve své práci demonstrovali, že hmyz je za určitých podmínek dokonce v kombinaci s abiotickými podmínkami schopen měnit areál rozšíření celých rostlinných druhů. Dá se tedy předpokládat, že zásadními faktory vedoucími k selektivní herbivorii rostlin jsou sekundární metabolity, případně další vlastnosti rostlin, jako je morfologie listu (Volf *et al.*, 2015).

1.2 Způsob získávání potravy

Jak popsal Novotný *et al.* (2010) je výhodnější se zabývat složením společenstev z hlediska způsobu příjmu potravy gild (tedy podle funkčních skupin herbivorů), protože to usnadňuje pohlížet na důvody obrany rostlin.

Dvě nejvýznamnější gildy, co se týče poškozování rostlin, jsou herbivoři okusující listy (anglicky Leaf-chewers) a dále pak hmyz sající rostlinné šťávy (Sap-suckers)(Coley& Barone, 1996). Velkým rozdílem mezi těmito dvěma skupinami je, že listy žeroucí herbivoři jsou díky způsobu konzumace potravy mnohem více ovlivněni sekundárními metabolity rostlin než herbivoři sající mízu, která je na sekundární metabolity mnohem chudší než listy (Shoohoven *et al.*, 2005).

„Leaf-chewers“, jsou druhově nejpočetnější skupinou herbivorního hmyzu, která na rostlinách žije (Shoohoven *et al.*, 2005). V našich podmínkách jsou to zejm. larvy pilatek a motýlů a také larvy a imága (dospělci) brouků.

Druhou velice zásadní skupinou jsou tzv. „sap suckers“, kteří buněčnou hmotu nerozbíjí, ale pouze narušují svým sosákem. Jistou výhodou pro ně je to, že se nemusejí potýkat s velkým množstvím nestravitelné stavební hmoty listu a toxickými látkami. Avšak společně s menším množstvím přijatých toxinů a odpadů, přijímají často také menší množství nutričních látek. Sajícimu herbivorovi trvá podstatně delší dobu, než se ke zdroji živin dostane a než z mízy získá potřebné množství živin. Sající hmyz využívá hned několik druhů živné tekutiny, pro mnoho stejnokřídlých a mer je živnou tekutinou floémová šťáva, zatímco většina ploštic a jen někteří stejnokřídlí se živí z parenchymatických buněk, či xylémovou šťávou. Výhodou sání je, že floémová tekutina má v poměru méně allelochemikálií na množství živin, než většina ostatní tkáně, navíc sliny, vypuštěné před samotným sáním jsou schopné i některé allelochemikálie detoxikovat (Shoohoven *et al.*, 2005).

1.3 Obranné mechanismy rostlin proti herbivornímu hmyzu

Rostliny jsou jako sedentární organismy vůči většině ostatních organismů znevýhodněny neshopností pohybu. Proto si v průběhu evoluce vyvinuly obranné mechanismy, kterými se snaží odradit herbivory (Shoohoven *et al.* 2005). Tyto obranné mechanismy můžeme rozdělit mezi obrany kvalitativní a kvantitativní.

1.3.1 Sekundární metabolity

Za kvalitativní obranné mechanismy se považují sekundární metabolity rostlin, které jsou často specifické pro určitý taxon. Tyto allelochemikálie jsou deriváty z všude přítomných

prekurzorů, nejčastěji pak z acetyl-koenzymu A, aminokyselin, či šikimové kyseliny (Buchanan *et al.*, 2000; Lombarkia & Derridj, 2002; Jahodář, 2006) a patří do 5 základních skupin: alkaloidy, terpenoidy a steroidy, fenolické látky, glukosinoláty a kyanogenní látky (Shoonhoven *et al.*, 2005). Z nich nejrozšířenější alkaloidy se vyskytují až v 20% krytosemenných rostlin (Shoonhoven *et al.*, 2005). Tento druh obrany je velice účinný proti generalistickým herbivorům, tj. druhům s širokými spektry rostlinných druhů, které jsou schopny požírat. Na druhou stranu je neúčinný proti specialistům, kteří jsou schopni se na tento druh obrany dobře přizpůsobit nebo z něj dokonce těžit (Rank *et al.*, 1998).

Chemické složení rostliny nezávisí jen na příslušnosti k druhu, ale i na jednotlivých individuích, jejichž chemické složení se signifikatně mění s prostředím výskytu (Dyer & Coley, 2001). Tento fakt poukazuje na velkou schopnost fytofágů se přizpůsobovat nejen v rámci rostlinných druhů, ale i jedinců (Karban, 1992). Koncentrace sekundárních metabolitů se nicméně neliší pouze mezi druhy nebo jedinci, ale i mezi jednotlivými orgány (Shoonhoven *et al.*, 2005). Nejvyšší koncentrace obraných látek přirozeně obsahují například listy a některé druhy plodů, které mají největší vliv na fitness rostliny (Van Dam *et al.*, 1996). Navíc mladá pletiva, která jsou měkká a mají lepší nutriční hodnotu, bývají lépe chráněná sekundárními metabolity než pletiva plně vyvinutá. A tomu se přizpůsobili i hmyzí herbivoři, kteří kladou při výběru hostitelských rostlin velký důraz na množství těchto látek. Například hálkující mšice si vybírají ty listy, kde je koncentrace fenolických látek nejnižší (Zucker, 1982). Gradient chemické koncentrace se vyskytuje i v rámci jednotlivých rostlinných orgánů. Což může být dobrá strategie například vůči novorozeným larvám, jejichž první potravou je listová epidermis (Shoonhoven *et al.*, 2005).

Neméně důležité jsou i nízkomolekulární, často aromatické látky odpařované z rostlin. Díky své taxonové specifičnosti jsou pro hmyz tyto látky zásadní nejen z hlediska atraktance k žíru nebo rozpoznání hostitelské rostliny (Visser & Ave 1978), ale i z hlediska predace nebo parazitace (Turlings *et al.*, 1995). Látky kvantitativní obrany jsou pro herbivory odrazující především svým množstvím v kombinaci se špatnou stravitelností pro živočichy. Mezi tyto sloučeniny patří například lignin a celulóza nebo epikutikulární vosky. Funkcí těchto látek je, že vyztužují rostlinná pletiva a ztěžují tak požívání a trávení herbivorům (Shoonhoven *et al.*, 2005). Také sem můžeme zahrnout taniny, které snižují stravitelnost potravy a efektivitu její konverze na tělu prospěšné látky (Roslin & Salminen, 2008). Stejně významné jsou i trichomy, které mohou obsahovat allelochemikálie, zároveň však znesnadňují žír hmyzu a jeho ovipozici. Ačkoliv kvantitativní obrana nikdy zcela nezabrání žíru hmyzu, má tu výhodu, že je těžší se na ni přizpůsobit a funguje i proti specializovaným herbivorům (Feeny, 1970).

1.4 Vliv kvality potravy na herbivory

Kromě obranných mechanismů rostlin je pro herbivory zcela zásadní kvalita rostlinných pletiv. Ti jsou totiž schopni využít jen část (40-50%) potravy kvůli odlišnému zastoupení jednotlivých prvků v rostlinách (zejména uhlíkaté sloučeniny a voda) a živočiších (zejména dusíkaté sloučeniny a voda) (Schoonhoven *et al.*, 2005) a tak jsou znevýhodněni například vůči predátorům, u kterých se úspěšnost stravení potravy pohybuje okolo 80% (Slansky & Scriber, 1985). Zatímco rostliny jsou tvořeny zejména sacharidy, živočichové jsou tvořeni zejména dusíkatými látkami-bílkovinami. Herbivoři jsou proto znevýhodněni poměrně nízkým obsahem dusíkatých látek a musí přijmát daleko více potravy, (Murakami *et al.*, 2005).

Na vodu a dusík jsou bohaté především mladé, rychle rostoucí listy (Murakami *et al.*, 2005). Avšak s postupem roku u dospívajících listů tyto látky ubývají, listy začínají tuhnout a získávají lepší kvantitativní obranu. U některých druhů hmyzu proto můžeme pozorovat vyšší populační hustoty na začátku sezóny, kdy je listí mladé, protože tužší strava v létě s sebou přináší pomalejší růst a zároveň i větší pravděpodobnost predace, které je dlouho se krmící herbivor vystaven. Nicméně během sezony se výrazně snižuje i obsah chemických obranných látek v rostlinných tkáních a tak se herbivorovi může naopak lépe dařit na starších listech (Meyer & Montgomery, 1987). Důkazem toho jsou někteří herbivoři, kteří jsou schopni si vytvářet úkryty, aby co nejvíce zefektivnili krmení na dospělých listech a zmenšili pravděpodobnost predace (Coley *et al.*, 2006). Jak už bylo výše zmíněno, specializovaní herbivoři dokáží poměrně efektivně využívat sekundárních metabolitů živné rostliny pro vlastní obranu před predátory (Pasteels *et al.*, 1983). Specialista tedy není zásadně omezen sekundárními metabolity a potrava se pro něj stává stravitelnější, což může mít za následek rychlejší růst a menší riziko predace (Rank *et al.*, 1998). Dalším neméně důležitým faktorem, zvýhodňujícím specialisty před generalisty je schopnost rychlejšího výběru vhodné potravy (Bernays, 1998). Specializace tedy může být dobrou životní strategií, ale co se na první pohled zdá výhodné, může mít i svá úskalí, například pokud je specialista vystaven nedostatku potravy, na kterou se specializoval (Bernays, 1997).

Kromě obranných vlastností rostlin má na strukturu společenstev herbivorního hmyzu značný vliv složení rostlinného společenstva, které je hostí. Zejména pak pokud se na malém území vyskytuje velké množství druhů s různými funkčními vlastnostmi, jako je tomu u temperátních květnatých luk (Wilson *et al.*, 2012). Taková společenstva rostlin, často hostí stejně bohatá společenstva hmyzu, obsahující často vzácné a ohrožené druhy (Tscharrntke *et al.*, 2002). Vlivem kulturního prostředí docházelo v minulých letech k převodům takových

luk na intenzivní pícninářské porosty, které jsou hnojené a kosené několikrát do roka, nebo dokonce ornou půdu, čímž došlo zároveň ke ztrátě druhově bohatých lokalit. V současné době je snaha o znovuobnovení druhově bohatých travnatých luk, této snaze přispívá snaha lépe porozumět funkčním vlastnostem těchto území a nacházení nových, efektivnějších metod jejich obnovy (Pywell *et al.* 2004). Jedním z účinných nástrojů ekologické obnovy se jeví kořenoví poloparaziti, specializovaná funkční skupina rostlin, která může významně přispívat k fungování travinných společenstev (Cameron *et al.* 2005, Press & Phoenix 2005).

1.5 Parazitické rostliny

Parazitické organismy jsou částečně nebo úplně závislé na svých hostitelích a mají často zásadní vliv nejen svého hostitele, ale i na celá rostlinná společenstva. Parasitismus jako takový se u krytosemenných rostlin nezávisle vyvinul minimálně v jedenácti liniích během evoluce (Barkman *et al.*, 2007).

Parazitické rostliny jsou typické svými přichytnými orgány – haustorii (Riopel & Timko, 1995). Tyto orgány jim dovolují napadat hostitelské tkáně a získávat z nich floémové či xylémové šťávy a tak dopravit do svého organismu nejen velké množství vody (Ehleringer & Marshall, 1995), ale i minerály a organické sloučeniny (Hibberd & Jeschke, 2001, Jiang *et al.*, 2005). Tato schopnost má přirozeně veliký vliv fyziologii rostliny a její chemické složení (Stewart & Press, 1990).

Tyto parazitické rostliny můžeme dělit podle jejich způsobu parazitace na hostiteli a to buď podle jejich schopnosti autotrofie na holoparazity a poloparazity (Irving & Cameron, 2009), či podle způsobu přichycení na hostitele na kořenové a stonkové. (Barham, 2010; Těšitel, 2011).

1.5.1 Poloparazitické rostliny

Poloparazitické rostliny jsou díky vlastní fotosyntéze a částečné schopnosti získávání živin z půdy méně závislé na hostiteli, ovšem i tak získávají z xylému hostitele prakticky veškerou vodu a minerální látky a část organického uhlíku od hostitele (Ehleringer & Marshall, 1995; Těšitel *et al.* 2010). Tyto látky jsou pak na základně gradientu vodního potenciálu dopraveny až do poloparazita, který má negativnější vodní potenciál než hostitel díky obvykle vyšší transpiraci (Press *et al.*, 1988) a také díky kumulaci osmoticky aktivních látek, zejm. cukerných alkoholů (Irving & Cameron, 2005). Většina kořenových poloparazitických druhů pochází z čeledi Orobanchaceae, jedné ze dvou největších skupin parazitických krytosemenných (spolu se řádem Santalales).

1.5.1.1 Interakce poloparazita a hostitelské rostliny

Kořenoví poloparaziti nebývají zásadně hostitelsky specifictí (Press, 1998) a dokonce jsou schopné být v jeden moment napojeny až na několik různých hostitelských druhů. Nicméně i přes zdánlivou benevolenci výběru druhů při napadání okolních rostlin, jsou v okolí vyskytující se jedinci diskriminováni na „lepší“ hostitele a ty jsou jakýmsi užším výběrem parazita. Více parazitované jsou druhy, které mají přínosné vlastnosti pro růst poloparazitů, mezi takové patří například druhy bohatší na obsah dusíku (Seel & Press, 1993), rostliny, které mají snadno napadnutelný kořenový systém (Kelly *et al.*, 1988), ale také rostliny, které mají dlouhou vegetační dobu a tak mohou být dlouhodobějším zdrojem živin (Kelly *et al.*, 1988). Při výběru hostitele může též jako artefakt preference působit větší abundance jednoho druhu na malé škále (Press & Phoenix, 2004).

Parazit může svého hostitele ovlivňovat celou řadou efektů a to jak přímo tak nepřímo. Díky schopnosti odebrání až 20% hostitelem získaných živin (Jiang *et al.*, 2003; Hibberd *et al.*, 1999) má poloparazit negativní vliv na růst hostitelské rostliny. Dalším přímým efektem je redukce hostitelovy fotosyntézy a tak menší míra vázaného CO₂ (Cameron *et al.*, 2005). Míra odebíraných živin souvisí s úspěšností parazitace, ale také s citlivostí hostitelského druhu. Například u několika poloparazitických Orobanchaceae rostlin Seel *et al.* (1993) prokázali, že dvouděložné byliny nebývají jejich přítomností nijak zásadně ovlivněny, opačně jsou na tom pakrostliny z čeledi Fabaceae a trávy, které jsou těmito poloparazity více preferované funkční skupiny a zároveň také více citlivé na jejich parazitaci (Cameron & Seel, 2007). Zásadní vliv na poloparazitickou interakci mají abiotické podmínky (zejm. dostupnost minerálních živin a vody v půdě), které ovlivňují růst polparazitů, jejich hostitelů a kompetiční rovnováhu mezi nimi (Těšitel *et al.* 2015). Velmi důležitou roli hraje též stáří hostitelské rostliny v okamžiku parazitace. Mladé rostliny hůře snášejí poškození poloparazitem, zejména z důvodu nevytvoření si dostatečného zásobníku živin, navíc stejně znevýhodněn je i poloparazit, protože mladá rostlina není tak účinným živinovým zdrojem (Press & Phoenix, 2005).

Zásadním aspektem, který ovlivňuje parazitovu fitness je i diverzita rostlinného společenstva. Joshi *et al.* (2000) zjistil, že pro druh poloparazita *Rhinanthus major* (*alectorolophus*) je nejvýhodnější kombinace hostitelských druhů z více funkčních skupin, nejen, že má poloparazit přísun rozmanitějšího složení živin (Marvier, 1998a), zároveň má také větší pravděpodobnost výskytu vhodnějších hostitelských druhů (Joshi *et al.*, 2000) a dá

se předpokládat, že bude chráněn proti herbivorii složitějším spektrem chemických obranných látek (Phoenix & Press, 2004).

1.5.1.2 Vliv poloparazita na rostlinné společenstvo

Jak je již výše zmíněno, snížení hostitelské fitness může zásadně posunout rovnováhu jak mezi hostiteli a poloparazity, tak mezi parazitovanými a neparazitovanými druhy, tedy může změnit rovnováhu na úrovni rostlinného společenstva. Navíc intenzivní transpirace poloparazitických rostlin, může přispívat i k vyčerpávání vody z půdy (Sala *et al.*, 2001). Na druhou stranu může poloparazitova nadměrná transpirace ochlazovat jemu blízký podrost a zmírňovat tento deficit, což ovšem zatím není nijak prokázáno (Phoenix & Press, 2004), tento fakt by mohl být taktéž velice důležitý pro zde přítomné bezobratlé herbivory, pro které je rozdíl teploty v rámci několika stupňů zásadní z hlediska jejich přežití a vývoje (Bale *et al.*, 2002), avšak ani tento vliv nebyl prozatím nijak prokázán (Phoenix & Press, 2004). Takto vzniklé mikroklima dále přispívá k tvorbě vegetační mozaiky a tak i ke zvyšování diverzity.

Parazitické druhy z čeledi Orobanchaceae také prokazatelně mění strukturu rostlinných společenstev a živinových cyklů (Gibson & Watkinson, 1992; Marvier, 1998). Přítomnost poloparazitické rostliny může snížit produktivitu rostlinného společenstva až o 70% (Westbury & Dunnet 2000), protože úbytek biomasy hostitele není stoprocentně kompenzován přírůstkem biomasy poloparazita (Davies *et al.*, 1997), proto o jejich vlivu na rostlinná společenstva není pochyb. Ovšem jaký efekt na dané společenstvo bude mít, závisí z velké části na tom, zda je preferovaná hostitelská rostlina dominantní v podrostu či nikoliv. Studie Davies *et al.* (1997), Marvier (1998a) a Westbury & Dunnet (2000) uvádějí, že druhy rodů *Rhinanthus* a *Trisphysaria* vykazují preferenci trav, které byly v podrostu dominantní. Jejich potlačením daly výše zmíněné druhy možnost proniknout do podrostu dalším funkčním skupinám rostlin, zejména dvouděložným bylinám a tak zvýšily diverzitu společenstev (Phoenix & Press, 2004).

Jako ekosystémoví inženýři mají poloparazitické rostliny tu vlastnost, že mění prostředí ve kterém se vyskytují (Jones *et al.*, 2004). Parazitické rostliny mají ve svých listech vyšší koncentrace živin než jejich hostitelé (Pate, 1995), častokrát je to dva až čtyři krát vyšší koncentrace dusíku a fosforu (Quested *et al.*, 2002, 2003 a,b), ale přebírají i důležité stopové prvky jako draslík, hořčík, či sodík, jejichž množství se ani po odumření rostliny příliš nesnižuje (Quested *et al.*, 2003b). Díky snadno rozložitelnému opadu tak poskytují velice přístupný zdroj živin pro ostatní blízce přítomné rostlinné druhy a tak prokazatelně zvyšují jejich růst a produkci semen (Quested *et al.*, 2003a), obzvláště pak klonálně se množící *Bartsia*

alpina, která tak může šířit opad i v daleko rozsáhlejší měřítku (Nilsson & Svensson, 1997). Pro svůj vysoký obsah živin v pletivech, zejména vysokému N:C poměru a vody, mohou být poloparazitické rostliny atraktivním zdrojem potravy pro herbivorní hmyz nebo naopak díky své schopnosti potlačovat hostitele, ovlivňovat společenstva herbivorního hmyzu.

1.6 Interakce poloparazitických rostlin s bezobratlými herbivory

Tento vliv můžeme rozdělit na přímý a nepřímý. Přímý vliv vzniká tím, že se herbivor na poloparazitovi živí, tedy je přímo ovlivněn jeho chemickým složením, další přímá interakce je v souvislosti kompeticí o hostitele jako o zdroj živin. Nepřímý vliv je pak způsoben celkovým potlačením hostitele a snížením tak jeho atraktivityk herbivorii a opylení (Adler, 2000).

Podle Kaplana & Denna (2007) není kompetice mezi fytofágním hmyzem a poloparazitickou rostlinou způsobena jejich ekologickou podobností (stejný způsob získávání živin) nebo výskytem v ten samý čas na tom samém místě. Tento efekt je způsoben množstvím a kvalitou hostitelem poskytované potravy. Protože na rozdíl od herbivorů, sajících xylémové šťávy pracným nabodáváním stále nových míst rostlinné tkáně, jsou poloparaziti připojeni na rostlinná pletiva neustále, mají tak nad svými konkurenty dosti vysoký náskok (Bass *et al.*, 2010). Další studie Masterseet *al.* (1993) ukazuje, že interakce mezi „nadměrnými“ a „podzemními“ herbivory/poloparazity je pouze jednostranná. Odebíráním kořenových „produktů“ (zejména dusíku) je nadzemní část výrazně ošizená, čímž je rostlina dosti stresována, toto se pochopitelně odráží ve společenstvu herbivorů živících se z nadzemních částí rostliny, zejména pak gildou zvanou „leaf chewers“ protože o co méně je dusíku v listech o to více musí listové biomasy zkonsumovat a o to déle se vystavují predaci. Dále však musí být vzat do úvahy fakt, že jsou tyto vztahy ovlivněny celou další řadou faktorů – například dalšími parazity z říše Opisthokonta či kompeticí o světlo a nejsou ještě dokonale probádány (Bass *et al.*, 2010).

Bass *et al.* (2010) navíc došli ve svém výzkumu k závěru, že sdílením jednoho hostitele (v tomto případě druhu *Poa annua*) poloparazit *Rhinanthus minor* odebírá až polovinu syntetizovaných aminokyselin, které jsou důležité pro tvorbu pěny pěnodějky *Neophilaenus lineatus*. *Rhinanthus minor* je tak pravděpodobně příčinou až dvojnásobné mortality jedinců *N. lineatus* (Bass *et al.*, 2010), avšak tato mortalita může mít příčinu i v posledním svlékání, které bývá pro velké množství jedinců fatální. Opačný efekt pozorovali Ewald *et al.* (2011). Ti zkoumali tři gildy fytofágního hmyzu, konkrétně mšici, živící se floémovou šťávou – *Sitobion avenae*, na xylémové šťávě se živící pěnodějku *N. lineatus* a saranči mechanicky

požírající listy *Chortippus brunneus*, všechny ve vztahu k trávě *Holcus lanatus* a poloparazitovi *R. minor*. Zjistili, že zatímco *C. brunneus* není nijak průkazně ovlivněná přítomností poloparazita, abundace *S. aveane* a *N. lineatu* je dokonce pozitivně korelována s jeho přítomností (ačkoli váhový přírůstek *N. lineatus* byl větší na hostitelské rostlině bez přítomnosti poloparazita). To ukazuje, že pouhý fakt samotného připojení se poloparazita na hostitelskou rostlinu není jediným faktorem důležitým z hlediska interakce mezi poloparazitem a hmyzem. Ewald *et al.* (2011) odůvodňují skutečnost vyšší abundace pěnodějek a mšic možným zakoncentrováním pro hmyz důležitých látek (jako jsou právě aminokyseliny) z důvodu úbytku vody. Nicméně tato práce jako jedna z mála potvrzuje pozitivní korelaci mezi sdílením hostitelské rostliny zároveň poloparazitem a hmyzem. Podle dostupných informací tak může poloparazit ovlivňovat výskyt hmyzu na hostitelské rostlině jak negativně, tak pozitivně.

Pokud tedy srovnáme poloparazita se stresovanou hostitelskou rostlinu, která je ze všech stran ochuzována o živiny, dojdeme k závěru, že žít se na poloparazitické rostlině musí být výhodnější. Ovšem na druhou stranu, to, co je ještě úživné pro poloparazita, už nemusí být výživné pro jeho herbivory a pokud budou brány v úvahu navíc ještě obranné látky hostitelské rostliny, můžeme v podstatě dojít k závěru, že takovýto jedinec nemusí být pro herbivory atraktivní (Schädler *et al.*, 2005; Barham, 2010; Rowntree *et al.*, 2014).

O tom, že jsou poloparazitické druhy schopny přebírat i chemickou obranu proti herbivorii a tak ovlivnit palatabilitu svých vlastních tkání, svědčí poloparazitický rod *Castilleja*. Ta na základě přenosu alkaloidů z hostitelské *Lupinus* znepríjemňuje herbivorům konzumaci ze svých pletiv (Marvier, 1998; Adler, 2000, 2002, 2003). Nebývá výjimkou, že si poloparazit zajistí vícero hostitelů, kteří samozřejmě dost často nejsou jednoho druhu. Díky tomu je chráněn před širším spektrem fytofágů (Barham, 2010). Nicméně Rowntree *et al.* (2014) uvádějí, že díky většímu množství hostitelských rostlin z více funkčních skupin je poloparazit *R. minor* více napadán mšicí *Aphis gossypii* než je tomu v případě připojení se na jediného hostitele. Využitím více hostitelských rostlin jako zdrojů sekundárních metabolitů může být účinnou obranou proti generalistům, nicméně v případě mšic, které se živí floémovou šťávou se to jako účinná obrana jevit nemusí. Stejně důležitou roli hraje při obraně vůči herbivorii produkce vlastních sekundárních metabolitů, které je schopen například druh *Melampyrum arvense* (Schädler *et al.*, 2005).

Další důležitou gildou ovlivňující rostliny jsou opylovači. Na ty má odolnost poloparazitů vůči herbivorii vliv stejně tak jako na samotné herbivory (Strauss *et al.*, 1999). Syntéza sekundárních metabolitů způsobí, že je hostitelská rostlina vystavena trade off - není

schopna vyprodukovat takové množství květů, jako by mohla, kdyby sekundární metabolity nesyntetizovala (Strauss *et al.*, 1999). Tím se může snížit její atraktivita pro opylovače. (Strauss *et al.*, 1999). Ztráta důležitých opylovačů je však pouze zdánlivá, protože obsah sekundárních metabolitů zároveň odpuzuje herbivory, a méně napadené rostliny jsou více atraktivní pro opylovače (Adler, 2000). Tohoto trendu mohou využít poloparaziti, kteří částečně sekundární metabolity přebírají a jejichž kontinuálním odebráním tak mohou donutit svého hostitele, k vyšší produkci těchto látek tedy nižší produkci květů, pokaždé semen. Zároveň však rostou v blízkosti hostitelského jedince a konkurují si s ním o opylovače. A protože nejsou omezeni zdroji a mohou více kvést, pravděpodobně v této kompetici vyhrávají.

1.7. Cíle práce

Cílem této práce je prozkoumat vztahy mezi poloparazitickými rostlinami a herbivorním hmyzem v kontextu přirozených podmínek rostlinného společenstva. První část práce se zabývá srovnáním míry herbivorie mezi jednotlivými rostlinnými druhy. Cílem této části je zjistit, do jaké míry jsou herbivorií poškozeny poloparazitické druhy ve srovnání s neparazitickými druhy rostlin. Zjištěné mezidruhové rozdíly v poškození herbivorií jsem se pokusila vysvětlit funkčními vlastnostmi jednotlivých rostlinných druhů. V druhé části práce jsem se pokusila identifikovat druhy hmyzu, které se vyskytují na poloparazitech a konzumují jejich biomasu.

2 Metody

2.1 Zkoumané druhy rostlin

Pro svůj výzkum jsem vybrala druhy rostlin, které se běžně vyskytují v NPR Čertoryje jako subdominanty místních travinných společenstev. Porovnávala jsem u nich míru poškození herbivorií, konkrétně poškození nakousáním. Druhy rostlin byly vybrány tak, aby některé zapadaly do funkčních skupin – tzv. dvouděložné byliny, graminoidy, druhy z čeledi Fabaceae. Do čtvrté skupiny jsem pak zařadila dva druhy poloparazitických rostlin z čeledi Orobanchaceae – *Melampyrum nemorosum* a *Rhinanthus major*. Názvosloví bylo upraveno podle seznamu cévnatých rostlin květeny ČR (Danihelka *et al.* 2012).

Tab. I: Soupis cílových druhů rostlin a jejich zařazení do čeledí.

Čeleď	Druh	Čeleď	Druh
Asteraceae	<i>Centaurea jacea</i>	Lamiaceae	<i>Betonica officinalis</i>
Asteraceae	<i>Cirsium panonicum</i>	Lamiaceae	<i>Salvia pratensis</i>
Asteraceae	<i>Inula salicina</i>	Orobanchaceae	<i>Melampyrum nemorosum</i>
Dipsacaceae	<i>Knautia kitaibelii</i>	Orobanchaceae	<i>Rhinanthus major</i>
Campanulaceae	<i>Campanula glomerata</i>	Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i>
Cistaceae	<i>Helianthemum grandiflorum</i>	Plantaginaceae	<i>Plantago media</i>
Cyperaceae	<i>Carex montana</i>	Poaceae	<i>Bromus erectus</i>
Fabaceae	<i>Chamaecytisus virescens</i>	Poaceae	<i>Briza media</i>
Fabaceae	<i>Lathyrus latifolius</i>	Poaceae	<i>Elymus hispidus</i>
Fabaceae	<i>Trifolium montanum</i>	Poaceae	<i>Molinia arundinacea</i>
Fabaceae	<i>Trifolium pratense</i>	Rosaceae	<i>Potentilla alba</i>
Geraniaceae	<i>Geranium sanguineum</i>	Rosaceae	<i>Sanguisorba officinalis</i>
		Valerianaceae	<i>Valeriana stolonifera</i>

Tabulka sumarizuje pozorované druhy rostlin a jejich zařazení do čeledí.

2.2 Sběr dat

Výzkum byl prováděn od roku 2013 do roku 2014 na louce o ploše přibližně 1ha v NPR Čertoryje v CHKO Bílé Karpaty, kde byly náhodně vybírány jednotlivé plošky pro sběr dat o rozměru 0,3m x 0,3m. Zde pak byla odhadnuta pokryvnost rostlinných druhů, odebrána listová biomasa cílových druhů rostlin (Tab. 1) a zvážena váha čerstvé biomasy. Listová plocha každého druhu byla následně oskenována na plochem skeneru. V případě, že se některý druh

vyskytoval v plošce ve větším množství než bylo možné oskenovat, jsem postupovala tak, že jsem zvážila všechnu listovou biomasu druhu a následně náhodně vybrala část listů, které jsem též zvážila a dále oskenovala. Na oskenovaných snímcích jsem dopočítala plochu zkonzumovanou herbivory. Některé výhony měly zkonzumovanou celou listovou čepel, tento úkaz byl taktéž zaznamenán a započítán jako poškozená biomasa listů a to tak, že jsem zvážila chybějící množství listů, které jsem poměrem převedla na váhu jednoho listu. Dále jsem biomasu usušila při teplotě 80°C, aby nedošlo k degradaci sekundárních metabolitů a zvážila po dosušení (opět do 80°C) hmotnost suché biomasy.

2.3 Vlastnosti listů

Oskenané listy, které byly poškozeny herbivorií jsem dokreslila v programu Adobe Elements 2.0 a zároveň z nich byla spočítána v programu R plocha listů. Rekonstruované skeny byly použity též na výpočet plochy listů a z rozdílu původních a rekonstruovaných skenů byla v programu R spočítána absolutní a relativní poškozenost listů. Z těchto veličin a čerstvé a suché váhy jsme pak byli schopni vypočítat „Specific leaf area“ (SLA) – poměrem původní plochy listů a suché váhy listů a „LDMC“ - poměru suché a čerstvé váhy biomasy, které byly použity pro další statistickou analýzu. Další měřenou vlastností, která může ovlivnit míru herbivorie listů jsou trichomy (Volf et al, 2015). Ty byly měřeny na usušených listech, získaných v červenci 2014. Semikvantitativní metodou (odhady pokryvnosti s krokem 5%) jsem odhadla pokryvnost krycích trichomů z abaxiální i adaxiální strany listu a určila jestli se jedná trichomy jednoduché či větvené.

2.4 Chemická analýza obsahu taninů

Chemickou analýzu obsahu kondenzovaných taninů jsem provedla podle metodiky Volfa (2015). Do mikrozkušavky vhodné k homogenizaci jsem navážila usušenou rostlinnou biomasu v rozmezí 19-21mg a rozmělnila ji v tkáňovém homogenizátoru (5500 otáček vždy po dobu 30 sekund). U druhů s hůře homogenizovatelnou biomasou (zejména trav) jsem postup opakovala dvakrát až třikrát. K takto rozmělněným vzorkům jsem pak přidala 600μl vody a 600μl methanolu, směs jsem nejprve promíchala na třepačce a následně v ledové lázni ultrazvukem odstranila vzniklou sraženinu. Pak jsem si připravila zásobní roztok 2M HCl smícháním 16,6ml 35% HCl se 100ml deionizované vody. 25ml takto připraveného roztoku jsem smíchala s 0,5g $\text{FeNH}_4(\text{SO}_4)_2$, aby vznikl 2% roztok této soli. Pro vznik kyselého butanolu jsem smíchala 180ml 35% HCl s 20ml butanolu. Takto připravené roztoky jsem smíchala do zkumavky v objemu 6ml kyselého butanolu a 0,25ml 2% $\text{FeNH}_4(\text{SO}_4)_2$

rozpuštěného v HCl, do této směsi jsem přidala 400 μ l vzorku, směs doplnila 600 μ l methanolu na celkový objem 7,25ml a zkumavky dala vařit po dobu 50 minut. Po ochlazení jsem změřila absorbanci vzorků při 550nm a porovnála poměr obsahu těchto látek mezi jednotlivými druhy, pro srovnání poměrů mezi jednotlivými druhy jsem určila druh s nejnižší stanovenou hodnotou jako srovnávací konstantu.

2.5 Sběr a určování hmyzu

Metodou ručního sběru byl shromažďován hmyz, který prokazatelně konzumoval na poloparazitických rostlinách, odebrané housenky a kukly jsem se pokoušela dochovat, což se však ukázalo jako značně komplikované kvůli jejich vysoké mortalitě způsobené zejména parazitací hlísticemi. Z těchto důvodů jsem přikročila zároveň k jejich fotodokumentaci. Určovat druh hmyzu podle housenky, či kukly, které nejsou ničím charakteristické je však velmi obtížné. Proto jsem dané druhy určila pouze přibližně na základě informací získaných z literatury.

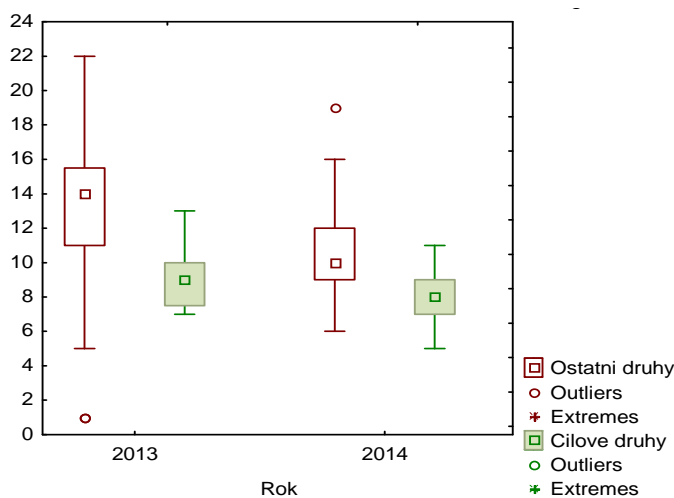
2.6 Analýza dat

Relativní i absolutní plocha poškozená herbivorií byla analyzována pomocí lineárního modelu se smíšenými efekty. Jako prediktor s pevným efektem byla použita druhová identita rostlin (kategoriální prediktor) a rekonstruovaná listová plocha v dané plošce (kontinuální prediktor). Identita plošky vystupovala v modelu jako náhodný faktor. Analýzy byly doplněny grafickým znázorněním pomocí pruhových grafů zobrazujících průměry a intervaly (průměr \pm střední chyba průměru) a minimum – maximum. Veškeré analýzy byly prováděny v programu R (R Core Team 2013).

3 Výsledky

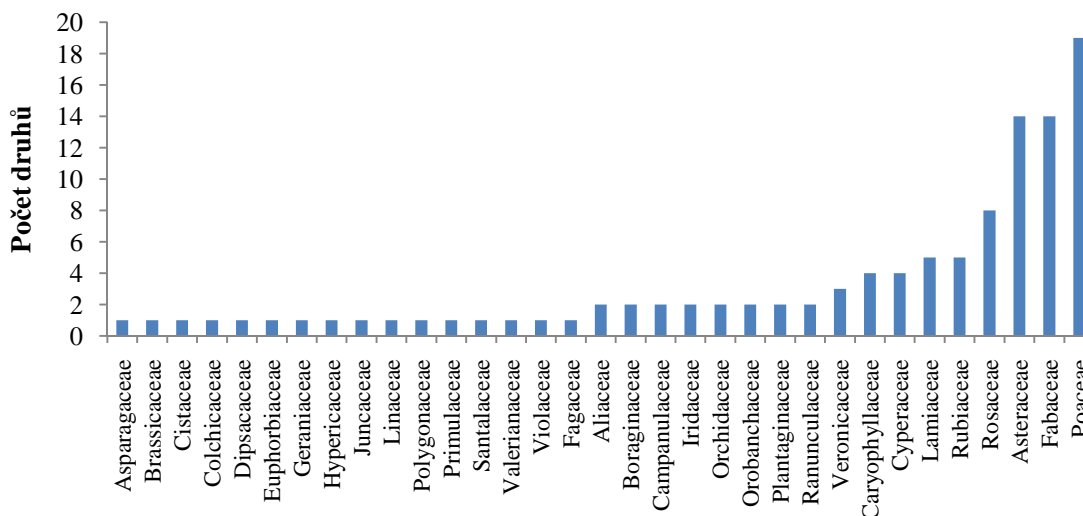
3.1 Složení rostlinného společenstva

Celkem jsem osnímkovala 43 plošek (Příloha 1) – 20 v roce 2013 a 23 v roce 2014. Na těchto ploškách jsem zaznamenala 108 rostlinných druhů (Příloha 1), cílové druhy tvořily necelých 41%. Druh *M. nemorosum* se vyskytoval ve 32% všech ploch zatímco *R. major* v 81%, společně se pak vyskytovaly ve 21% všech ploch. Množství zaznamenaných druhů převažovalo v první sezoně (téměř 52%) jak u cílových, tak ostatních druhů.



Obr. 1: Porovnání sebraného množství cílových a ostatních druhů mezi roky 2013 a 2014.

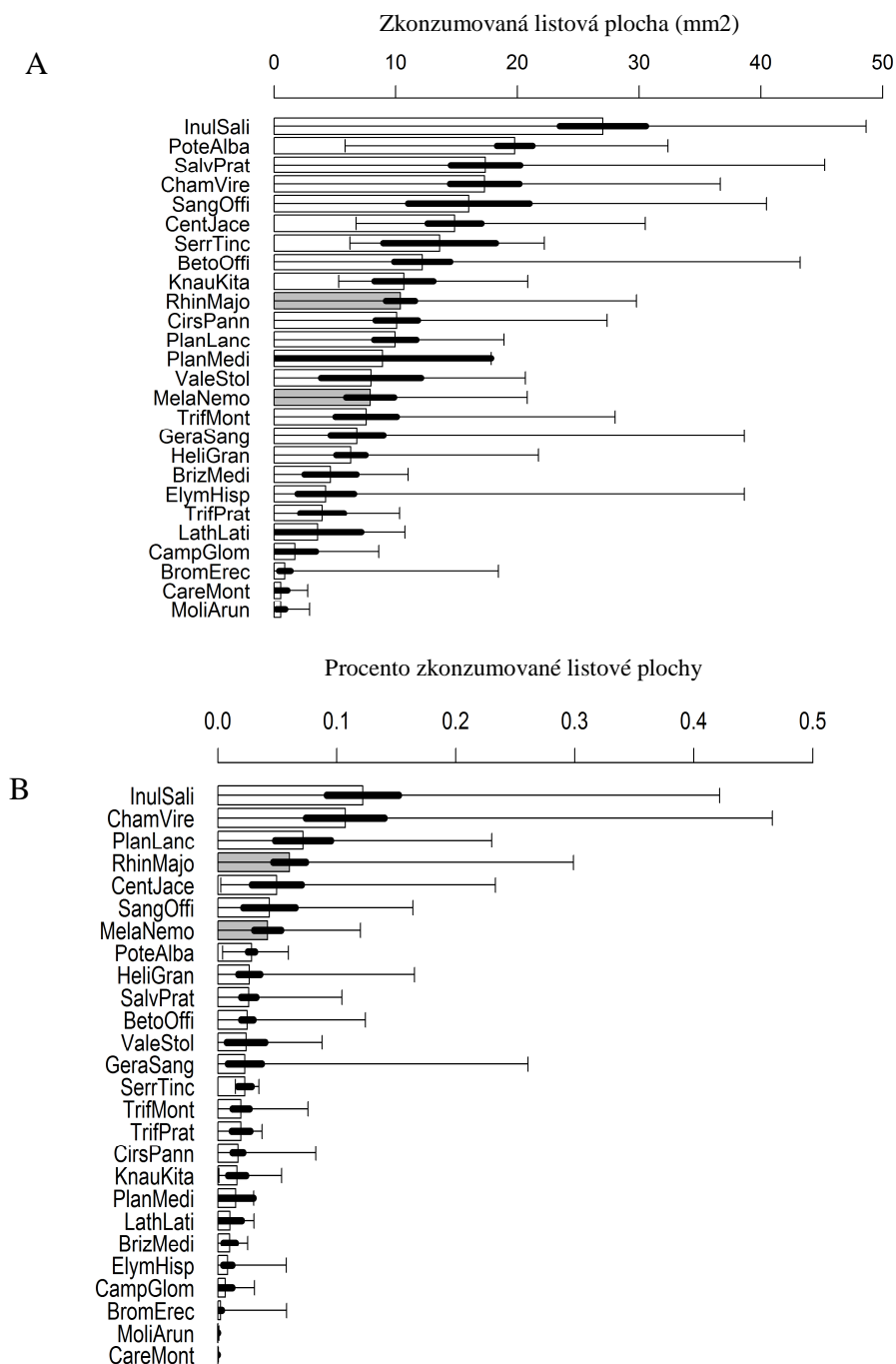
Největší zastoupení druhů bylo podle obrázku 5 z čeledí Poaceae (19 druhů), Asteraceae (14 druhů), Fabaceae (14 druhů) a Rosaceae (8 druhů).



Obr. 2: Porovnání množství druhů přítomných čeledí.

3.2 Míra poškození listové plochy

Podarilo se zjistit průkazný rozdíl v míře poškozenosti listové plochy jednotlivých cílových druhů (Obr. 3). Relativní míra poškozené plochy ukazuje, jaké procento listu rostlina ztratila, absolutní míra ukazuje, kolik hmoty zkonzumovali herbivoři a mohli jí tak přeměnit na svou fitness. V obou případech (jak absolutní tak relativní míře herbivorie) měl největší poškozenost listové plochy druh *Inula salicina*, poloparaziti byli též nadprůměrně poškozeni, zatímco nejméně konzumované druhy byly *Carex montana* a *Molinia arundinacea*.



Obr. 3: Míra poškození listů se průkazně liší jak v případě absolutního poškození (A) ($F=4,68$; $df=25;293$; $p < 0,0001$), tak v případě relativního poškození (B) ($F=14,74$; $df=25;293$; $p < 0,0001$).

3.3 Funkční vlastnosti rostlin

Zkoumané vlastnosti ukázaly výraznou mezidruhovou variabilitu. Avšak u žádné z těchto funkčních vlastností nevyšel průkazný vliv na míru poškozenosti listů (Tab. II). Nicméně N:C analýza potvrdila vysoký obsah dusíku pro druhy z čeledi Fabaceae a pro oba dva poloparazitické druhy a LDMC výpočet zase vysoký obsah vody v listech u graminoidů, který vyšel u poloparazitů průměrně.

Tab.II: Hodnoty jednotlivých funkčních vlastností pozorovaných druhů rostlin (Ab a Ad pok. znamenají pokryvnost trichomů z abaxiální a adaxiální strany).

Druh	SLA (mmg ⁻²)	LDMC (%)	N:C	Ab.pok	Ad.pok	Taniny (μgmg ⁻¹)
<i>Betonica officinalis</i>	22262,14	0,22	0,03	20	5	0,41
<i>Briza media</i>	30417,25	0,20	0,03	5	5	0,29
<i>Bromus erectus</i>	13003,96	0,32	0,03	0	0	NA
<i>Campanula glomerata</i>	32539,81	0,14	0,04	30	15	0,34
<i>Carex montana</i>	21084,58	0,36	0,03	0	10	0,36
<i>Centaurea jacea</i>	18928,82	0,24	0,03	35	20	0,25
<i>Cirsium pannonicum</i>	21668,98	0,14	0,04	20	10	0,24
<i>Elymus hispidus</i>	15541,33	0,31	0,03	0	0	0,24
<i>Geranium sanguineum</i>	21534,34	0,31	0,06	10	5	0,31
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	23816,72	0,21	0,04	15	15	0,43
<i>Chamaecytisus virescens</i>	25992,84	0,23	0,08	50	15	0,35
<i>Inula salicina</i>	19330,16	0,26	0,04	0	0	0,25
<i>Knautia kitchingii</i>	17331,60	0,18	0,02	25	25	0,27
<i>Lathyrus latifolius</i>	16036,84	0,19	0,08	0	0	0,47
<i>Melampyrum nemorosum</i>	22717,55	0,21	0,05	25	15	0,46
<i>Molinia arundinacea</i>	12878,76	0,33	0,04	0	15	0,29
<i>Plantago lanceolata</i>	17706,09	0,17	0,03	15	5	0,48
<i>Plantago media</i>	14747,93	0,24	0,04	40	20	0,44
<i>Potentilla alba</i>	19068,85	0,31	0,04	70	0	1,70
<i>Rhinanthus major</i>	22232,27	0,20	0,06	5	15	0,57
<i>Salvia pratensis</i>	26174,83	0,18	0,04	10	10	0,93
<i>Sanguisorba officinalis</i>	21641,88	0,27	0,04	0	0	0,38
<i>Serratula inctoria</i>	30429,43	0,17	NA	NA	NA	NA
<i>Trifolium montanum</i>	20602,23	0,26	0,07	20	1	0,29
<i>Trifolium pratense</i>	25989,86	0,29	0,06	10	0	0,45
<i>Valeriana stolonifera</i>	36487,30	0,12	0,04	20	5	0,29

Rešerše sekundárních metabolitů pro cílové čeledi a rody ukázala vysokou variabilitu těchto látek. Nicméně v závislosti na příslušnosti k vyššímu taxonu je vidět jejich podobnost.

Tab. III: Obsah Tab. III: Obsah sekundárních metabolitů pro rostlinné čeledi a rody (Květena ČR 2-8; Jahodář, 2012).

Čeďed'	SM-čeded'	Druh	SM - rod
Asteraceae	polysacharidy-inulin; polyacetyleny; seskviterpenické laktony; pentacyklické triterpeny - latex; silice; kávové kyseliny a jejich deriváty; alkaloidy	<i>Centaurea jacea</i>	seskviterpenické laktony - knicin, chlorohyssopyfoliny A-E; flavonoidy-apigenin, centaurein, jacein a jejich deriváty; polyacetyleny
		<i>Cirsium panonicum</i>	flavonoidy-kamferol-3-O-glukosid, kvecertin-3-O-glukosid, pignenin; fenolické kyseliny-para-kumarová, kávová, ferulová, para-hydroxybenzoová, protokatechová, vanilinová; polyacetyleny
		<i>Inula salicina</i>	seskviterpenické laktony-helenalin, alantolaktón; inulin, silice, taniny
Dipsacaceae	polyfenolové kyseliny, iridoidy	<i>Knautia kitaibelii</i>	
Campanulaceae	triterpeny-latex	<i>Campanula glomerata</i>	triterpeny-latex
Cistaceae		<i>Helianthemum grandiflorum</i>	kyselina gallová, egallová; gallotaniny; flavonoidy
Cyperaceae	chalkony, flavonoidy	<i>Carex montana</i>	
Fabaceae	alkaloidy-pyrolizidinové, chinolizidinové,benzylisochinolinové; flavonoidy, isoflavonoidy, polysacharidy, anthrachinony, aminokyseliny, lektiny	<i>Chamaecytisus virescens</i>	alkaloidy-oresin, anagyrin, cytisin, lupanin, spartein, aj.
		<i>Lathyrus latifolius</i>	neproteinové aminokyseliny-lathyrin, kanavanin; cyklitoly-bornesitol
		<i>Trifolium montanum</i> <i>Trifolium pratense</i>	flavonoidy;isoflavony; taniny; kyanogenní glykosidy

Čeľad'	SM-čeľad'	Druh	SM - rod
Geraniaceae	polyfenoly-quercetin; glykosidy; cykloterpenické silice - felandren, borneol, pinen, geraniol, citronelol, linalol, menthol, aj.; organické kyseliny - vinná, jablečná, šťavelová, citronová, jantarová; flavonoidy; gallotaniny	<i>Geranium sanguineum</i>	stejně pro čeľad' i rod
Lamiaceae	terpenové silice; iridoidy; deriváty kys. kávové; taniny, polyfenoly	<i>Betonica officinalis</i>	taniny; iridoidy; diterpenické laktony; methylbetainy
		<i>Salvia pratensis</i>	terpenoidy-thujon, selareol, α -pinen, β -pinen, linalool, borneol, cineol, myrcen, limonen, geraniol; antibakteriální diterpeny; flavonoidy-nepetin, luteolin, apigenin; antokyany
Orobanchaceae		<i>Melampyrum nemorosum</i>	iridoidní glykosidy-aukubin
		<i>Rhinanthus major</i>	iridoidní glykosidy-aukubin
Plantaginaceae	iridoidy	<i>Plantago lanceolata</i>	iridoidní glykosidy-aukubin;
		<i>Plantago media</i>	flavonoidy; fenolové kyseliny
Poaceae	kyanogenní sloučeniny; kumarinové deriváty; kyselina křemičitá; silice	<i>Bromus erectus</i>	
		<i>Briza media</i>	flavonoidy
		<i>Elymus hispidus</i>	fruktosany-triticin; inositol, saponiny
		<i>Molinia arundinacea</i>	mladá r. -kyanogenní sl.
Rosaceae	ellagotaniny; ovocné kyseliny; triterpeny, saponiny	<i>Potentilla alba</i>	kondenzované taniny
		<i>Sanguisorba officinalis</i>	Triterpenoidní pseudosaponiny; taniny
Valerianaceae	monoterpenoidní alkaloidy; uhlovodíky; ketony; iridoidní estery - valeporiáty; esterifikované glykosidy	<i>Valeriana stolonifera</i>	seskviterpenoidy - kys. valeriová, valerianol; triterpenoidní saponiny; kys. chlorogenová; flavony - liteolinové deriváty; kys. valerová, isovalerová

4 Diskuse

4.1 Míra poškození listů

Podarilo se zjistit, že se míra herbivorie průkazně liší mezi jednotlivými druhy rostlin. Poloparazitické rostliny patřily mezi druhy poměrně preferované herbivory, nicméně nepatřily k úplně nejpreferovanějším druhům. To může být částečně způsobeno tím, že jsem svá pozorování prováděla na louce hostící velké množství druhů bylin, které jsou obecně stravitelnější než trávy (Tab. II) a mají vyšší N:C poměr. Nicméně, má pozorování odhalila, že i rostliny jako *Lathyrus latifolius*, který patří do čeledi Fabaceae a tím pádem má vysoký N:C, nejsou zdaleka preferované herbivory. Za tento fakt mohou být odpovědné kyanogenní sekundární metabolity, které jsou pro herbivory odpudivé (Puustinen & Mutikainen, 2001). To znamená, že preference jednotlivých druhů rostlin k herbivorii může záviset na složitých interakcích mezi jednotlivými funkčními vlastnostmi rostlin (např. N:C poměr, obsah sekundárních metabolitů), což se velmi těžko analyzuje.

O tom, že je míra herbivorie závislá na kompozici rostlinných druhů ve společenstvu není pochyb (Tilman *et al.*, 1996; Loranger *et al.*, 2014). Proto by bylo vhodné má nynější pozorování srovnat s biotopy, kde je menší zastoupení na živiny bohatých druhů a větší zastoupení graminoidů, u jejichž konzumace herbivor stráví více času (Ibanez *et al.*, 2013). Toto kritérium splňují například obnovené louky, které se vyskytují v bezprostřední blízkosti Čertoryjí (Prach *et al.*, 2014). Na některých z nich se vyskytují i poloparaziti, takže skýtají možnost provést srovnávací studii, která by mohla ukázat větší význam poloparazitů pro herbivory. Navíc by přinesla i důležité podklady pro praktickou ochranu přírody, zejm. pro využití poloparazitů v ekologii obnovy.

Zajímavé by též bylo porovnat míru herbivorie na snímčích, kde se poloparazit vyskytuje a kde ne, aby bylo možné odhanout vliv poloparazitické rostliny na preferenci hostitelových druhů (Puustinen & Mutikainen, 2001; Bass *et al.*, 2010; Ewald *et al.*, 2011).

4.2 Funkční vlastnosti rostlin

Funkční vlastnosti rostlin nebyly schopny vysvětlit průkazné rozdíly v míře poškození listové plochy. Tento fakt může mít několik vysvětlení – jedním z nich je nekompletní dataset, který je tedy třeba doplnit. Chybějící data pro funkční vlastnosti rostlin lze snadno doplnit sběrem v následující vegetační sezóně za předpokladu nevýznamného ovlivnění funkčních vlastností aktuálními podmínkami prostředí. Za předpokladu, že ani doplněný dataset vlastností rostlin

nevysvětlí míru herbivorie, lze vyvodit, že je přizpůsobení chemické reakce rostlin na herbivorii daleko komplexnější, což se dá očekávat právě v druhově bohatých společenstvech, Pokud je daný obranný mechanismus účinný proti určitému druhu herbivora, je v druhově pestrých společenstvech pravděpodobný výskyt jiných druhů hmyzu, které budou danou formu obrany schopné překonat (Volf *et al.*, 2015). Účinnou obranu rostlin tak pravděpodobně nezajišťují jednotlivé obranné mechanismy, ale jejich společná souhra a formování jednotlivých obranných mechanismů do obranných syndromů (Agrawal *et al.*, 2006).

Dříve vzniklé experimentální studie, které na rozdíl od mé práce potvrdily vliv funkčních vlastností rostlin na míru jejich palatability (Shädler *et al.*, 2003; Pálková & Lepš, 2008), použily při samotném experimentu jen několik málo druhů rostlin a generalistických herbivorů, kteří v podstatě neměli jinou možnost, než konzumovat podané rostliny. Naopak v mé práci byla analyzována celá společenstva rostlin a vliv celé funkční skupiny herbivorů složené pravděpodobně z generalistů i specialistů. To ukazuje, že pozorování v experimentálních podmínkách nemusí postihovat celkovou variabilitu vlivu prostředí, jako mnou provedená pozorování v přírodě. Navíc v mém případě ještě může hrát roli přítomnost poloparazitických rostlin, které indukují změny druhové diverzity rostlin a tím pádem i změny diverzity herbivorních společenstev (Hartley *et al.*, 2015).

Ve své práci jsem použila pro všechna svá měření dospělé listy dle standardního protokolu pro sběr funkčních vlastností rostlin (Harguindegui *et al.* 2013), nicméně bylo patrné, že poškození herbivorií vznikla už na začátku sezony, čili na mladých listech (Ewald *et al.*, 2011). To může být také důvod proč se nepodařilo vysvětlit intenzitu herbivorie měřenými funkčními vlastnostmi. Mladé listy se od dospělých listů výrazně liší a to nejen svou velikostí. Coley *et al.* (1983) zjistili, že mladé listy jsou více okusované nezávisle na tom, jak dobře je rostlinný druh chráněn sekundárními metabolity. Ve srovnání s dospělými listy jsou juvenilní listy bohatší na živiny, ale zároveň i na fenolické sloučeniny. Také jsou zhruba o polovinu měkčí, obsahují méně vlákniny a jsou pokryty větším množstvím trichomů (Coley *et al.*, 1983). Funkční vlastnosti juvenilních listů by tak mohly představovat podstatně lepší prediktory než funkční vlastnosti listů dospělých.

Spektrum zkoumaných funkčních vlastností rostlin by bylo také vhodné rozšířit o obsah fosforu, který by mohl být zajímavým ukazatelem pro míru herbivorie (Moe *et al.*, 2005). Kromě fosforu je rozhodující i měření tuhosti listů a množství listové vlákniny, jejichž vyšší hodnoty mohou negativně ovlivňovat žír hmyzu (Coley *et al.*, 1983). Pro zjištění množství listové vlákniny lze na usušenou biomasu použít detergentovou Van Soestovu metodu (1991),

kteřá se dělí podle tvrdosti. Na nestravitelnou část vlákniny se používá NDF (neutral-detergent fiber) z rozpustného buněčného materiálu a na stanovení množství stravitelného nerozpustného buněčného materiálu - lignocelulózy, ligninu a celulózy se používá ADF (acid-detergent fiber). Tuhost listu se měřit metodou síly (N) potřebné k průrazu 5mm listu (Feeny, 1970).

Při dalším srovnání mojí práce se studii Shädler *et al.* (2003) a Pálková & Lepš (2008), jsem také došla k závěru, že by bylo vhodné na základě funkčních vlastností rostlin provést analýzu s fylogenetickou korekcí, abych zjistila jak velká část variability v datech, může být způsobená evoluční setrvačností (Šmilauer 2007).

Analýza taninů, kterou jsem provedla, se ukázala být nevhodná pro mezidruhová srovnání. Jelikož je potřeba nejprve získat potřebný standardizační marker, který je druhově specifický a na jehož základě se poté stanovuje rozdíl v množství obsahu taninů. Pro srovnání obsahu sekundárních metabolitů mezi jednotlivými rody bylo proto vhodnější přikročit k rešerši z literatury, která dokázala podchytit hlavní sekundární metabolity ve většině studovaných druhů.

4.3 Sběr hmyzu

Pro vysokou parazitaci sebraných housenek z čeledi Tortricidae se mi nepodařilo dochovat žádného jedince tedy ani stoprocentně určit druh (případně druhy). Důvodem vysoké parazitace může být pokročilost sezony, protože například druh hlístice parazitující na hmyzu z řádu rovnokřídlí - *Mermis nigrescens* klade vajíčka na rostliny koncem jara a parazitování jedinci jsou nalézáni tedy zhruba uprostřed vegetační sezony – v době, kdy jsem svůj sběr prováděla i já (Cranshaw, 2013). Proto je třeba změnit dobu sběru housenek a pokusit se o dochovy u ranějších instarů, případně zvolit jinou metodu pro získání identity druhu – například DNA barcoding, což je metoda, která zjišťuje příslušnost neznámého vzorku na základě krátké sekvence DNA, kterou pak následně páruje s již existujícím záznamem v databázi genomů (Herbert *et al.*, 2003)

Doposud jsem se zaměřovala pouze na hmyz mechanicky poškozující rostlinné orgány, proto by bylo vhodné své pozorování zaměřit i na ostatní gildy hmyzu, které mohou potenciálně interagovat s poloparazitickými rostlinami v důsledku reakce na změnu cyklu živin v ekosystému (Moe *et al.*, 2005; Hartley *et al.*, 2015). Vhodnou metodou by byl postup použitý Hartley *et al.* (2015) a to konkrétně tzv. „Vortis suction sampler“ – přístrojem na efektivní sběr hmyzu.

5 Závěr

V této práci se podařilo zjistit míru herbivorie na poloparazitických a neparazitických druzích rostlin. Poloparazitické rostliny patřily k druhům nadprůměrně preferovaným herbivory. Některé druhy s vysokým N:C poměrem nicméně byly méně preferované, než by se očekávalo, pravděpodobně z důvodu vyššího obsahu kyanogenních sloučenin.

Je třeba provést srovnávací studii mých dat na místech s rozdílným složením rostlinných druhů a zároveň porovnat zkoumané plochy, na kterých se poloparazitické druhy vyskytují s místy, kde nejsou.

Dále je vhodné, abych doplnila svůj dataset nejen o chybějící data, ale i rozšířila zkoumané vlastnosti o juvenilní listy a pokryla tak zásadní období z hlediska herbivorie. Ke zkoumaným vlastnostem listů je třeba přidat další funkční vlastnosti ovlivňující míru herbivorie, jako jsou obsah fosforu v listech, tuhost listů a množství vlákniny. Po doplnění dat je též třeba provést fylogenetickou korekci mnou zkoumaných rostlinných druhů, abych se vyhnula špatné interpretaci variability v datech.

Na základě rešerše se povedlo přibližně určit druh generalistické housenky z čeledi Tortricidae a rod muší kukly z čeledi Agromyzidae. Při dalším sběru herbivorního hmyzu na poloparazitických rostlinách bych se měla zaměřit na začátek sezony, abych se vyhnula případné parazitaci housenek. Svá pozorování bych měla rozšířit na širší spektrum funkčních skupin hmyzu, které by mohly pomoci osvětlit komplexitu reakce herbivorů na různé rostlinné vlastnosti.

6 Použitá literatura

- Adler LS (2000) Alkaloid Uptake Increases Fitness in a Hemiparasitic Plant via Reduced Herbivory and Increased Pollination. *Am Nat* 156:92–99. doi: 10.1086/303374
- Adler LS (2002) Host effects on herbivory and pollination in a hemiparasitic plant. *Ecology* 83:2700–2710. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[2700:HEOHAP]2.0.CO;2
- Adler LS (2003) Host species affects herbivory, pollination, and reproduction in experiments with parasitic *Castilleja*. *Ecology* 84: 2083-2091
- Adler LS, Karban R, Strauss SY (2001) Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination. *Ecology* 82:2032–2044. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[2032:DAIEOA]2.0.CO;2
- Agrawal, Anurag A, Fishbein M (2006) Plant defense syndromes. *Ecology* 87(7): S132-S149.
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, et al (2002) Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Glob Chang Biol* 8:1–16. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x
- Barham FD (2010) The ecological interactions of the hemiparasite *Rhinanthus minor* and its invertebrate herbivores. PhD dissertation, Department of Philosophy, University of Sussex
- Bass K a., John E a., Ewald NC, Hartley SE (2010) Insect herbivore mortality is increased by competition with a hemiparasitic plant. *Funct Ecol* 24:1228–1233. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01743.x
- Becerra JX (2007) The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:7483–7488. doi: 10.1073/pnas.0608253104
- Bernays EA (1997) Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *E Ent* 22 (1): 121-123
- Buchanan BB, Gruissen W, Jones RL (2000) Biochemistry and molecular biology of plants. Am Soc of Plant Phys, Rockville, MD
- Cameron DD, Coats AM, Seel WE (2006) Differential resistance among host and non-host species underlies the variable success of the hemi-parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Ann Bot* 98:1289–1299. doi: 10.1093/aob/mcl218
- Cameron DD, Seel WE (2007) Functional anatomy of haustoria formed by *Rhinanthus minor*: linking evidence from histology and isotope tracing. *New Phytol* 174:412–419
- Cameron DD, Geniez JM, Seel WE, Irving LJ (2008) Suppression of host photosynthesis by the parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Ann Bot* 101:573–578. doi: 10.1093/aob/mcm324

- Cameron DD, Hwangbo JK, Keith a M, et al (2005) Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its hosts : From the cell to the ecosystem. 217–229. doi: 10.1007/BF02803236
- Chrtek J jun. & Tomšovic P (1997) Květena ČR díl 5, 1nd edn, ACADEMIA, Praha
- Chrtek J jun. & Štěpánková J (2000) Květena ČR díl 6, 1nd edn, ACADEMIA, Praha
- Chrtek J ml., Kaplan Z, Štěpánková J (2010) Květena ČR díl 8, 1nd edn, ACADEMIA, Praha
- Coley PD (1983) Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. *Ecol Monogr* 53:209. doi: 10.2307/1942495
- Coley PD, Barone J a. (2001) Ecology of Defenses. *Encycl. Biodivers.* 11–21.
- Coley PD, Barone JA (1996) HERBIVORY AND PLANT DEFENSES IN TROPICAL FORESTS. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:305–335.
- Coley PD, Bateman ML, Kursar TA (2006) The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos* 115:219–228. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.14928.x
- Danihelka J, Chrtek J, Kaplan Z (2012) Checklist of vascular plants of the czech republic. *Preslia* 84:647–811.
- Davies DM, Graves JD, Elias CO, Williams PJ (1997) The impact of *Rhinanthus* spp. On sward productivity and composition: Implications for the restoration of species-rich grasslands. *Biol Conserv* 82:87–93. doi: 10.1016/S0006-3207(97)00010-4
- Dyer LA & Coley PD (2002) Tritrophic inter- actions in tropical versus temperate communities. In *Multitrophic level interactions* (ed. T. Tschardtke and B.A. Hawkins) 67–88. Cambridge University Press, Cambridge
- Ehleringer JR & Marshall JD (1995) Water relations. In *Press MC & Graves JD: Par pl* Chapman & Hall London 125-140.
- Ehrlich PR, Raven PH (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* (N Y) 18:586–608.
- Ewald NC, John E a., Hartley SE (2011) Responses of insect herbivores to sharing a host plant with a hemiparasite: Impacts on preference and performance differ with feeding guild. *Ecol Entomol* 36:596–604. doi: 10.1111/j.1365-2311.2011.01304.x
- Farrell B, Mitter C (1990) Phylogenesis of Insect/Plant Interactions: Have Phyllobrotica Leaf Beetles (Chrysomelidae) and the Lamiales Diversified in Parallel? *Evolution* (N Y) 44:1389–1403. doi: 10.2307/2409325
- Feeny P (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51:565–&. doi: 10.2307/1934037

- Feeny PP (1968) Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *J. Insect Physiol.* 14:805–817.
- Gibson CC, Watkinson AR (1989) The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78:401–406. doi: 10.1007/BF00379116
- Gibson CC, Watkinson AR (1992) The Role of the Hemiparasitic Annual *Rhinanthus-Minor* in Determining Grassland Community Structure. *Oecologia* 89:62–68.
- Harguindeguy P, Ecology S, Sciences A, et al (2013) New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 167–234.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proc Biol Sci* 270:313–321. doi: 10.1098/rspb.2002.2218
- Hibberd JM, Jeschke WD (2001) Solute flux into parasitic plants. *J Exp Bot* 52:2043–2049. doi: 10.1093/jexbot/52.363.2043
- Hibberd JM, Quick WP, Press MC, et al (1999) Solute fluxes from tobacco to the parasitic angiosperm *Orobanche cernua* and the influence of infection on host carbon and nitrogen relations. *Plant, Cell Environ* 22:937–947. doi: 10.1046/j.1365-3040.1999.00462.x
- Hrouda L & Skalický V (2003) *Květena ČR díl 2*, 2nd edn, ACADEMIA, Praha
- Hulme PE (1996) Herbivores and the performance of grassland plants a comparison of arthropd, mollusc and rodent herbivory. *J Ecol* 84:43–51.
- Ibanez S, Lavorel S, Puijalon S, Moretti M (2013) Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers. *Funct Ecol* 27:479–489. doi: 10.1111/1365-2435.12058
- Irving LJ & Cameron DD (2009) You are what you eat: interactions between root parasitic plants and their hosts. *Adv Bot Res* 50: 87-138.
- Jahodář L (2012) *Farmakobotanika*, 3rd edn, Karolinum, Praha
- Janz N (2011) Ehrlich and Raven Revisited: Mechanisms Underlying Codiversification of Plants and Enemies. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42:71–89. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145024
- Jiang F, Jeschke WD, Hartung W (2005a) Contents and flows of assimilates (mannitol and sucrose) in the hemiparasitic *Rhinanthus minor* / *Hordeum vulgare* association. *F Geob* 40: 195-203.
- Jiang F, Veselova S, Veselov D, Kudoyarova G, Jeschke WD, Hartung W (2005b) Cytokinin flows from *Hordeum vulgare* to the hemiparasite *Rhinanthus minor* and the influence of infection on host and parasite cytokinins relations. *Func Plan Biol* 32: 619-629.
- Jiang F, Jeschke WD, Hartung W (2003) Water flows in the parasitic association *Rhinanthus minor* - *Hordeum vulgare*. *J Exp*

- Joshi J, Matthies D, Schmid B (2000) Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *J Ecol* 88:634–644. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00487.x
- Karban R (1992) Plant variation: its effect on populations of herbivorous insects. In *Plant resistance to herbivores and pathogens* (ed. R.S. Fritz and E.L. Simms), 195–215. University of Chicago Press, Chicago
- Kelly C, Venable D, Zimmerer K (1988) Host specialization in *Cuscuta costaricensis*: an assessment of host use relative to host availability. *Oikos* 53:315–320.
- Kirchner J & Křísa B (2003) *Květena ČR díl 3*, 2nd edn, ACADEMIA, Praha
- Lombarkia N & Derridj S (2002) Incidence of apple fruit and leaf surface metabolites on *Cydia pomonella* oviposition. *Ent Exp App* 104: 79–86
- Loranger H, Weisser WW, Ebeling A, et al (2014) Invertebrate herbivory increases along an experimental gradient of grassland plant diversity. *Oecologia* 174:183–193. doi: 10.1007/s00442-013-2741-5
- Marvier M (1998) A mixed diet improves performance and herbivore resistance of a parasitic plant. *Ecology* 79:1272–1280. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[1272:AMDIPA]2.0.CO;2
- Meyer GA, Montgomery ME (1987) Relationships between leaf age and the food quality of cottonwood foliage for the gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Oecologia* 72:527–532. doi: 10.1007/BF00378978
- Mudrák O, Mládek J, Blažek P, et al (2014) Establishment of hemiparasitic *Rhinanthus* spp. in grassland restoration: Lessons learned from sowing experiments. *Appl Veg Sci* 17:274–287. doi: 10.1111/avsc.12073
- Murakami M, Yoshida K, Hara H, Toda MJ (2005) Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: The importance of leaf quality. *Ecol Entomol* 30:521–531. doi: 10.1111/j.0307-6946.2005.00724.x
- Naumann J, Salomo K, Der JP, et al (2013) Single-copy nuclear genes place haustorialHydnoraceae within piperales and reveal a cretaceous origin of multiple parasitic angiosperm lineages. *PLoS One* 8:e79204. doi: 10.1371/journal.pone.0079204
- Nilsson, C.H. & Svensson, B.M. (1997) Host affiliation in two subarctic hemiparasitic plants: *Bartsia alpine* and *Pedicularis lapponica*. *Ecos* 4: 80–85. doi 10.2307
- Novotny V, Miller SE, Baje L, Balagawi S, Basset Y, Cizek L, Weiblen GD (2010) Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant–herbivore food webs from a tropical forest. *J An Eco* 79(6): 1193–1203
- Pálková K, Lepš J (2008) Positive relationship between plant palatability and litter decomposition in meadow plants. *Community Ecol* 9:17–27. doi: 10.1556/ComEc.9.2008.1.3

- Pasteels JM, Rowell-Rahier M, Braekman JC, Dupont A (1983) Salicin From Host Plant As Precursor Of Salicylaldehyde In Defensive Secretion Of Chrysomeline Larvae. *Phys Ent* 8: 307-314.
- Pate JS. 1995. Mineral relationships of parasites and their hosts. In: Press, MC, Graves, JD, eds. *Par Pla* London UK: Chapman & Hall 80–102.
- Phoenix GK, Press MC (2005) Linking physiological traits to impacts on community structure and function: The role of root hemiparasitic Orobanchaceae (ex-Scrophulariaceae). *J Ecol* 93:67–78. doi: 10.1111/j.1365-2745.2004.00950.x
- Phoenix&Press, 2004 – našla Phoenix GK, Press MC. 2005. Linking physiological traits to impacts on community structure and function: the role of root hemiparasitic Orobanchaceae (ex-Scrophulariaceae). *J Eco* 93: 67–78.
- Prach K, Jongepierová I, Řehouňková K, Fajmon K (2014) Restoration of grasslands on ex-arable land using regional and commercial seed mixtures and spontaneous succession: Successional trajectories and changes in species richness. *Agric Ecosyst Environ* 182:131–136. doi: 10.1016/j.agee.2013.06.003
- Press MC, Graves JD, Stewart GR (1988) Transpiration and carbon acquisition in root hemiparasitic angiosperms. *J. Exp. Bot.* 39:1009–1014.
- Press MC, Phoenix GK (2005) Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytol* 166:737–751. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01358.x
- Pywell RF, Bullock JM, Walker KJ, et al (2004) Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *J Appl Ecol* 41:880–887. doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00940.x
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Walker, K.J., Coulson, S.J., Gregory, S.J., Stevenson, M.J., 2004. Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *J Appl.Ecol* 41, 880–887. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00940.x
- Quested HM, Cornelissen JHC, Press MC, et al (2003) Decomposition of sub-arctic plants with differing nitrogen economies: A functional role for hemiparasites. *Ecology* 84:3209–3221. doi: 10.1890/02-0426
- Quested HM, Press MC, Callaghan T V, Cornelissen JHC (2002) The hemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities. *Oecologia* 130:88–95. doi: 10.1007/s004420100780
- Rank NE, Köpf A, Julkunen-Tiitto R, Tahvanainen J (1998) Host preference and larval performance of the salicylate-using leaf beetle *Phratora vitellinae*. *Ecology* 79:618–631.
- Riopel JL & Timko MP (1995) Haustorial initiation and differentiation. *Par Pla* (eds MC Press & JD Graves) 39–79. Chapman & Hall, London.

- Roslin T, Salminen JP (2008) Specialization pays off: Contrasting effects of two types of tannins on oak specialist and generalist moth species. *Oikos* 117:1560–1568. doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16725.x
- Rowntree JK, Fisher Barham D, Stewart AJ a, Hartley SE (2014) The effect of multiple host species on a keystone parasitic plant and its aphid herbivores. *Funct Ecol* 28:829–836. doi: 10.1111/1365-2435.12281
- Rowntree JK, Zytynska SE, Frantz L, et al (2014) The genetics of indirect ecological effects-plant parasites and aphid herbivores. *Front Genet* 5:1–8. doi: 10.3389/fgene.2014.00072
- Sala A, Carey E V., Callaway RM (2001) Dwarf mistletoe affects whole-tree water relations of Douglas fir and western larch primarily through changes in leaf to sapwood ratios. *Oecologia* 126:42–52. doi: 10.1007/s004420000503
- Seel WE, Press MC (1993) Influence of the host on 3 sub-arctic annual facultative root hemiparasites. 1. Growth, mineral accumulation and aboveground dry-matter partitioning. *New Phytol* 125:131–138.
- Schädler M, Jung G, Auge H, Brandl R (2003) Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos* 1:121–132. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12659.x
- Schädler M, Roeder M, Brandl R, Matthies D (2005) Is palatability of a root-hemiparasitic plant influenced by its host species? *Oecologia* 146:227–233. doi: 10.1007/s00442-005-0192-3
- Schoonhoven LM, Loon JJ a. Van, Dicke M (2005) *Insect-Plant Biology*. 421.
- Slansky F & Scriber JM (1985) Food consumption and utilization. In *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology* (eds GA Kerkut & LI Gilbert). 4: 87- 163 Pergamon, New York
- Smejkal M, Dvořáková M, Grulich V (1995) *Květena ČR díl 4*, 1nd edn, ACADEMIA, Praha
- Stewart G R, & Press MC (1990) The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms. *Ann Rev Pl Phys Pl Mol Bio* 41: 127-151
- Stewart GR, Press MC. 1990. The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms. *Ann Rev Pl Ph Pl Mol Biology* 41: 127–151
- Strauss S & Armbruster W. (1997): Linking herbivory and pollination—new perspectives on plant and animal ecology and evolution. *Ecology* 78: 1617–1618
- Strauss SY, Siemens DH, Decher MB, Mitchell-Olds T (1999) Ecological costs of plant resistance to herbivores in the currency of pollination. *Evolution (N Y)* 53:1105–1113. doi: 10.2307/2640815
- Štěpánek J & Štěpánková J (2004) *Květena ČR díl 7*, 1nd edn, ACADEMIA, Praha

- Těšitel J, Lepš J, Vráblová M, Cameron DD (2011) The role of heterotrophic carbon acquisition by the hemiparasitic plant *Rhinanthus alectorolophus* in seedling establishment in natural communities: A physiological perspective. *New Phytol* 192:188–199. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03777.x
- Tamara T, Fisher JP, Lep J, Cameron DD (2014) Integrating ecology and physiology of root-hemiparasitic interaction : interactive effects of abiotic resources shape the interplay between parasitism and autotrophy e.
- Tilman D, Tilman D, Lehman CL, et al (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc Natl Acad Sci U S A* 94:1857–61. doi: 10.1073/pnas.94.5.1857
- Tscharntke T, Steffan-Dewenter I, Kruess A, Thies C (2002) Contribution Of Small Habitat Fragments To Conservation Of Insect Communities Of Grassland-Cropland Landscapes. *Ecol App* 12(2): 354-363.
- Turlings TCJ, Loughrin JH, McCall PJ, Rose USR, Lewis WJ, Tumlinson JH (1995) How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc Nat Ac Sci USA* 92: 4169–4174
- Van Dam NM, De Jong TJ, Iwasa Y, Kubo T (1996) Optimal distribution of defenses: are plants smart investors? *F Eco* 10: 128–36.
- Van Soest PJ, JB Robertson, BA Lewis (1991) Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J Dairy Sci.*, 74: 3583-3597.
- Visser JH & Ave DA (1978). General green leaf volatiles in the olfactory orientation of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24, 738–49.
- Volf M, Hrcék J, Julkunen-Tiitto R, Novotný V (2015) To each its own: differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *J An Eco* doi: 10.1111/1365-2656.12349
- Watson DM, Mcgregor HW, Spooner PG (2011) Hemiparasitic shrubs increase resource availability and multi-trophic diversity of eucalypt forest birds. *Funct Ecol* 25:889–899. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01839.x
- Westbury DB & Dunnett NP (2000) The effects of the presence of *Rhinanthus minor* on the composition and productivity of created swards on ex-arable land. *Asp App Biol* 58: 271-278
- Westbury DB (2004) *Rhinanthus minor* L. *J Ecol* 92:906–927. doi: 10.1111/j.0022-0477.2004.00929.x
- Westbury DB, Davies A, Woodcock BA, Dunnett NP (2006) Seeds of change: The value of using *Rhinanthus minor* in grassland restoratio. *Jour Veg Sci* 17: 435-446

Whiles MR, Charlton RE (2006) The ecological significance of tallgrass prairie arthropods. *Annu Rev Entomol* 51:387–412. doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151136

Wilson JB, Peet RK, Dengler J, Pärtel M (2012) Plant species richness: The world records. *J Veg Sci* 23:796–802. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x

Zucker WV (1982) How aphids choose leaves: the role of phenolics in host selection by a galling aphid. *Ecology* 63: 972–81.

Internetové zdroje

Cranshaw W (2013) <http://www.ext.colostate.edu/pubs/insect/05610.pdf>,

staženo 20.4. 2015, 20:40

Herrmann R, (2011) Vývoj života na Zemi, <ftp.mgo.opava.cz>, staženo 27. 10. 2011, 12: 45

Příloha 1 Soupis zaznamenaných druhů rostlin

Plocha Druh	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
<i>Agrostis capillaris</i>																					
<i>Achillea millefolium</i>	1,00					1,00					0,50				0,50						
<i>Ajuga genevensis</i>							0,50														
<i>Allium scorodoprasum</i>					0,50																
<i>Allium sp</i>															0,01						
<i>Anacamptis pyramidalis</i>																			0,50		
<i>Anthericum ramosum</i>																					
<i>Anthoxanthum odoratum</i>		2,00							0,01		0,50			0,50	0,50						
<i>Arabis hisrsuta</i>															0,50						
<i>Arrhenatherum elatius</i>	0,50										0,50	0,50		0,50				0,50		2,00	
<i>Asperula tinctoria</i>		0,50				1,00				3,00											
<i>Astragalus danicus</i>												1,00						1,00		4,00	
<i>Avenula pubescens</i>																					
<i>Betonica officinalis</i>	30,00		0,50		10,00	7,00	2,00			4,00	0,50		15,00	5,00				3,00	1,00	0,01	1,00
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0,50	1,00		1,00	3,00	1,00	0,50	3,00		0,01	5,00	2,00	0,50			12,00	1,00	2,00	1,00	0,01	
<i>Briza media</i>	1,00																				
<i>Bromus erectus</i>	8,00	5,00	1,00	10,00	5,00	15,00	10,00	30,00	5,00	2,00	5,00	5,00	3,00	0,50	0,50	1,00	10,00	5,00	20,00	20,00	
<i>Campanula glomerata</i>						3,00						2,00								0,50	
<i>Campanula persicifolia</i>																					
<i>Carex caryophyllea</i>																					
<i>Carex micheli</i>																					
<i>Carex montana</i>										50,00										20,00	
<i>Carex tomentosa</i>		1,00	2,00	1,00	0,50	5,00		5,00		0,50		0,50									
<i>Centaurea jacea</i>				0,01	6,00												3,00				
<i>Centaurea scabiosa</i>													12,00								
<i>Cerastium caespitosum</i>																					
<i>Cerastium holosteloides</i>	0,50																				
<i>Cirsium canum</i>																					
<i>Cirsium pannonicum</i>	5,00		1,00			10,00			0,01	2,00		1,00	1,00	15,00	4,00	0,01	20,00	10,00		5,00	
<i>Colchicum autumnale</i>												8,00			25,00					2,00	
<i>Crataegus sp</i>													1,00						1,00		
<i>Cruciata verna</i>	0,50	0,50	0,01	0,50	2,00	0,50	0,50			0,01		0,50	0,50		0,50	1,00	1,00	2,00	0,50	0,50	
<i>Dactylis glomerata</i>				0,01	0,50	0,50		0,50	0,01	2,00		0,50	0,50	1,00							
<i>Dianthus carthusianorum</i>						1,00															
<i>Elymus hispidus</i>			20,00				1,00	1,00	0,50		5,00	1,00	5,00	15,00	20,00	5,00	1,00	0,50	1,00		
<i>Euphorbia virgata</i>											1,00										

Plocha	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Festuca pratensis</i>			3,00									0,50				0,50				
<i>Festuca rubra</i>		1,00		2,00	5,00	1,00	5,00	1,00	2,00		1,00		0,50	0,50	1,00	0,50	0,50	2,00	1,00	
<i>Festuca rupicola</i>	0,50									2,00	5,00	2,00	2,00		2,00	5,00	0,50	0,50	1,00	1,00
<i>Filipendula vulgaris</i>	0,01	15,00		8,00		2,00	30,00	15,00	5,00	2,00	2,00	25,00	15,00			20,00	8,00	4,00	1,00	4,00
<i>Fragaria viridis</i>			0,50	8,00	2,00		8,00	2,00									0,50	0,50		
<i>Galium boreale</i>						1,00														
<i>Galium pumilum</i>																				
<i>Galium verum</i>		1,00	3,00									0,50					1,00			
<i>Genista tinctoria</i>		1,00	0,50							10,00		0,50						1,00		
<i>Geranium sanguineum</i>	7,00			8,00		0,01	20,00	0,50	0,50		40,00		0,01	5,00	15,00	30,00			0,50	
<i>Helianthemum grandiflorum</i>		8,00		5,00				1,00				5,00	1,00	3,00					0,50	0,01
<i>Holcus lanatus</i>	0,01										3,00									
<i>Hypericum perforatum</i>																				
<i>Chamaecytisus virescens</i>	8,00			3,00		20,00						8,00	3,00					10,00	5,00	
<i>Inula hirta</i>																				
<i>Inula salicina</i>					20,00	10,00	12,00	2,00	2,00	15,00	15,00				3,00					
<i>Iris graminea</i>																			0,50	
<i>Iris variegata</i>											1,00									
<i>Knautia kitaibelii</i>			4,00																	
<i>Koeleria pyramidata</i>										2,00										
<i>Lathyrus latifolius</i>						12,00														
<i>Lathyrus niger</i>				0,01																
<i>Lathyrus pratensis</i>		0,50	0,50	0,01								0,50				0,50	1,00			
<i>Leontodon hispidus</i>																				
<i>Leucanthemum vulgare</i>									0,50				0,01							
<i>Linum catharticum</i>		0,01			0,01				0,01											
<i>Lotus corniculatus</i>	0,01				2,00			0,01					0,50							
<i>Luzula campestris agg</i>																				
<i>Medicago lupulina</i>			1,00							5,00								1,00		
<i>Melampyrum nemorosum</i>		15,00	0,01		2,00	0,50								1,00					1,00	3,00
<i>Molinia arundinacea</i>			15,00			4,00				2,00										
<i>Myosotis arvensis</i>				1,00							0,01	0,50			0,50					
<i>Plantago lanceolata</i>		0,01		1,00								0,50		3,00			0,50		0,50	
<i>Plantago media</i>											2,00						5,00			
<i>Poa pratensis</i>			0,50													0,50				
<i>Poa trivialis</i>											0,50									

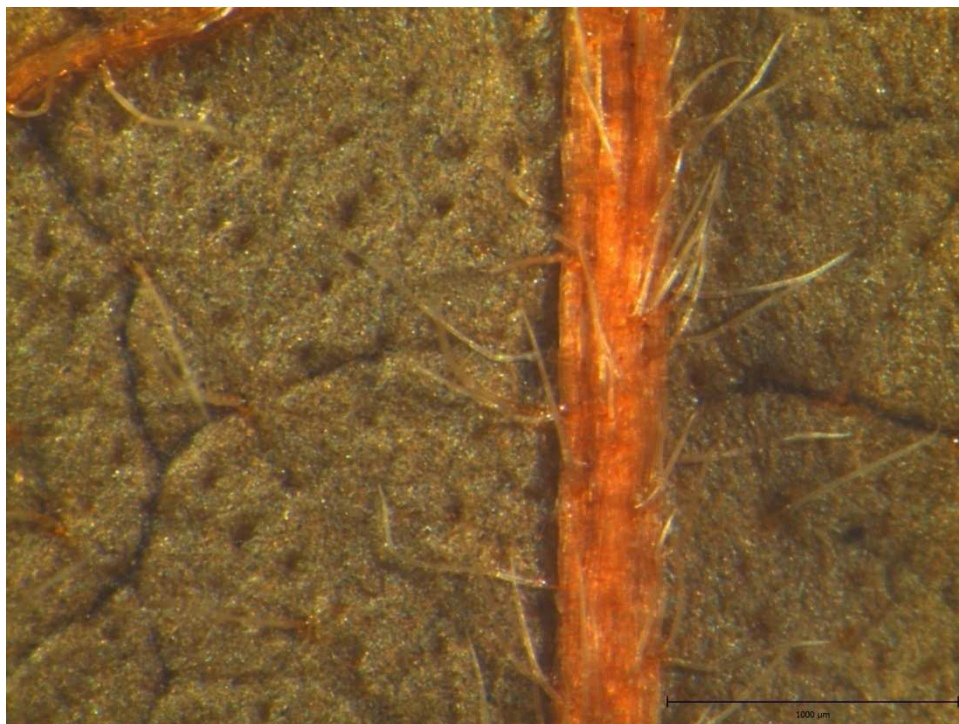
Plocha Druh	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Potentilla alba</i>	4,00	25,00					15,00	10,00	2,00			8,00	12,00	8,00	8,00			6,00	25,00	10,00
<i>Potentilla heptaphylla</i>					1,00					0,50								2,00		
<i>Primula veris</i>	5,00	3,00	8,00	2,00	3,00		5,00	3,00	5,00	0,50	1,00	1,00	1,00			0,01			2,00	2,00
<i>Prunella grandiflora</i>																				
<i>Prunella vulgaris</i>																				
<i>Pulmonaria angustifolia</i>	0,50									2,00										35,00
<i>Quercus robur</i>																				
<i>Ranunculus nemorosus</i>		0,50	1,00		0,50	0,50				2,00		0,01						0,50	5,00	
<i>Rhinanthus major</i>	2,00	1,00	4,00	3,00			5,00	5,00	2,00		5,00	3,00	2,00	1,00	7,00	1,00	6,00	1,00		
<i>Rosa gallica</i>						2,00														
<i>Rumex acetosa</i>		1,00							2,00		0,50					2,00	0,50	0,50		
<i>Salvia pratensis</i>	15,00		8,00	0,01	2,00	1,00		15,00	6,00	15,00	20,00	25,00	7,00	8,00			25,00	30,00	5,00	
<i>Sanguisorba minor</i>				0,01																
<i>Sanguisorba officinalis</i>		1,00								3,00						20,00		3,00	1,00	1,00
<i>Scorzonera hispanica</i>																				
<i>Scorzonera purpurea ssp. rosea</i>	0,50																			
<i>Serratula tinctoria</i>			3,00		1,00		8,00													
<i>Silene nutans</i>	0,01	0,01			0,50		0,01		0,50		0,50		0,50		0,50					
<i>Tanacetum corymbosum</i>												0,50			2,00					
<i>Taraxacum sp</i>																				
<i>Thalictrum simplex subsp galioides</i>				1,00		0,50		1,00		2,00									1,00	0,50
<i>Thesium linophyllon</i>																				
<i>Traunsteinera globosa</i>																	1,00			
<i>Trifolium alpestre</i>																				
<i>Trifolium montanum</i>	0,50										0,50			4,00		20,00				7,00
<i>Trifolium pratense</i>					1,00												0,50		0,01	
<i>Trifolium rubens</i>		7,00																		
<i>Trisetum flavescens</i>									0,50	0,50		0,50		0,50	0,50				0,01	
<i>Valeriana stolonifera</i>			5,00						0,50									0,50		
<i>Veronica chamaedrys</i>		3,00	0,50						0,50	1,00		0,50	0,50		1,00	0,50	0,50	0,50		0,50
<i>Veronica officinalis</i>																				
<i>Veronica teucrium</i>												0,50					3,00			
<i>Vicia angustifolia</i>															4,00					
<i>Vicia sepium</i>											2,00									
<i>Vicia tenuifolia</i>	2,00		1,00	5,00	15,00	7,00	10,00	5,00	3,00	1,00	1,00	0,50				3,00	0,50			3,00
<i>Viola hirta</i>		30,00			1,00			0,50	12,00	0,50		5,00	2,00			2,00	25,00	1,00		0,50

Plocha Druh	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
<i>Agrostis capillaris</i>																							8,00	
<i>Achillea millefolium</i>																1,00								
<i>Ajuga genevensis</i>																								
<i>Allium scorodoprasum</i>																								
<i>Allium sp</i>			0,01				0,50	0,01																
<i>Anacamptis pyramidalis</i>																								
<i>Anthericum ramosum</i>			0,50																					
<i>Anthoxanthum odoratum</i>									1,00				0,50	0,50					1,00	0,50				
<i>Arabis hirsuta</i>																								
<i>Arrhenatherum elatius</i>						1,00															0,01			
<i>Asperula tinctoria</i>	0,50				0,50		0,50	1,00	1,00												0,01			
<i>Astragalus danicus</i>					2,00				0,01															
<i>Avenula pubescens</i>												0,50												
<i>Betonica officinalis</i>		0,50		0,01			5,00	1,00		3,00			15,00	10,00				5,00		10,00	15,00		10,00	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0,01	4,00		0,50	1,00	1,00	0,50	2,00		6,00	0,50	1,00	10,00	1,00		3,00		0,50			15,00		0,50	
<i>Briza media</i>		3,00								0,50													2,00	2,00
<i>Bromus erectus</i>	15,00	15,00	0,01	25,00	40,00	20,00	25,00	5,00	2,00	5,00	5,00	25,00	25,00	3,00	3,00	10,00	6,00	3,00	5,00		3,00	5,00	15,00	
<i>Campanula glomerata</i>													1,00									0,50		
<i>Campanula persicifolia</i>														0,50										
<i>Carex caryophylla</i>		1,00					2,00											0,50						
<i>Carex micheli</i>		15,00		1,00	3,00			0,50															0,01	
<i>Carex montana</i>	5,00																	0,01		10,00	0,50			
<i>Carex tomentosa</i>							2,00		3,00									0,50	0,50	15,00	20,00			
<i>Centaurea jacea</i>		1,00	0,50					2,00						20,00	15,00		8,00					1,00		
<i>Centaurea scabiosa</i>																								
<i>Cerastium caespitosum</i>																							2,00	
<i>Cerastium holosteloides</i>																								
<i>Cirsium canum</i>														0,50										
<i>Cirsium pannonicum</i>				10,00				5,00		7,00	2,00	10,00				25,00		20,00		8,00			15,00	
<i>Colchicum autumnale</i>										5,00														
<i>Crataegus sp</i>									7,00		7,00												1,00	
<i>Cruciata verna</i>			1,00	0,50			0,50			0,01	2,00	0,01	1,00			0,50				1,00				
<i>Dactylis glomerata</i>	0,50		1,00	1,00			0,50		0,50	0,50									1,00			2,00		
<i>Dianthus carthusianorum</i>																		0,01						
<i>Elymus hispidus</i>			3,00			0,50				4,00									0,01					
<i>Euphorbia virgata</i>		1,00								0,50														

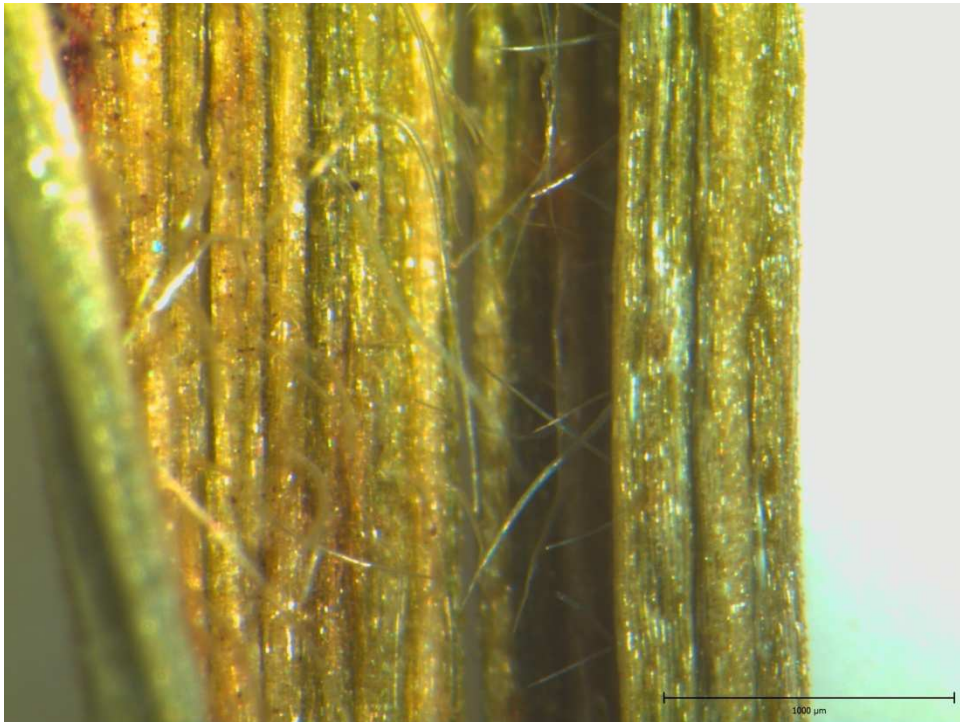
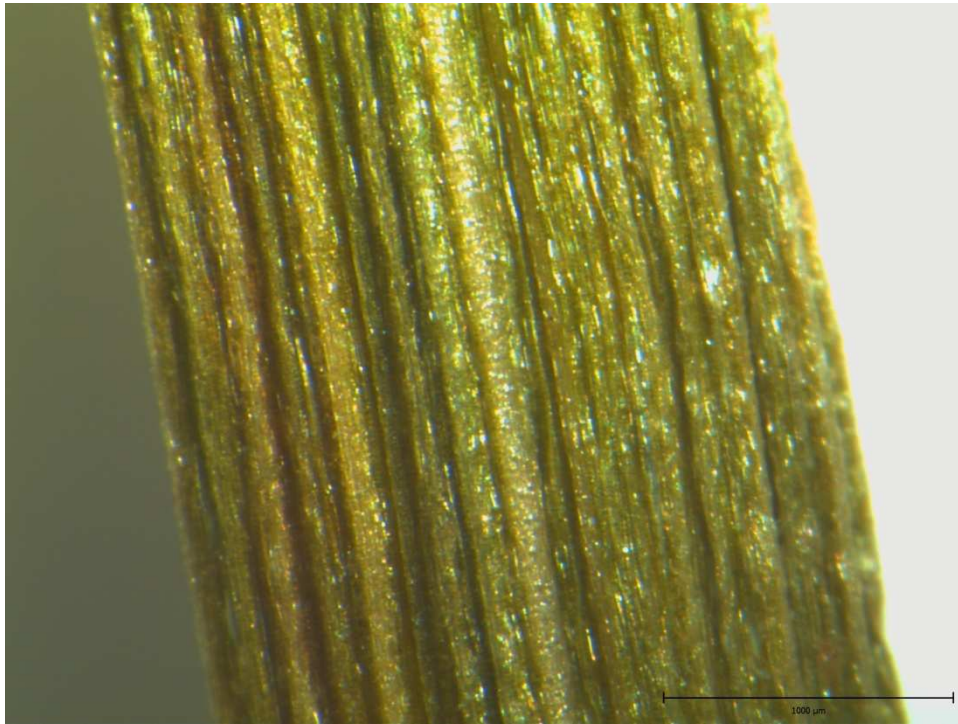
Plocha Druh	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
<i>Festuca pratensis</i>							0,01			0,50													
<i>Festuca rubra</i>	1,00		1,00	0,50		0,50	0,50	2,00		2,00	2,00		0,01	0,50	2,00	3,00	5,00				5,00	2,00	2,00
<i>Festuca rupicola</i>				0,50		1,00	0,01				2,00									0,50			
<i>Filipendula vulgaris</i>	0,01	5,00	1,00	15,00	5,00	12,00		5,00	12,00	15,00	10,00	1,00	8,00	5,00	2,00	10,00	5,00	0,50	1,00	0,50	2,00	2,00	15,00
<i>Fragaria viridis</i>																	15,00			0,50			
<i>Galium boreale</i>																							
<i>Galium pumilum</i>						0,01	0,01	0,50					1,00										
<i>Galium verum</i>																							
<i>Genista tinctoria</i>	3,00	1,00				0,50																	
<i>Geranium sanguineum</i>		15,00		7,00		1,00	1,00								3,00	20,00							10,00
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	8,00				2,00			15,00	1,00	0,50	5,00	15,00	0,01	10,00	5,00	5,00		2,00	10,00		1,00	5,00	
<i>Holcus lanatus</i>																							
<i>Hypericum perforatum</i>										5,00													
<i>Chamaecytisus virescens</i>		7,00		0,50		0,50	3,00	4,00				7,00											
<i>Inula hirta</i>							1,00						1,00										
<i>Inula salicina</i>					5,00	7,00	5,00	4,00	5,00		20,00					5,00	25,00		8,00				
<i>Iris graminea</i>																							
<i>Iris variegata</i>																							
<i>Knautia kitaibelii</i>			7,00				2,00		5,00		10,00												
<i>Koeleria pyramidata</i>																							
<i>Lathyrus latifolius</i>					2,00						0,50												
<i>Lathyrus niger</i>																							
<i>Lathyrus pratensis</i>						1,00				1,00													
<i>Leontodon hispidus</i>												15,00	10,00	2,00	20,00					0,50		3,00	
<i>Leucanthemum vulgare</i>																							
<i>Linum catharticum</i>							0,01	1,00						0,50									
<i>Lotus corniculatus</i>		0,50		0,50																			3,00
<i>Luzula campestris agg</i>			0,01											0,50	0,01								
<i>Medicago lupulina</i>					0,01	3,00												2,00					
<i>Melampyrum nemorosum</i>					5,00	10,00						15,00				5,00				20,00	0,50		
<i>Molinia arundinacea</i>			70						4,00							5,00	3,00	3,00		15,00			
<i>Myosotis arvensis</i>			0,01							0,50													
<i>Plantago lanceolata</i>		0,50						0,50				0,50		5,00					1,00		0,01	0,50	
<i>Plantago media</i>										7,00										3,00			
<i>Poa pratensis</i>						0,01																	
<i>Poa trivialis</i>																							

Plocha Druh	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
<i>Potentilla alba</i>			5,00					10,00	7,00	20,00		20,00	35,00	25,00	30,00	20,00	20,00	10,00		25,00	30,00	15,00	10,00
<i>Potentilla heptaphylla</i>							1,00																
<i>Primula veris</i>							0,50		2,00	1,00		5,00	10,00	5,00		15,00	15,00			25,00	25,00	15,00	
<i>Prunella grandiflora</i>	1,00									50,00													
<i>Prunella vulgaris</i>																4,00							
<i>Pulmonaria angustifolia</i>													2,00						10,00				3,00
<i>Quercus robur</i>																						5,00	
<i>Ranunculus nemorosus</i>		1,00	0,50		2,00		0,50						10,00	0,01				0,50	2,00				
<i>Rhinanthus major</i>	20,00	1,00	0,50	5,00	1,00	3,00	15,00	5,00	5,00	20,00	5,00	0,01	1,00	0,50	15,00		5,00	0,50	15,00		0,50	0,50	
<i>Rosa gallica</i>												0,50					0,01						
<i>Rumex acetosa</i>			0,50																			0,50	
<i>Salvia pratensis</i>							4,00	10,00			15,00			1,00			10,00	15,00	20,00	15,00			
<i>Sanguisorba minor</i>																							
<i>Sanguisorba officinalis</i>																		15,00					
<i>Scorzonera hispanica</i>												1,00	3,00								1,00		
<i>Scorzonera purpurea ssp. rosea</i>																							
<i>Serratula tinctoria</i>																							
<i>Silene nutans</i>																							
<i>Tanacetum corymbosum</i>																							
<i>Taraxacum sp</i>							1,00						0,50								0,01		
<i>Thalictrum simplex subsp galioides</i>		0,01			0,50				0,01	2,00							0,50	0,50					
<i>Thesium linophyllum</i>	1,00							5,00															
<i>Traunsteinera globosa</i>																							
<i>Trifolium alpestre</i>												2,00						10,00					5,00
<i>Trifolium montanum</i>	8,00		2,00	1,00			1,00								3,00				0,50			0,50	
<i>Trifolium pratense</i>				0,01																		2,00	
<i>Trifolium rubens</i>												1,00			2,00								
<i>Trisetum flavescens</i>			0,50	0,01			0,50				0,50										3,00		
<i>Valeriana stolonifera</i>			0,50																15,00				
<i>Veronica chamaedrys</i>								0,50	0,01	3,00		0,01											
<i>Veronica officinalis</i>														3,00									
<i>Veronica teucrium</i>																							
<i>Vicia angustifolia</i>																						40,00	
<i>Vicia sepium</i>																							
<i>Vicia tenuifolia</i>				6,00	3,00		5,00	15,00	1,00	8,00	3,00					5,00	10,00			3,00		0,50	
<i>Viola hirta</i>	0,50	0,50		1,00				12,00		1,00	10,00	20,00				5,00		5,00	25,00		10,00	0,01	

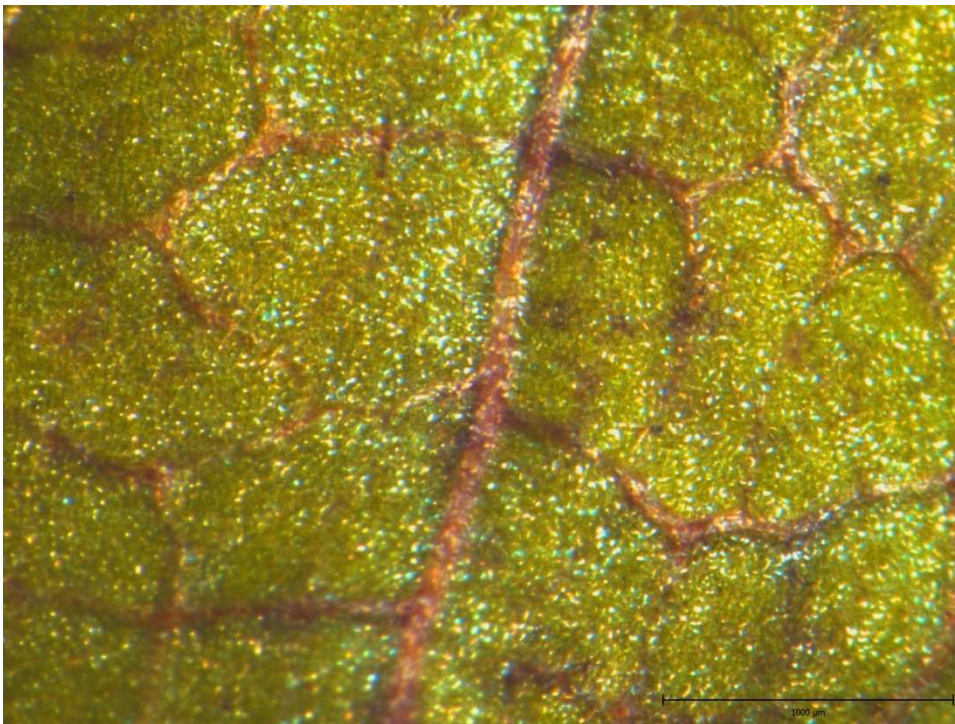
Příloha 2: Ukázka fotografií pořízených při měření trichomů



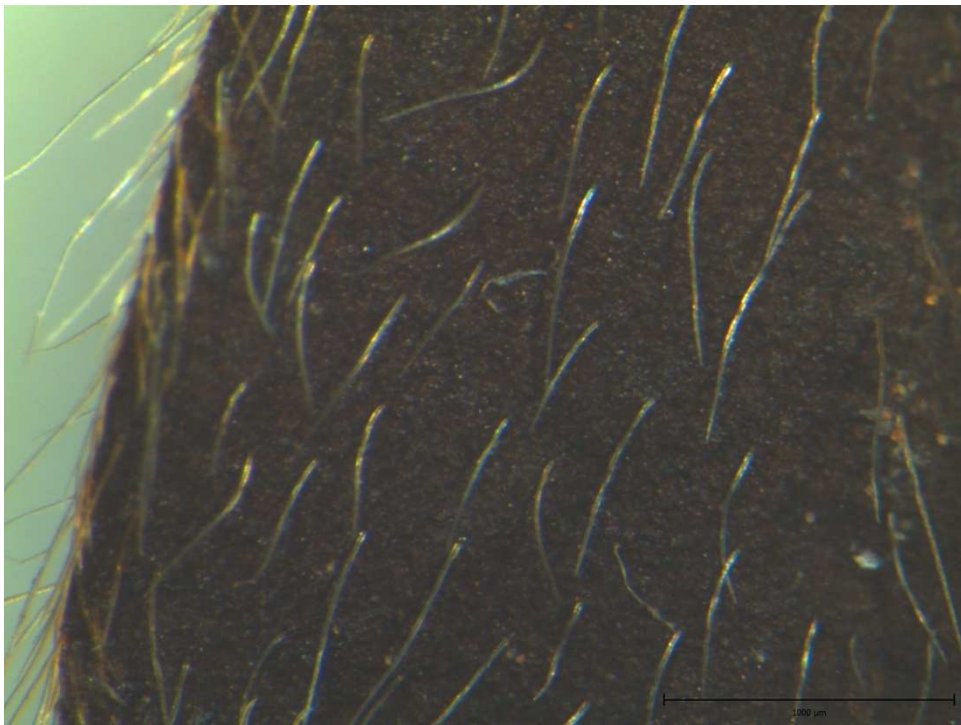
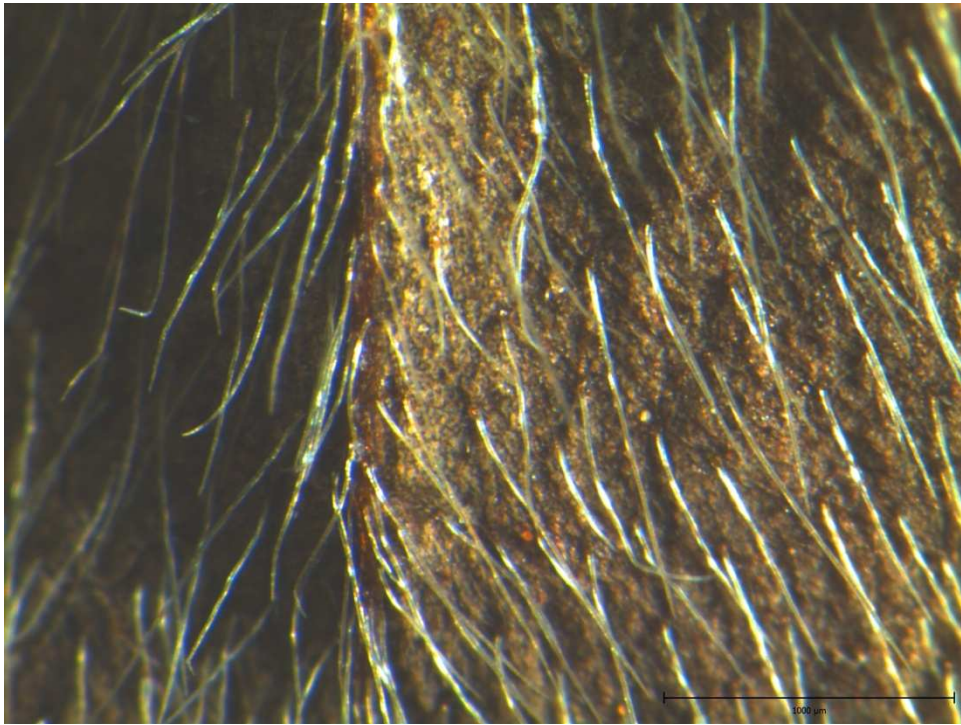
Betonica officinalis: abaxiální (nahore) a adaxiální (dole) strana listu.



Molinia arundinacea: abaxiální (nahore) a adaxiální (dole) strana listu.



Inula salicina: abaxiální (nahoře) a adaxiální (dole) strana listu.



Chamaecytisus virescens: abaxiální (nahoře) a adaxiální (dole) strana listu.

Příloha 3 Určování hmyzu

Podle fotografie je evidentní, že housenka patří motýlu z čeledi Tortricidae. Na území Čertoryjí se vyskytuje druh zavíječe velice podobný zdokumentovanému v této práci – a to druh *Cnephasia incertana*. Muší kukla, kterou se podařilo najít přímo v semenících na konci vegetační sezony *Rhinanthu major* by mohla být moucha z čeledi Agromyzidae rod *Phytomyza*.



Raný instar housenky zavíječe.

Instar housenky před zakuklením.



Poškozené semeníky *R. major* (vlevo). Muší kukla společně s poškozenými semínky *R. major* (vpravo).

