

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Struktura společenstev hálky tvořících členovců na vrbách

Bakalářská práce

Jan Kadlec

Školitel: RNDr. Martin Volf, Ph. D.

České Budějovice 2017

BAKALÁŘSKÁ DIPLOMOVÁ PRÁCE

Kadlec, J. (2017) **Struktura společenstev hálky tvořících členovců na vrbách.** (Community structure of gall-forming arthropods on willows, Bc. Thesis, in Czech) – 43 pp. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

In this thesis, I examined ecological factors that affect diversity and abundance of galls on willows. I focused on the effects of host-plant phylogeny, host-plant defences, and the effects of interactions among herbivorous guilds. I show that gall abundance is mainly affected by host-plant nutrients, while the defensive traits have only marginal effect. The effect of host-plant phylogeny seems to differ between groups of gall-forming arthropod taxa, with several of gall forming species on willows being polyphagous and showing only limited response to willow phylogeny. On the whole, the response of gallers largely differs from the response of less specialized guilds of herbivores.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval 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 elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích 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 dne

.....

Podpis

PODĚKOVÁNÍ:

Děkuji všem lidem, bez jejichž pomoci a podpory bych tuto práci nevytvořil.

Za nezměrnou pomoc a trpělivost bych chtěl poděkovat především mému školiteli M.Volfovi. Za odbornou pomoc při určování morfodruhů hálek bych chtěl poděkovat P. T. Butterilovi. A v neposlední řadě bych chtěl poděkovat za podporu mojí rodině a přítelkyni Oldřišce.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1 Typy herbivorie a specializace členovců.....	1
1.2 Faktory ovlivňující specializaci herbivorů a vliv ochranných mechanismů rostlin.....	2
1.3 Háčky, nejspecializovanější guilda herbivorních členovců	4
1.4 Diverzifikace hálek na klíčových rodech rostlin.....	6
1.5 Háčky na vrbách	7
1.6 Cíle práce a hypotézy	10
2. Metodika.....	12
2.1 Zkoumané druhy vrb a výzkumné plochy.....	12
2.2 Sběr a určování háčky tvořících členovců	13
2.3 Analýza společenstev hálek na vrbách.....	14
3. Výsledky.....	16
3.1. Sběr a determinace háčky tvořících členovců.....	16
3.2 Vliv charakteristických vlastností vrb a fylogeneze na abundanci a diverzitu hálek.....	19
4. Diskuze.....	22
5. Závěr.....	29
6. Použitá literatura	30
7. Přílohy	41

1. Úvod

1.1 Typy herbivorie a specializace členovců

Četné interakce mezi rostlinami a bezobratlými herbivory dominují většině ekologických vztahů v suchozemských společenstvech (Strong, 1984; Price, 2002; Schoonhoven et al., 2005; Jander a Howe, 2008). Tato ekologická dominance je způsobena především tím, že cévnaté rostliny a hmyz patří mezi druhově nejbohatší skupiny mnohobuněčných organismů (Strong, 1984; Price, 2002; Schoonhoven et al., 2005; Jander and Howe, 2008). Jednou z hlavních příčin, které k vysoké diverzitě herbivorního hmyzu a jiných členovců přispívají, je velká rozmanitost způsobů, jakým hmyz využívá své hostitelské rostliny. V rámci získávání co největšího množství živin z rostlin totiž bezobratlí herbivoři postupně vyvíjeli různé potravní a kompetiční strategie (Jander and Howe, 2008; Ehrlich a Raven, 1964; Bush, 1975; Ellis, 2007). Ty výrazně přispívají k celkově vysoké míře potravní specializace, kterou herbivorní hmyz vykazuje. Podle způsobu, jakým hmyzí herbivoři získávají ze svých živných rostlin potravu, je možné je rozdělit do různých ekologických skupin, tzv. "guild" (Novotny et al., 2010). Největšími generalisty, tedy herbivory využívajícími celou řadou hostitelských druhů, jsou polyfágní, kořeny okusující larvy brouků, které se živí na kořenech různých hostitelských druhů rostlin (Forister et al., 2015; Novotny et al., 2010). Mezi generalisty také patří bodavě sací hmyz, jako jsou například křísi nebo mšice. Střední míru hostitelské specializace vykazují listy okusující herbivoři, mezi které patří mimo jiné housenky motýlů, housenice pilatek nebo dospělci brouků. Mezi nejvíce specializované herbivory pak patří hmyz tvořící chodbičky, tzv. miny, v parenchymu rostlin a herbivoři tvořící háčky neboli novotvary na hostiteli. Zástupci obou těchto guild, které zahrnují ve velké míře dvoukřídlé, blanokřídlé, brouky nebo motýly, jsou většinou monofágní nebo oligofágní a živí se na jediném druhu hostitelské rostliny nebo na několika málo příbuzných druzích hostitelů (Novotny et al., 2010).

Příbuznost hostitelských rostlin obecně hraje zásadní roli ve výběru hostitele herbivory (Futuyma a Agrawal, 2009). I herbivoři z poměrně polyfágních guild, jako jsou listy okusující housenky, obecně preferují příbuzné hostitelské rostliny ze stejné fylogenetické linie, nejčastěji čeledi (Novotny et al. 2002; Forister et al. 2015). U vysoce specializovaných

herbivorů tvořících miny a háčky jde tato specializace ještě dále a využívané druhy rostlin pochází v drtivé většině případů ze stejného rodu (Novotny et al. 2010). Většina herbivorního hmyzu je tak fylogeneticky konzervativní ve výběru svého hostitele. Tento fylogenetický konzervatismus nicméně ve většině případů pravděpodobně není výsledkem vzájemné koevoluce hostitelských rostlin a herbivorních členovců (Janz et al., 2001). Jedním z hlavních důvodů je, že linie hostitelských rostlin jsou často starší nežli linie herbivorních členovců (Vane-Wright, 2004; Magallon a Sanderson, 2005). Výsledná hostitelská spektra jsou proto spíše výsledkem druhotné kolonizace existujících linií hostitelských rostlin (Janz et al., 2001; Nyman et al., 2006). Při těchto kolonizacích se většina herbivorů kromě příbuznosti hostitelských rostlin řídí hlavně jejich vlastnostmi, přičemž se zdá, že zejména pro herbivory z méně specializovaných guild mají tyto vlastnosti daleko větší význam než jejich příbuzenské vztahy (Becerra, 1997; Wahlberg, 2001).

1.2 Faktory ovlivňující specializaci herbivorů

Míra specializace herbivorů do značné míry určuje jejich reakci na ochranné mechanismy hostitelských rostlin (Schoonhoven et al., 2005, Volf et al., 2015a). Jednou z forem obrany rostlin před herbivory jsou toxické sekundární metabolity. Tyto sloučeniny vznikají jako boční produkty drah primárního metabolismu rostlin (Geissman a Crout, 1969; Whittaker a Feeny, 1971). Sekundárních metabolitů s antiherbivorními účinky existuje celá řada. Mezi nejznámější skupiny patří alkaloidy, terpeny, glukosinoláty, taniny, flavonoidy, salicyláty a jiné fenolické sloučeniny (Ehrlich and Raven, 1964; Julkunen-Tiitto, 1989; Nyman a Julkunen Tiitto, 2005). Sekundární metabolity jsou často typické pro určitou skupinu rostlin. Například glukosinoláty jsou typické pro brukvovité (Van Etten et al., 1979; Chew, 1988) a salicyláty pro vrbovité rostliny (Volf et al., 2015b; Julkunen-Tiitto 1989; Nyman a Julkunen-Tiitto, 2005). Celá řada studií ukázala, že tyto skupiny sekundárních metabolitů mají řadu negativních účinků na polyfágní, nesespecializované herbivory - odpuzují je, zvyšují jejich mortalitu nebo zpomalují jejich růst (Denno, Larsson a Olmstead, 1990; Kolehmainen et al., 1995; Matsuki a Maclean, 1994; Orians et al., 1997; Rank et al., 1998; Roininen a Tahvanainen, 1989; Tahvanainen, Julkunen-Tiitto a Kettunen, 1985). Naopak specializovaní herbivoři, kteří se živí převážně rostlinami z daných čeledí, se na tyto sekundární metabolity

dokázali adaptovat. V případě bělásků vedla klíčová adaptace v metabolických drahách k adaptaci, která jim umožnila detoxifikovat glukosinoláty (Wittstock et al., 2004). Díky tomu mohli osídlit celou řadu brukvovitých rostlin, což byl zřejmě jeden z důvodů radiace bělásků (Wheat et al., 2007). V případě vrb a salicylátů šla adaptace herbivorů ještě dále. Specializované mandelinky jsou totiž schopné salicyláty sekvestrovat a vytvářet z nich salicylaldehyd (Pasteels et al. 1983), který jim slouží jako ochrana před bezobratlými predátory, jako jsou slunéčka nebo mravenci. Někteří autoři dokonce spekulují, že tyto mandelinky jsou schopny ze salicylátů, které patří mezi fenolické glykosidy, získávat glukózu (Pasteels et al. 1983; Rowell-Rahier a Pasteels, 1986). Tyto mandelinky tak na vrbách se salicyláty mohou lépe prosperovat než na vrbách bez těchto sekundárních metabolitů.

Dalšími způsoby ochrany jsou četné morfologické adaptace, jako jsou trichomy, voskové vrstvy a tuhé listy (Dimarco, Nice a Fordyce, 2012; Volf et al., 2015). Tyto adaptace herbivorům obecně ztěžují konzumaci potravy nebo, jako v případě trichomů a vosků, brání samici herbivora v připevnění vajíčka na povrch rostliny (War et al., 2012). Morfologické adaptace by měly být účinné i proti specializovaným herbivorům, jelikož snižují efektivitu příjmu potravy, prodlužují dobu nutnou ke krmění a zvyšují tak riziko predace či parazitace herbivora (Dimarco, Nice a Fordyce, 2012). Trichomy jsou ale zároveň efektivní především z hlediska obrany před drobnými herbivory (Agrawal, 2005). U hmyzu je známá korelace mezi velikostí těla a mírou specializace - na obecné úrovni často platí, že velcí herbivoři jsou polyfágní generalisti, zatímco malí herbivoři jsou specialisti (Loder et al., 1998; Novotny a Basset, 1999; Brandle et al., 2000). Zjištěný efekt trichomů na některé skupiny specializovaných herbivorů tak může vycházet spíše z jejich malé velikosti než z jejich specializovanosti. Tomu nasvědčují i výsledky Volfa et al (2015), které ukazují, že malé specializované pilatky byly na vrbách silně ovlivněny trichomy, zatímco větší motýli na trichomy nereagovali.

Vlastnosti hostitelských rostlin ovlivňují i interakce mezi herbivory. Běžnou formou kompetice herbivorních členovců je totiž nepřímá kompetice přes hostitelskou rostlinu, kdy hostitelské rostliny reagují na napadení herbivorem a vylučují sekundární metabolity, které mohou odpuzovat jiné herbivory nebo lákat predátory a parazitoidy (Turlings et al., 1995; Takabayashi a Dicke, 1996; Poelman, 2011). Zvýšení obsahu sekundárních metabolitů přitom ovlivní zejména méně specializované generalisty. Naopak specialisti jimi příliš ovlivnění být

nemusí. Může tak docházet k zajímavým situacím, kdy napadení specializovaným herbivorem negativně ovlivní společenstvo generalistů (Schoonhoven, van Loon a Dicke, 2005). Nepřímá kompetice přes parazitoidy nebo predátory pak spočívá především ve vypouštění těkavých organických látek napadenou hostitelskou rostlinou, které lákají parazitoidy (Poelman, 2011). Poleman (2011) ukázal, že hostitelská rostlina (*Brassica oleracea*) po napadení housenkami zářezníčka *Plutella xylostella* vypouští těkavé látky, které lákají parazitoidy. Ti pak napadají i jiné herbivory, kteří se na dané rostlině vyskytují.

Naopak přímá kompetice mezi herbivory je velmi vzácná, protože rostlinných zdrojů bývá obvykle dostatek. Pokud se mezi herbivory vyskytuje, jedná se nejčastěji o vnitrodruhovou kompetici z důvodu limitovaného prostoru a zdrojů, která je typická zejména pro silně specializované herbivory (McGeoch a Chown, 1997). McGeoch a Chown (1997) se ve své práci zabývali strukturou a zastoupením společenstev motýlů v městských oblastech jižní Afriky, kde zjistili vnitrodruhovou kompetici u housenek motýlů, které osidlují houbami utvořené háčky na rostlině *Acacia karoo*, tedy velmi speciální a poměrně nedostatečný zdroj. Podobně může docházet k přímé kompetici i mezi silně specializovanými háčky tvořícími členovci, kteří mohou kompetovat o místo pro tvorbu háček a s ním spojený obsah živin v rámci jednotlivých hostitelských rostlin (Inbar et al., 1995; Whitham, 1979).

Je tedy zřejmé, že míra specializace jasně ovlivňuje reakci herbivora na ochranné mechanismy hostitelských rostlin a výsledek interakcí mezi jednotlivými druhy herbivorů. Z tohoto pohledu jsou zajímavé především extrémní případy specializace. Mezi nejspecializovanější herbivory patří háčky tvořící členovci, kteří často vykazují velmi specifickou odpověď na ochranné mechanismy svých hostitelských rostlin.

1.3 Háčky, nejspecializovanější guilda herbivorních členovců

Háčky tvořící členovci a zejména háčky tvořící hmyz patří mezi nejspecializovanější herbivory (Shorthouse et al., 2005; Cook a Segar, 2010). Předpokládá se, že zhruba 90% háčky tvořících členovců je striktně monofágních (Carneiro et al., 2009a; Raman, 2010). Pokud se háčky tvořící členovci vyskytují na více druzích hostitelů, jedná se v drtivé většině případů o blízce příbuzné hostitelské rostliny ze stejného rodu, jako je tomu například u některých much z čeledi Cecidomyiidae, které tvoří háčky na vrbách (Redfern a Shirley, 2011) nebo v případě žlabatek na dubech (Stone et al., 2009). Dalším příkladem oligofaie háčky tvořících členovců

jsou některé druhy much (Agromizidae), které vytváří háčky na blízce příbuzných druzích fikusů (*Ficus wassa* a *F. copiosa* (Butterill a Novotny, 2015). Díky své úzké vazbě jsou háčky tvořící herbivoři dobře adaptovaní na své hostitele. Jejich vysoká míra adaptace jim umožňuje indukovat na svém hostiteli růst specifických novotvarů lišících se svoji morfologickou stavbou od původního rostlinného pletiva (Redfern a Shirley, 2002). Tyto novotvary, jež se nazývají háčky, poskytují herbivorovi výživu (Abrahamson a Weis, 1997; Hartley, 1998), úkryt před parazitoidy a predátory a ochranu před negativními vlivy prostředí (pravděpodobně zejména před suchem a UV zářením) (Stone a Schönrogge, 2003).

Schopnost indukovat háčky byla pravděpodobně jednou z klíčových adaptací, které vedly k diverzifikaci celé řady skupin členovců patřících do této guildy. Přesné odhady počtu druhů háčky tvořících členovců chybějí, ale odhaduje se, že na světě existuje až 210 000 druhů háčky tvořících členovců (Espírito-Santo a Fernandes, 2007). Mezi háčky tvořícími členovci najdeme zástupce několika hmyzích řádů. Obzvláště početně zastoupeni jsou dvoukřídlí (např. čeledi Cecidomyiidae a Agromyzidae) a blanokřídlí (zejména pilatky a žlabatky, Tenthredinidae a Cynipidae). Mnoho háček vytářejí i Sternorrhyncha (např. Aphididae, Adelgidae), brouci (např. Curculionidae, Cerambycidae, Chrysomelidae) a Lepidoptera (Sesiidae). Mezi háčky tvořící členovce patří i roztoči, především druhy z čeledi Eriophyidae. Háčky tvořící roztoči se specializují především na vytváření háček na listech hostitelských rostlin, s mírou odlišnosti preferencí pro svrchní nebo spodní stranu listu. Přes svou malou velikost dosahují roztočí háčky vysoké abundance a například v korunovém patře lesů mírného pásu mohou představovat až 96% všech háček (Volf et al. 2017).

Mechanismus indukce háčky není dosud přesně známý (Stone a Schönrogge, 2003; Hardy a Cook, 2010; Karban a Baldwin, 1997) a pravděpodobně se liší mezi jednotlivými skupinami háčky tvořících herbivorů (Stone a Schönrogge, 2003). Obecně se předpokládá, že mechanismus tvorby háčky závisí na exogenní tvorbě cytokininů a auxinů, které háčky tvořící členovci indukují do rostlinného pletiva, kde dochází k akumulaci cukrů, anthokyanů a jiných látek vzniklých mobilizací po induci cytokininu (Connor et al., 2012). Schopnost indukovat háčky se nejspíše vyvíjela současně u 7 hmyzích řádů, přičemž ve většině případů vznikla nezávisle na sobě (Meyer, 1987; Dreger-Jauffret a Shorthouse, 1992).

Podle Nutriční hypotézy Price, Waringa a Fernandese (1986) jsou háčky tvořící členovci schopni manipulovat s hostitelskými rostlinami tak, aby produkovaly tkáň s vyšším obsahem

živin a nižším obsahem ochranných sekundárních metabolitů. Například Nyman a Julkunen-Tiitto (2000) uvádějí, že pilatky by měly být schopné ovlivňovat svou hostitelskou rostlinu (různé druhy vrb) tak, aby háčky obsahovaly znatelně menší koncentraci fenolických sloučenin, nežli je jejich normální koncentrace v listech. Podobně mohou tito herbivoři nejspíše měnit i obsah živin v hálce (Mani, 1964; Palct a Hassler, 1967; Malyshev, 1968; Shannon a Brewer, 1980; Rohfritsch a Shorthouse, 1982; Bronner, 1983). Podpora této teorie však není zcela jednoznačná, protože ačkoli několik studií tuto hypotézu potvrdilo, autoři jiných studií naopak zaznamenali nárůst obsahu sekundárních metabolitů a snížení obsahu dusíku v hálce (Hartley, 1998; Mani, 1964; Palct a Hassler, 1967; Malyshev, 1968; Shannon a Brewer, 1980; Rohfritsch a Shorthouse, 1982; Bronner, 1983).

Kromě vlastností hostitelských rostlin jsou háčky ovlivněny i predátory a parazitoidy. Studie Cornella (1983) naznačuje, že morfologie hálek byla evolučně ovlivněna tlakem ze strany predátorů a parazitoidů. Tvar, velikost, povrch, barva a umístění háčky jsou důležitými faktory antipredační a antiparazitační strategie háčky tvořících členovců (Shorthouse a Rohfritsch, 1992; Abrahamson a Weis, 1997; Stone et al., 2002). Velikost a vnitřní stavba hálek může mít zásadní dopad na přežívání larev háčky tvořícího hmyzu (László et al., 2014). Výsledky studie Lászla et al., (2014) ukázaly, že míra predace hálek žlabatky *Diplolepis rosae* na hostitelské rostlině *Rosa canina* stoupá s velikostí háčky, zatímco parazitace se vzrůstající velikostí háčky a tloušťky jejich stěn klesá. Háčky jsou také často výrazně zbarvené. Červené zbarvení, které je jedním z nejběžněji se vyskytujících zbarvení hálek, je způsobeno nahromaděním anthokianů v hálce (Connor et al., 2012). V tomto případě se patrně nejedná o ochranné nebo výstražné zbarvení, ale spíše o vedlejší produkt vzniklý při tvorbě háčky (Connor et al., 2012).

1.4 Diverzifikace hálek na klíčových rodech rostlin

Schopnost manipulovat hostitelskou rostlinou byla nejspíše klíčovou inovací u několika skupin háčky tvořících herbivorů a v případě celé řady skupin háčky tvořících členovců vedla k adaptivní radiaci (Price, 2005). Velké radiace háčky tvořících členovců můžeme pozorovat především v případech těch skupin, které osídlily druhově bohaté rody rostlin, jako jsou žlabatky (Cynipidae) na dubech (*Quercus*), mšice (Pemphigidae) na pistáciích (*Pistacia*) a

pilatky (Tenthredinidae) na vrbách (*Salix*) (Price, 2005). Adaptivní radiace a diverzifikace háلكy tvořících členovců v rámci těchto rodů hostitelských rostlin byla možná především díky velké míře specializace háلكy tvořících členovců (Carneiro et al., 2009a; Raman, 2010) a občasné oligofagii v rámci stejného rodu. Ta v některých případech vedla k následné separaci populací využívajících různé hostitele a speciaci háلكy tvořících členovců (Redfern a Shirley, 2011; Stone et al., 2009). Například v případě bejlmerek (Cecidomyiidae) vedla schopnost tvořit háلكy na rostlinách k odštěpení jedné skupiny od původních fungivorních druhů a její radiaci (Gagné, 1989). Asi nejvíce je radiace spojená s přechodem na fytofágní způsob života patrná u háلكy tvořících žlabatek. Ty se odštěpily od bazálnějších parazitických druhů. Schopnost tvořit háلكy u nich vedla k jedné z největších radiací v rámci háلكy tvořících herbivorů a dnes je jen na dubech popsáno více než 600 druhů žlabatek, které se vyskytují po celém světě (Price, 2005).

1.5 Háلكy na vrbách

Se svými přibližně 500 druhy patří vrby (*Salix*) mezi druhově nejbohatší rody dřevnatých rostlin (Skvortsov, 1999). Na území České republiky jsou vrby zastoupeny 22 druhy (Chmelař & Koblížek, 1990), což je řadí mezi druhově nejbohatší dřeviny i na našem území. Vrby patří do čeledi Salicaceae, kam kromě rodu *Salix* patří vrbám blízké příbuzné topoly (*Populus*) nebo rod *Chosenia*.

Vrby disponují širokou škálou ochranných mechanismů, které je chrání před herbivory (Volf et al., 2015a; Volf et al., 2015b). Primárně je chemická ochrana vrb zajištěna třemi skupinami fenolických sloučenin: flavonoidy, taniny a saliciláty. Flavonoidy představují velkou skupinu látek s nejrůznější funkcí, která zahrnuje ochranu rostlinných pletiv před abiotickými faktory, např. před UV, i ochranu před herbivory (Harborne a Williams, 2000). Pro herbivory jsou toxické patrně zejména aglykony flavonoidů, které jsou ale specializovaní herbivoři schopní detoxifikovat pomocí glykosilace (Salminen et al., 2004). Taniny také patří mezi velkou a široce rozšířenou skupinu sekundárních metabolitů a zahrnují celou řadu podskupin. Mezi nejrozšířenější podskupiny taninů patří kondenzované taniny. Ty byly dříve většinou autorů považovány za nejdůležitější podskupinu taninů z hlediska obrany rostliny před herbivory, protože se u nich předpokládala schopnost srážet proteiny ve střevě hmyzu. Nicméně

v současnosti jsou za daleko účinnější považovány jiné skupiny taninů, které jsou schopné produkovat volné radikály a způsobovat herbivorům oxidativní stres (Salminen a Karonen, 2011). Na rozdíl od flavonoidů a taninů jsou salicyláty skupinou sekundárních metabolitů typickou pro vrby a topoly (Volf et al. 2015b; Julkunen-Tiitto, 1989; Nyman a Julkunen-Tiitto, 2005). Salicyláty jsou účinné zejména proti méně specializovaným herbivorům, které odpuzují, zpomalují jejich růst a zvyšují jejich mortalitu. Naopak specializovaní herbivoři se na ně byli schopni adaptovat, jak jsem uvedl výše.

I když mají salicyláty velký vliv na strukturu společenstev herbivorních členovců na vrbách (Matsuki & Maclean, 1994; Rank et al., 1998; Volf et al., 2015a; Volf et al., 2015b), dá se očekávat, že jejich vliv na hálky tvořící členovce je nižší. Hálky tvořící herbivoři totiž jsou schopni snížit koncentraci fenolických látek uvnitř hálky (Nyman & Julkunen-Tiitto, 2000). Některé druhy hálky tvořících pilatek mohou koncentraci salicylátů navíc využít jako vodítko při vyhledávání vhodného hostitele (Hjalten et al., 2007), a ve výsledku by proto měl být efekt salicylátů neutrální nebo dokonce pozitivní. Kromě sekundárních metabolitů mohou být hálky tvořící členovci na vrbách ovlivněni i morfologickými ochrannými mechanismy vrb. Například ovipozice pilatek se zdá být silně ovlivněna trichomy hostitele (Fritz a Price, 1988).

Stejně jako v případě jiných skupin hálky tvořících herbivorů vedla i v případě vrbových hálky tvořících herbivorů jejich adaptace na jeden rod hostitelů k jejich radiaci. To se týká zejména pilatek z čeledi Tenthredinidae, které vrby opakovaně osídlily a patří mezi nejspecializovanější herbivory na vrbách, protože zahrnují několik rodů, které se mimo vrby vůbec nevyskytují (Nyman et al., 2006; Nyman et al., 2000). Adaptivní radiace pilatek je nepochybně výsledkem vysoké druhové diverzity vrb. V rámci radiace pilatek na vrbách ale hrály podstatnou úlohu patrně i chyby v ovipozici při kladení vajíček a inovace způsobů, jakými jsou hálky formovány (Nyman et al., 2000; Roininen, 1991; Price, 1992, Bush, 1975). Například rod *Phyllocolpa*, který má velmi úzká hostitelská spektra, se nejspíše vyvíjel díky chybným ovipozicím, které ovlivnily umístění hálek na jednotlivých částech listu (Pierce, 2005). Díky těmto chybám v ovipozici docházelo patrně nejen k osidlování nových druhů vrb, ale i k napadání nových částí rostlin, zejména různých částí listu. Z bazálních pilatek, které na okrajích listů vytvářely jednoduché kapsovitě hálky (Nyman et al., 1998; Price, 1992; Crespi and Worobey, 1998), se odštěpil rod *Pontania*, který vytváří složitější, uzavřené hálky

uprostřed listové čepele (Price, 2005). Tímto způsobem se postupně odštěpily a prudce radiovaly rody *Phyllocolpa* (35-80 druhů), *Pontania* (80-230 druhů) a rod *Euura* (40-100 druhů), tvořící háčky na stonku, pupenech, středních žebrech a řapíku listu, který je mezi vrbovými pilatkami tvořícími háčky považován za nejodvozenější (Price, 2005). Prudkou radiací vrbových pilatek a celkovou složitostí a rozmanitostí této skupiny odráží i vývoj celkového pohledu taxonomů. Ještě Liston (1995) rozeznával pouze 58 druhů vrbových pilatek čeledi Tenthredinidae, podčeledi Nematinae. Kopelke (1999) již ale o čtyři roky později odhadl, že v Evropě žije 103 druhů vrbových pilatek, přičemž sám 18 nových druhů popsal.

Tento dynamický proces zahrnující opakovanou kolonizaci jednotlivých druhů vrb a adaptivní radiace v závislosti na stavbě hálek vedl k tomu, že fylogeneze hostitelských vrb má na pilatky patrně menší vliv než v případě jiných skupin herbivorů. Striktní koevoluce mezi vrbami a pilatkami proto není příliš pravděpodobná, ačkoli příbuzné druhy pilatek obecně preferují blízké příbuzné druhy vrb (Nyman et al., 2006; Nyman et al., 2000).

Kromě pilatek jsou háčky na vrbách tvořeny především dvoukřídlými (Diptera), a to bejlmorkami (Cecidomyiidae) a vrtalkami (Agromizidae) (Redfern a Shirley, 2002; Bayer, 1914; Buhr, 1964; Buhr, 2005; Ellis, 2007). Různé studie háčky tvořících bejlmorek na vrbách se zaměřují spíše na jednotlivé druhy bejlmorek, jako například druh *Dasineura marginemtorquens* (Larsson a Strong, 1992), a obsáhlejší studie radiace bejlmorek na vrbách zatím chybí. Dále jsou vrbové háčky tvořeny i dalšími řády hmyzu (Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera) a roztoči (Eriophyidae), případně mohou být bakteriálního původu (Redfern a Shirley, 2002; Bayer, 1914; Buhr, 1964; Buhr, 2005; Ellis, 2007).

Celkově dosahují háčky tvořící členovci na vrbách vysoké druhové diverzity a abundance a představují jedno z nejbohatších společenstev háčky tvořících herbivorů vázaných na jediný rod dřevin. Proto jsem se ve své práci rozhodl zaměřit na faktory, které ovlivňují jejich vysokou diverzitu a abundanci. Výsledky mé práce jsou zajímavé nejen z hlediska vrb a jejich specializovaných háčky tvořících herbivorů, ale očekávám, že by mohly přinést cenné poznatky, které přispějí k pochopení obecných vztahů mezi těmito fascinujícími herbivory a druhově bohatými rody rostlin, jako jsou duby nebo fikusy.

Ačkoli jsou vrby ideálním modelovým rodem pro studium interakcí mezi rostlinami a herbivorním hmyzem, komplikují jejich využití špatně rozlišené vnitřní vztahy mezi

jednotlivými druhy tohoto rodu. Vnitřní dělení rodu *Salix* je dosti problematické kvůli vysoké míře hybridizace a retikulární evoluci napříč jednotlivými druhy (Lauron-Moreau et al., 2015; Wu et al., 2015). Vrby jsou na území Evropy a Asie obecně děleny do tří podrodů: *Salix*, *Vetrix* a *Chamaetia* (Skvortsov, 1999). I když se starší studie obecně přikláněly k monofylii podrodů (Chen et al., 2010), mnoho současných výzkumů tvrdí, že podrody vrb monofiletické nejsou (Lauron-Moreau et al., 2015; Wu et al., 2015). To platí obzvláště pro podrod *Salix*, který se na základě nově zjištěných výsledků zdá být spíše polyfyletický nebo parafyletický (Wu et al., 2015). K problémům přispívá i vysoká míra hybridizace vrb a běžný výskyt mateřských a hybridních druhů vrb na stejných lokalitách (Fritz et al., 1994). Hybridní vrby totiž mohou hostit významně odlišná společenstva herbivorů (Hochwender a Fritz, 2004; Hochwender et al. 2005). Je to zapříčiněno kombinacemi alel pro různé specifické vlastnosti vrb, kterými je specializace herbivorů velmi ovlivněna (Hochwender a Fritz, 2004). V rámci specializace na určité vlastnosti vrb zde může hrát roli zejména genetická aditivita, dominance a epistáze (Fritz et al., 2003; Hochwender a Fritz, 2004). V některých případech dochází ke snížení obranyschopnosti hybridních vrb (Fritz et al., 2003). V jiných případech bylo naopak zaznamenáno zlepšení ochranných vlastností a snížení atraktivity hybridních rostlin pro herbivorní členovce (Fritz et al., 2003; Fritz et al., 1994). Celá problematika hybridních vrb je tak nesmírně zajímavá, ale velmi složitá, vždy totiž patrně záleží na konkrétní kombinaci mateřských druhů a generaci hybridů. V této práci se proto soustředuji pouze na vrby s jasným taxonomickým postavením.

1.6 Cíle práce a hypotézy

Cílem mé práce je zjistit, jaké faktory ovlivňují diverzitu a abundanci společenstev členovců tvořících háčky na vrbách. Ve své práci se zaměřuji především na vliv charakteristických ochranných vlastností vrb a obsahu živin na diverzitu a abundanci háčky tvořících členovců. Dále preference háček porovnávám s preferencemi listy okusujícího hmyzu, abych zjistil, zda mají tyto dvě guildy herbivorů s různou mírou specializace podobné preference a zda na sebe nějak reagují. Předpokládám že:

- I. Abundance a diverzita hálek bude spíše ovlivněna nutriční kvalitou hostitelské rostliny než-li obsahem ochranných chemických i morfologických mechanismů, které jsou hácky tvořící členovci schopni pomocí indukce hálek obcházet.
- II. Abundance a diverzita hácky tvořících členovců nebude korelována s abundancí a diverzitou listy okusujících členovců, neboť se významně liší jejich potravní preference a míra specializace.
- III. Vliv fylogeneze hostitelských rostlin na společenstva hálek bude nízký, protože přeskoky mezi jednotlivými druhy vrb jsou zejména v případě pilatek spíše náhodné a neodráží vztahy mezi jednotlivými druhy vrb.

2. Metodika

2.1 Zkoumané druhy vrb a výzkumné plochy

Společenstva hálky tvořících členovců jsem zkoumal na osmi druzích vrb: na dvou druzích podrodu *Salix*: *Salix fragilis*, *S.pentandra* a na šesti druzích podrodu *Ventrix*: *S.purpurea*, *S.caprea*, *S.aurita*, *S.cinerea*, *S.viminalis*, *S.rosmarinifolia*. Topol osiku (*Populus tremula*) jsem použil jako outgroup pro analýzy. Výběr vrb a topolu osiky byl shodný s výběrem druhů i jednotlivých stromů v předešlém výzkumu mého školitele a to především proto, abych mohl provádět sběry na stromech s již známým chemickým složením sekundárních metabolitů a jiných ochranných mechanismů vrb. Tyto vlastnosti hostitelských rostlin (obsah taninů (mg/g), salicylátů (mg/g), flavonoidů(mg/g), dusíku a uhlíku v listech vrb (C:N), pokryvnost trichomů na listech vrb (%)) a abundanci (jedinci/minuta sběru) a diverzitu listy okusujících herbivorů na vrbách (počet druhů odhadnutý akumulacími křivkami) jsem proto mohl převzít z práce mého školitele (Volf et al., 2015a) (Příloha 2). Z této práce jsem převzal i fylogenezi zkoumaných druhů vrb, kterou jsem pak použil ve statistických analýzách. Charakteristické vlastnosti vrb z práce Volf et al. (2015a) byly měřené pro listová pletiva. Předchozí studie ukázaly, že tyto specifické vlastnosti vrb, a zejména obsah sekundárních metabolitů, jsou velmi silně korelovány mezi různými částmi rostliny, jako jsou listy, květy, stonek a kůra (Julkunen-Tiitto, 1989). Ve své bakalářské práci je proto vztahuji i k abundanci a diverzitě hálek, které jsem našel na větvičkách a květech vrb.

Výzkum probíhal na čtyřech lokalitách podobného biotopového charakteru podmáčených luk, které hostily bohatá společenstva vrb: I) Vrbenských rybnících u Českých Budějovic (48°59'24"N 14°26'38"E), II) okolo NPP Ohrazení a hráze Kališského rybníka (48°56'56"N+14°35'45"E), III) v blízkém okolí a na hrázi rybníka v NPP Děkanec mezi obcemi Krásějovka a Milíkovice (48°51'57"N 14°26'23"E), a IV) v Tůních u Špačků u Českých Budějovic (48°56'49"N 14°29'20"E). Lokality měly rozlohu 3,5 – 10,5 hektaru a byly od sebe v průměru vzdáleny 11 kilometrů. Na všech zkoumaných lokalitách jsou většinou zastoupené jen dva druhy vrb, *S. caprea* a *S. cinerea*. Druhy *S. fragilis* a *P. tremula* byly zastoupeny na třech lokalitách, *S. aurita*, *S. purpurea*, *S. rosmarinifolia* byly zastoupeny na dvou lokalitách. Pouze *S. pentandra* se vyskytovala jen na jedné lokalitě (Tabulka 1).

Tabulka 1. Výskyt druhů stromů na jednotlivých lokalitách.

Druh	Vrbenské rybníky	Ohrazení, Kališťský rybník	Děkanec	Tůně U Špačků
<i>P. tremula</i>	x	x	x	
<i>S. aurita</i>		x	x	
<i>S. caprea</i>	x	x	x	X
<i>S. cinerea</i>	x	x	x	X
<i>S. fragilis</i>		x	x	X
<i>S. pentandra</i>	x			
<i>S. purpurea</i>	x			X
<i>S. rosmarinifolia</i>		x	x	
<i>S. viminalis</i>	x			X

2.2 Sběr a určování háلكy tvořících členovců

Sběry probíhaly v roce 2015 od začátku dubna do konce července a od začátku září do jeho poloviny. Sbíral jsem hmyzí i roztočí háلكy. Háلكy jsem ručně sbíral do výšky 3m, výše umístěné háلكy jsem pouze počítal.

Pro standartizaci sběru hálek jsem použil čas strávený sběrem vyjádřený v minutách, použil jsem tedy stejnou standartizaci sběrů jako můj školitel při sběru herbivorního hmyzu na vrbách. Háلكy jsem v terénu určoval do morfodruhů a každý morfodruh jsem vyfotografoval pro další určení.

Po odstranění hálek ze stromu jsem je dochovával na živné části jejich hostitelské rostliny (větvička, list, jehněda na větvičce, pupen na větvičce etc) v zip-lock plastovém sáčku s buničinou na odsátí přebytečné vlhkosti. Původním záměrem bylo určit háلكy tvořící členovce podle dochovaných imag, ale v důsledku malé úspěšnosti při dochovávání hálek jsem nakonec přistoupil k určování na základě morfologie hálek. Háلكy jsem určoval podle tvarů, zbarvení a

umístění morfodruhů hálek pomocí klíče Redfern a Shirley (2002), Bayer (1914), Buhr (1964), Buhr (2005), Ellis (2007) a konzultace s mým školitelem a P. T. Butterilem.

Většina hálek tvořících členovců je monofágní, ale několik hálek tvořících členovců na vrbách napadá různé druhy vrb (Nyman, Widmer a Roininen 2000; Redfern a Shirley 2002). Kvůli nedokonalému postupu při dochovávání hálek jsem nebyl schopen určit všechny potencionální polyfágní druhy hálek tvořících členovců, protože mnoho druhů hálek vykazuje na různých hostitelích odlišnou morfologii, a nedají se proto spolehlivě přiřadit k jednomu druhu pouze na základě jejich morfologie. Morfodruhy hálek jsem tudíž určoval pro každý druh hostitelské vrby zvlášť. To mi umožnilo odhadnout abundanci a diverzitu morfodruhů hálek na jednotlivých družích zkoumaných stromů, ale nemohl jsem identifikovat všechny sdílené druhy hálek. Ve statistických analýzách jsem se proto zaměřil pouze na diverzitu a abundanci hálek na jednotlivých družích vrb a analýzy zaměřené na podobnost společenstev a sdílené druhy jsem neprováděl.

2.3 Analýza společenstev hálek na vrbách

Abundanci hálek jsem odhadl jako počet hálek sebraných na jednotku času (min). Počet morfodruhů hálek na jednotlivých družích vrb jsem odhal pomocí akumulčních křivek spočítaných podle Chao 1 indexu v programu EstimateS (Colwell 2006). Všechny akumulční křivky se blížily asymptotě, proto jsem dané údaje mohl použít jako solidní odhad počtu morfodruhů na jednotlivých družích vrb (Obrázek 1). Diverzitu hálek jsem vyjádřil pomocí Shannonova indexu diverzity, který jsem spočítal v programu EstimateS (Colwell 2006).

Vliv vlastností vrb na diverzitu a abundanci hálek jsem spočítal ve fylogenetickém kontextu pomocí Phylogenetic Least Squares (PGLS). Pro tuto analýzu jsem použil vlastnosti vrb a jejich fylogenezi z práce Volf *et al.* (2015a). Obsah taninů, salicylátů, flavonoidů ve vrbách, pokryvnost trichomů jsem před analýzou logaritmicky transformoval. Analýzu jsem provedl v programu R (Team, R. Core, 2014) a balíčku Ape (Paradis, Claude a Strimmer, 2004) s Brownian motion jako optimálním modelem vybraným na základě AIC.

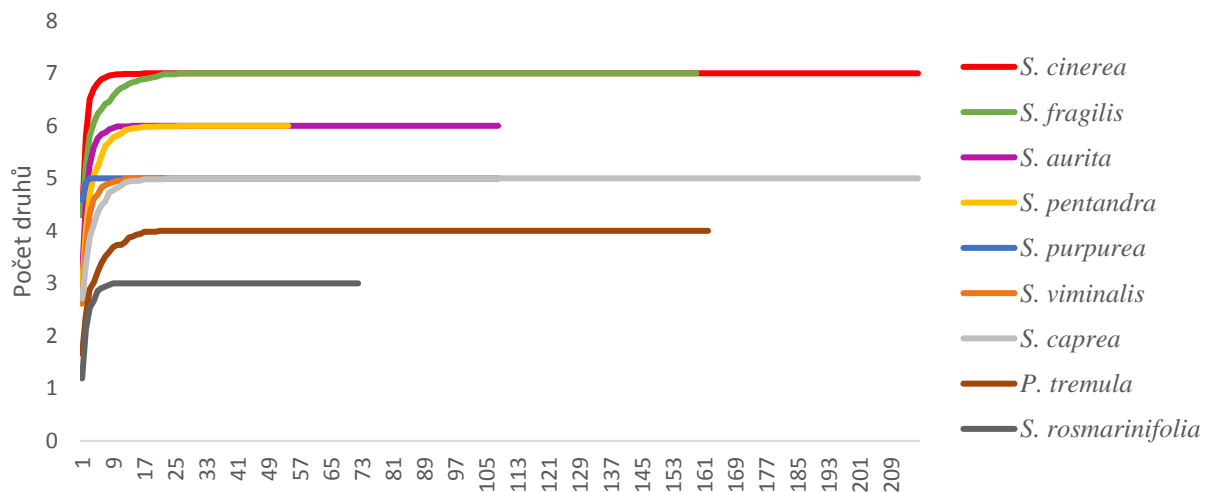
Poté jsem provedl analýzu vlivu vlastností vrb na abundanci hálek pomocí mnohorozměrných metod. V těchto analýzách jsem použil pouze abundance hálek indukovaných dvoukřídlymi (Diptera) a blanokřídlymi (Hymenoptera), abych porovnal vliv vlastností hostitelských rostlin

mezi těmito dvěma skupinami hmyzu, které představovaly dominantní složku společenstev hálek na vrbách. Analýzu jsem provedl pomocí RDA (Redundancy Analysis). Abundance hálek jsem nejdříve logaritmicky transformoval. Poté jsem převedl fylogenezi vrb na matici patristických distancí. Pomocí PcoA (Principal Coordinate Analysis) jsem tuto matici transformoval na soubor fylogentických os. Osy se signifikantním vlivem na společenstva hálek jsem vybral pomocí RDA a forward selection. Tyto signifikantní fylogenetické osy jsem následně použil jako kovariáty v RDA analýze vlivu vlastností vrb na společenstva hálek, abych odfiltroval vliv fylogeneze hostitelských rostlin. Vliv proměnných jsem analyzoval pomocí forward selection a Monte-Carlo permutačního testu s 9999 permutacemi. Výsledky jsem vizualizoval pomocí ordinačního diagramu. Veškeré mnohorozměrné analýzy jsem provedl v programu Canoco 5 (Ter Braak a Smilauer ,2012).

3. Výsledky

3.1. Sběr a determinace hálky tvořících členovců

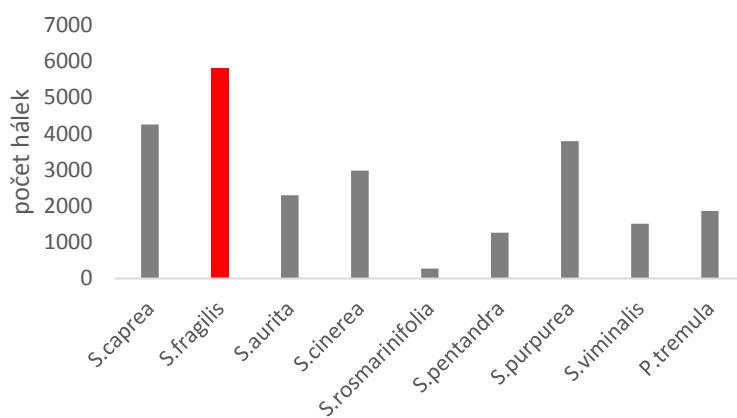
Celkový čistý čas sběru byl 7710 minut. Čas strávený sběrem na jednotlivých druzích vrb se lišil v závislosti na jejich početnosti a zastoupení na zkoumaných lokalitách (Tabulka 1.). Ne všechny druhy hálek se mi podařilo určit, proto v práci nadále používám označení „morfodruh“ pro morfologicky jasně definovaný typ hálky na daném druhu hostitele. Celkový počet nasbíraných hálek byl 24083, z toho celková diverzita hálek činila 48 morfodruhů. Největší počet morfodruhů hálek jsem zaznamenal na *Salix cinerea* a *S. fragilis*, naopak nejmenší počet morfodruhů jsem našel na *S. rosmarinifolia* a topolu osice (Obr.1). Největší počet hálek jsem našel na *S. fragilis*, zatímco nejmenší počet hálek se vyskytoval na *S. rosmarinifolia* (Obr.2).



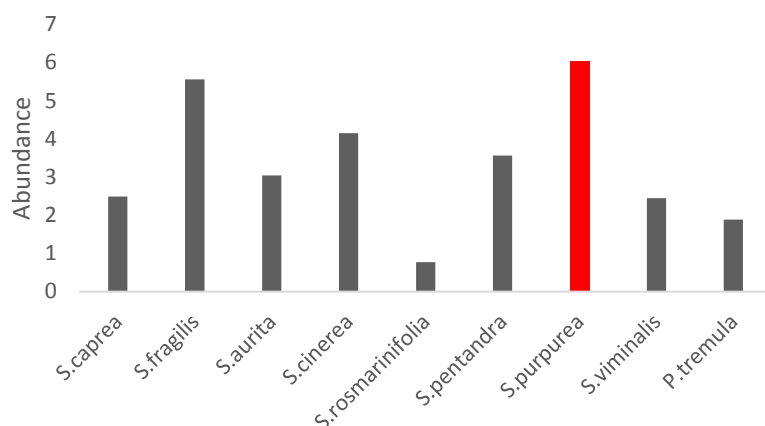
Obrázek 1. Akumulační křivky počtu nalezených morfodruhů hálek na jednotlivých druzích vrb. Křivky zobrazují Chao 1 index vynesený proti počtu sběrů na jednotlivých jedincích stromů daných druhů. Průměrný čas jednoho sběru byl přibližně minut.

Tabulka 2. Výsledky sběru hálek na vrbách.

Hostitelská rostlina	Počet hálek	Morfodruhy hálek	Čas sběru (minuta)	Abundance (háčky/minuta)	Diverzita (Shannon)
<i>P. tremula</i>	1864	4	988	1,89	1,087
<i>S. aurita</i>	2299	6	756	3,04	1,689
<i>S. caprea</i>	4258	5	1713	2,49	1,441
<i>S. cinerea</i>	2983	7	1241	2,40	1,852
<i>S. fragilis</i>	5826	7	1048	5,56	1,702
<i>S. pentandra</i>	1263	6	354,5	3,56	1,482
<i>S. purpurea</i>	3795	5	628	6,04	1,559
<i>S. rosmarinifolia</i>	278	3	362	0,77	1,081
<i>S. viminalis</i>	1517	5	619,5	2,45	1,475



Obrázek 2. Celkový počet hálek na jednotlivých druzích vrb. *S. fragilis*, na které jsem našel největší počet hálek, je vyznačena červeně.



Obrázek 3. Abundance hálek (celkový počet hálek/ sampling effort (minuta) na všech druzích zkoumaných vrb a topolu. *S. purpurea*, na které jsem našel největší počet hálek, je vyznačena červeně.

Mezi získanými hálkami byly nejpočetněji zastoupeny háčky vytvořené blanokřídlými (Hymenoptera) s 18 morfodruhy a dvoukřídlými (Diptera) s 16 morfodruhy. 6 morfodruhů hálek se nepodařilo určit (Tab. 3). Většina z neurčených morfodruhů patřila zřejmě mezi háčky tvořené roztoči, jejichž přesná determinace na vrbách je obtížná (Redfern a Shirley 2002). Přehled jednotlivých háčky tvořících členovců se nachází v příloze (Příloha 1). Drtivá většina určených druhů háčky tvořících členovců byla monofágní. Dva druhy vrb využívaly jako hostitele pilatky *Euura amerinae*, *Pontania viminalis*, *Euura atra*, *Pontania tuberculata* a bejlmorka *Rabdophaga iteobia*. Nejpolyfágnější byla pilatka *Pontania proxima* a dále bejlmorky *Rabdophaga salicis* a *Rabdophaga marginemtorquens*, které jako hostitele využívaly tři druhy vrb.

Tabulka 3. Zastoupení skupin háčky tvořících členovců

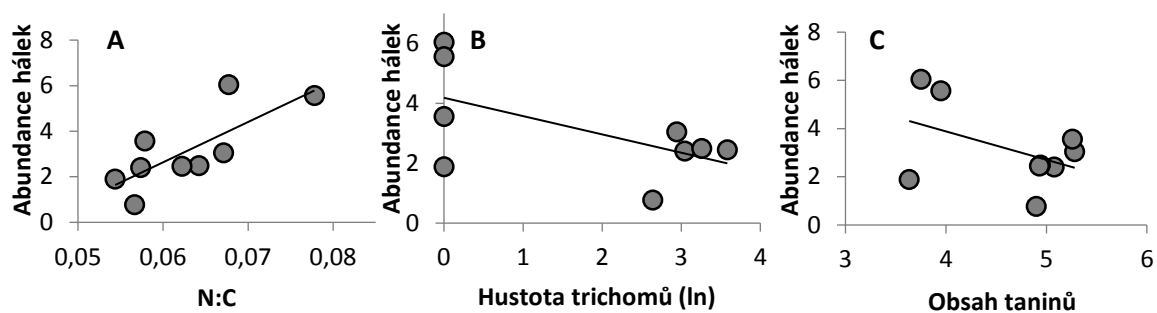
Háčky tvořící členovci	Druhy	Morfodruhy hálek	Jedinci
Hymenoptera	11	18	11430
Diptera	11	16	9130
Lepidoptera	1	2	995
Coleoptera	2	2	195
Acari (Eriophyidae)	2+2	4	1327
Neurčeno	6	6	1001

3.2 Vliv charakteristických vlastností vrb a fylogeneze na abundanci a diverzitu hálek

Výsledky PGLS ukázaly, že abundance háčky tvořících členovců je pozitivně korelována s obsahem živin ($t=2,88$, $p=0,024$) (Obr.4, Tab.4). Naopak marginálně signifikantně negativní vliv měla na abundanci hálek hustota trichomů ($t=-2,35$; $p=0,051$) a obsah taninů ($t=-2,05$; $p=0,08$). Obsah ostatních sekundárních metabolitů na abundanci hálek vliv neměl. Žádná ze zkoumaných vlastností neměla vliv na diverzitu hálek. Abundance ani diverzita hálek nebyla korelována s abundancí a diverzitou listy okusujícího hmyzu (Tab. 4).

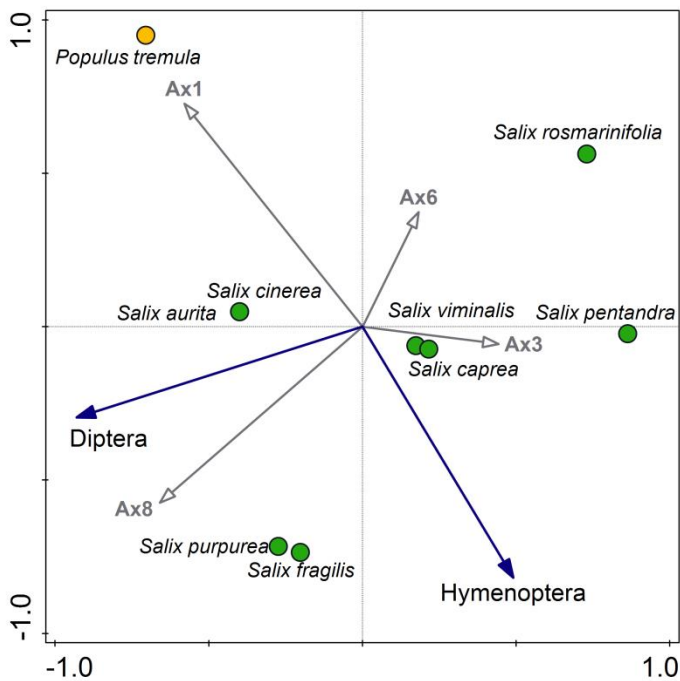
Tabulka 4: Závislost abundance hálek (háčky/min) a jejich diverzity (počet morfodruhů odhadnutý akumulacími křivkami) na vlastnostech hostitelských rostlin. Testovanými vlastnostmi vrb byly obsah salicylátů (mg/g), taninů (mg/g), flavonoidů (mg/g), živin (N:C), pokryvnosti trichomů (%) a abundance a diverzita listy okusujících herbivorů (LCHabu. a LCHdiv). Analýza byla provedena pomocí PGLS. Hodnoty ukazují p/t.

Testovaná vlastnost	Abundance hálek	Diverzita hálek
Obsah salicylátů	0,453/0,79	0,316/-1,08
Obsah taninů	0,08/-2,05	0,945/0,07
Obsah flavonoidů	0,899/0,13	0,6/-0,55
N:C	0,024/2,88	0,186/1,47
Trichomy	0,051/-2,35	0,958/0,05
LCHdiv.	0,743/-0,34	0,566/0,6
LCHabu.	0,825/0,23	0,614/-0,53



Obrázek 4. Vliv specifických vlastností vrb na abundanci hálek. Abundance hálek byla pozitivně korelována s obsahem živin (N:C) ($t=2,88$; $p=0,024$; **A**). Marginálně signifikantně negativní vliv na abundanci hálek měla hustota trichomů ($t= -2,35$, $p=0,051$, **B**), a obsahu taninů ($t= -2,05$, $p=0,08$, **C**). Každý bod představuje jeden druh vrby.

Výsledky mnohorozměrných analýz zaměřených na blanokřídle a dvoukřídle ukázaly, že na jejich abundanci na jednotlivých druzích vrb nemá vliv žádná ze zkoumaných vlastností hostitelských rostlin. Abundance blanokřídlych a dvoukřídlych byla ale silně ovlivněna fylogenezí hostitelských rostlin (pseudo- $F=14,4$, $p=0,0004$), která vysvětlila 87% variability. V případě blanokřídlych bylo určující zejména dělení mezi vrbami a topolem osikou. Naopak v případě méně specializovaných dvoukřídlych toto dělení tak významnou roli nehrálo a jejich abundance byla korelována především s uzly vnitřního členění vrb (Obrázek 5).



Obrázek 5. Vliv fylogeneze hostitelských rostlin na abundanci hálek tvořených dvoukřídlymi a blanokřídlymi na vrběch analyzovaný pomocí RDA. Signifikantní fylogenetické osy (šedé šipky) vysvětlily 87% variability v abundanci hálek tvořených dvoukřídlymi a blanokřídlymi (modře šipky). Fylogenetická osa (Ax1) odpovídá štěpení na vrby a topol osiku, ostatní osy odpovídají vnitřnímu štěpení vrb.

4. Diskuze

Vrby disponují velmi různorodou škálou ochranných mechanismů, jak morfologických, tak chemických. Z celé řady mnou zkoumaných charakteristických vlastností vrb měl na společenstva háłky tvořících členovců signifikantní vliv pouze poměr dusíku a uhlíku v listech. Marginálně negativně signifikantní vliv na abundanci hálek měly pokryvnost trichomů a obsah taninů. Naopak salicyláty, jakožto specifické sekundární metabolity, které ovlivňují společenstva ostatních guild herbivorních členovců na vrbách (Matsuki a Maclean, 1994; Kolehmainen et al., 1995; Rank et al., 1998), neměly žádný prokazatelný vliv na abundanci a diverzitu háłky tvořících členovců.

Ve své práci jsem zjistil, že abundance hálek byla pozitivně korelována s poměrem obsahu dusíku a uhlíku v hostitelských rostlinách. Toto zjištění je v souladu s mojí hypotézou I i s předchozími studii, které ukazují, že zvláště obsah dusíku hraje velmi důležitou roli v potravních preferencích specializovaných herbivorních členovců, kteří jsou schopni vypořádat se s ochrannými vlastnostmi hostitelských rostlin (Kraft a Denno, 1982; Coley, Bateman a Kursar, 2006). Specializovaní herbivoři tak často preferují i hostitelské rostliny s vysokým obsahem ochranných sekundárních metabolitů, pokud jsou bohaté na dusík. Naopak u generalistů není v některých případech pozitivní reakce na vysoký obsah živin v listech hostitelské rostliny patrná, protože nejsou schopni se vypořádat se sekundárními metabolity, které rostlinná pletiva s vysokým obsahem dusíku často obsahují (Coley, Bateman a Kursar, 2006). Díky tomu, že háłky tvořící členovci dokáží do jisté míry manipulovat s koncentracemi sekundárních metabolitů (Nyman a Julkunen-Tiitto, 2000), jsou patrně schopni ignorovat negativní vliv chemických ochranných látek vrb a plně se zaměřit na získávání dusíku, což vysvětluje vysokou míru pozitivní korelace mezi abundancí hálek a poměrem dusíku a uhlíku, jak vyplývá ze zjištěných výsledků. Toto zjištění je přesto poměrně překvapivé, protože několik předchozích studií zaznamenalo, že háłky tvořící členovci jsou v některých případech schopni manipulovat i obsah živin ve svém hostiteli (Giron et al., 2016). Mnou zjištěná pozitivní korelace mezi abundancí hálek a obsahem dusíku v listech hostitele tak nemusí zcela nutně naznačovat bezprostřední závislost mezi těmito dvěma proměnnými. Spíše je možné, že druhy vrb s přirozeně vyšším obsahem dusíku mohou háłky tvořící členovci snadněji zmanipulovat, aby vrby produkovaly ještě více živin.

Salicyláty, jakožto nejspecifičtější ochranné sekundární metabolity vrb, mají velký dopad na strukturu společenstev listy okusujícího hmyzu na vrbách (Matsuki & Maclean 1994; Kolehmainen et al. 1995; Rank et al. 1998). Podle mého očekávání (hypotéza I) ale výsledky mé práce neprokázaly žádný negativní vliv salicylátů na společenstva háčky tvořících členovců. Toto zjištění naznačuje, že háčky tvořící členovci na vrbách nejsou ovlivněni salicyláty, a to nejspíše kvůli vysoké míře své specializace. Vysoká míra adaptace vedla k tomu, že na salicyláty negativně nereagují ani některé silně specializované skupiny listy-okusujících herbivorů. Jedná se především o mandelinky z rodů *Chrysomela* a *Phratora* (Rank et al., 1998; Rank, 1992; Köpf et al., 1998; Pasteels et al. 1983). Jejich adaptace na salicyláty je ale patrně zcela jiné povahy, než je tomu v případě háčky tvořících členovců. Larvy těchto brouků totiž dokáží salicyláty sekvestrovat a přeměňovat na salicylaldehyd, který využívají k produkci ochranných látek proti bezobratlým predátorům (Pasteels et al., 1983). Ve výsledku tak tyto vysoce specializovaní brouci mohou dosti často kladně reagovat na přítomnost salicylátů (Volf et al., 2015a). Naopak háčky tvořící členovci chemické složení hostitele spíše manipulují ve smyslu snížení obsahu salicylátů a ostatních fenolických sloučenin, které jsou v hálce přítomné (Nyman a Julkunen-Tiitto, 2000). To naznačuje, že háčky tvořící členovci nevyužívají salicyláty pro účely ochrany, ale spíše se jich pouze snaží zbavit. Jeden z mála pozitivních efektů salicylátů na háčky tvořící herbivory byl zaznamenán v případě některých silně specializovaných pilatek, jejichž samičky používají salicyláty jako vodítko pro vyhledávání vhodné hostitelské rostliny pro ovipozici (Hjalten et al., 2007). Tento mechanismus je ale pravděpodobně specifický pouze pro některé skupiny pilatek a u jiných háčky tvořících členovců na vrbách, například u roztočů, zaznamenán nebyl (Boecklen, Mopper a Price, 1994). To může vysvětlovat, proč salicyláty neměly v mém případě na abundanci ani diverzitu hálek pozitivní vliv.

Dalším chemickým ochranným mechanismem vrb, jehož vliv na strukturu společenstev háčky tvořících členovců jsem testoval a který vyšel jen marginálně signifikantně, byl obsah kondenzovaných taninů. Kondenzované taniny jsou schopny srážet bílkoviny a způsobovat horší stravitelnost potravy (Barbehenn a Constabel, 2011; Salminen et al., 2011). Schopnost srážet bílkoviny se u kondenzovaných taninů projevuje zejména při nízkém pH. Velká část herbivorů má ale ve střevě spíše alkalické pH, a negativní účinky kondenzovaných taninů na háčky tvořící členovce i jiné herbivory jsou proto přinejmenším sporné (Appel, 1993; Martin,

Martin a Bernays, 1987). Mnou zjištěný negativní vliv kondenzovaných taninů tak přičítám spíše náhodě, čemuž odpovídá i jejich pouze marginálně signifikantní vliv. Některé jiné druhy taninů jsou schopné indukovat oxidativní stres u herbivorních členovců pomocí volných polochinonových a chinonových radikálů (Ahmad, 1992; Appel, 1993; Summers a Felton, 1994). Tyto taniny jsem ale ve své práci nestudoval. I když se u těchto taninů obecně předpokládá vyšší vliv na herbivory z jiných guild (Forkner et al., 2004; Ayres et al., 1997; Donaldson a Lindroth, 2004), přesto neočekávám, že by měly negativní vliv na hálky tvořící členovce. Naopak se zdá, že někteří hálky tvořící členovci, jako jsou žlabatky (Cynipidae), některé druhy třásněnek (Thysanoptera) a bejlomerek (Cecidomyiidae), jsou schopni zvyšovat koncentraci těchto taninů v listových pletivech mimo samotnou hálku (Cornell, 1983; Ananthkrishan a Gopichandran, 1993). Důvod není zatím zcela jasný, ale může souviset s ochranou před patogeny, případně jako forma ochrany daného listu před napadením jinými herbivory. Ve výsledku se tedy spíše zdá, že taniny nemají na abundanci a diverzitu hálek na vrbách žádný významnější negativní efekt. Informace v dostupné literatuře naopak naznačují, že by mohly mít efekt spíše pozitivní.

Přestože hálky tvořící členovci nereagovali na chemickou ochranu vrb, téměř signifikantní negativní vliv na abundanci hálek měly trichomy, které díky své délce a pokryvnosti představují významnou morfologickou ochranu vrb. Trichomy zajišťují několik aspektů ochrany rostlin a na herbivorní členovce působí mnohými negativními vlivy, jako například zpomalením růstu nebo zvýšením mortality a znesnadněním ovipozice (Matsuki & Maclean 1994; Zvereva, Kozlov a Niemela, 1998; Schoonhoven et al., 2005). Trichomy jsou obzvláště efektivní proti malým herbivorním členovcům, jako jsou například roztoči (Acari), třásněnky (Thysanoptera), některé druhy dvoukřídlých (Diptera) a blanokřídlých (Hymenoptera), kterým obzvláště efektivně brání v proniknutí k povrchu rostliny (Chiang a Norris, 1983; Schoonhoven et al., 2005). Trichomy slouží jako jeden z hlavních faktorů určujících výběr hostitelské rostliny i u některých hálky tvořících členovců, kteří obecně dosahují menších velikostí. Například pilatky druhu *Pontania proxima* preferují vrby, které kromě přítomnosti fenolických sloučenin také disponují nízkou pokryvností trichomů na listech (Soetens, Rowell-Rahier a Pasteels, 1991). Trichomy v tomto případě představují překážku hlavně pro samice, které chtějí naklást vajíčka. Trichomy tak vrbám slouží jako obrana, se kterou se musí hálky tvořící členovci potýkat ještě před vytvořením samotné hálky, a nemohou ji proto obejít

pomocí manipulace hostitele. Tento mechanismus, kdy obrana působí především na samice a brání jim v ovipozici, by tak mohl teoreticky vysvětlovat, proč byly trichomy ze všech mnou zkoumaných vlastností vrb nejbližší tomu, aby efektivně snižovaly abundanci hálek na vrbách. Nicméně k tomu, abych tuto hypotézu mohl spolehlivě potvrdit či případně vyvrátit, by bylo patrně třeba do analýz zahrnout daleko větší počet druhů vrb, než obsahuje moje práce.

Dalším zajímavým možným faktorem ovlivňujícím abundanci a diverzitu hálek na vrbách, kterým jsem se zabýval, byla abundance a diverzita listy okusujícího hmyzu na vrbách. Sledování tohoto faktoru je zajímavé především z hlediska nepřímých interakcí mezi jednotlivými guildami herbivorních členovců, kdy by herbivoři z jedné guildy mohli být ovlivněni zvýšenou produkcí ochranných látek vrb nebo vyšší mírou parazitace v důsledku napadení hostitelské rostliny herbivory z druhé guildy (Turlings et al., 1995; Takabayashi a Dicke, 1996; Poleman et al., 2011). V tomto konkrétním případě by napadení hálky tvořícími členovci mohlo vést k vyšší produkci fenolických sloučenin, které by negativně ovlivnily listy okusující herbivory. Naopak napadení listy okusujícími herbivory by mohlo vést k indukci těkavých látek, které by mohly přilákat parazitoidy (Poelman, 2011). Nepřímé ovlivnění hálky tvořících členovců způsobené zvýšením obsahu sekundárních metabolitů a ostatních ochranných mechanismů je vzhledem k neprokazatelnému efektu ochranných vlastností vrb na hálky tvořící členovce spíše nepravděpodobné. V několika případech dokonce dochází i k pozitivní korelaci mezi abundancí hálky tvořících členovců a listy okusujícího hmyzu. Například Nakamura et al. (2003) ve své práci uvádějí hálky tvořící bejlmorku *Rabdophaga rigidae* (Diptera, Cecidomyiidae), která se vyskytuje na vrbě *Salix eriocarpa*, kde morfologické změny zapříčiněné indukcí hálek bejlmorkami způsobují monohonásobný nárůst abundance herbivorního hmyzu. Na bejlmorkou indukovaný zvětšený povrch stonků a listů a zvýšený obsah živin u *Salix eriocarpa* reagují šťávy sající mšice *Aphis farinose* a listy okusující mandelinky *Plagioderia versicolora* (Nakamura et al., 2003).

Žádnou korelaci mezi abundancí a diverzitou hálky tvořících členovců a listy okusujícího hmyzu jsem ale nazaznamenal, což naznačuje, že mezi těmito dvěma guildami herbivorních členovců k žádným významnějším interakcím na mnou studovaných vrbách nedochází (hypotéza II). Tato analýza byla ale silně limitována tím, že jsem hálky nesbíral ve stejném roce, ve kterém byli sbíráni listy okusující herbivoři. I přesto, že jsem sbíral hálky na stejných jedincích vrb, ze kterých pochází údaje o listy okusujících herbivorech, mají tyto údaje proto

pouze omezenou výpovědní hodnotu. Přesto by ale mohly obecně vypovídat o tom, zda vrby, které hostí bohatá společenstva hálek, hostí i bohatá společenstva listy okusujících herbivorů. Mnou zjištěná absence korelace mezi abundancí a diverzitou listy okusujícího hmyzu a hálky tvořících členovců na vrbách je proto spíše důsledkem vysoké míry rozdílnosti potravních preferencí herbivorů z těchto dvou guild než indikací přítomnosti či nepřítomnosti kompetice. Herbivoři z těchto guild totiž patrně reagují na rozdílné vlastnosti hostitelských rostlin, zatímco listy okusující hmyz silně reaguje na obsah sekundárních metabolitů (Pasteels et al., 1983; Volf et al. 2015). Mé výsledky ukazují, že hálky tvořící členovci reagují především na obsah dusíku.

Kromě charakteristických vlastností hostitelských rostlin jsou hálky tvořící členovci ovlivněni i fylogenezí svých hostitelů (Crespi et al., 1997; Zinovjev, 1993; Zinovjev, 1995). Radiace hostitelských rostlin vedla v několika případech k radiaci jejich hálky tvořících herbivorů (Price, 2005; Nyman et al., 2006; Nyman et al., 2000). To je i případ vrb, na kterých radiovalo několik skupin hálky tvořících pilatek (Nyman et al., 2000; Nyman et al., 2006). Já jsem se ve své práci zabýval možností, že by kromě diverzity hálek mohla fylogeneze hostitele ovlivňovat i abundanci hálek. Jinými slovy tedy tím, zda jsou některé linie vrb náchylnější k indukci hálek. Zaměřil jsem se na dvě skupiny hálky tvořících členovců - blanokřídle (Hymenoptera, zahrnující v tomto případě výlučně pilatky z čeledi Tenthredinidae) a dvoukřídle (Diptera, zahrnující čeledi Agromyzidae a Cecidomyiidae). Obě skupiny dosahují na vrbách velké diverzity i abundance (Redfern a Shirley, 2002; Bayer, 1914; Buhr, 1964; Buhr, 2005) a představovaly hlavní složku společenstev na mnou zkoumaných druzích vrb. V případě obou těchto skupin hálky tvořících členovců jsem zjistil signifikantní vliv fylogeneze vrb, ačkoli jsem výraznější vliv fylogeneze hostitelských rostlin neočekával (hypozéza III). Detailní vliv fylogeneze se ale mezi blanokřídlymi a dvoukřídlymi lišil. Pilatky reagovaly zejména na hlubší fylogenezi Salicaceae a zejména na uzel, který reprezentoval dělení na vrby a topol osíku. Vnitřní fylogeneze vrb však neměla na abundanci pilatek na vrbách větší vliv. Toto odpovídá situaci, kterou ve svých pracích popsali Nyman et al. (2000, 2006), kteří zjistili, že různé skupiny pilatek osídlily vrby několikrát nezávisle na sobě. Evoluce hostitelských spekter vrbových pilatek pak zahrnovala celou řadu více či méně náhodných přeskoků mezi hostiteli. To podpořilo radiaci pilatek na vrbách, která je patrná

například při srovnání s pilatkami na topolech, ale zároveň to vyústilo v situaci, kdy vnitřní fylogeneze vrb nemá na společenstva pilatek vliv, jak jsem zjistil i já ve své práci.

Naopak v případě dvoukřídlých, kteří tvoří háčky, žádná takto silná vazba na vrby zaznamenána nebyla. Štěpení na vrby a topol osiku proto na dvoukřídlé nemělo zdaleka tak velký vliv jako na pilatky. Ovlivňovaly je spíše některé vnitřní uzly fylogeneze vrb. Ty ale neodpovídaly žádnému vyššímu taxonomickému členění vrb a jejich identita byla z tohoto pohledu náhodná. Bejломorky a vrtalky tedy nesledovaly žádný hlubší trend fylogenetických linií vrb a nejspíše se zaměřovaly na charakteristické vlastnosti vrb, které patrně vykazují určitou míru korelace s některými uzly fylogeneze vrb.

Je tedy pravděpodobné, že v případě blanokřídlých a dvoukřídlých neměla vyšší vnitřní fylogeneze vrb, jako je štěpení na podrody *Salix*, *Vetrix* a *Chamaetia*, větší vliv při formování společenstev z hlediska jejich abundance. Abundance háček je tak patrně ovlivněna především vlastnostmi vrb, jak ukazuje velký vliv poměru dusíku a uhlíku na mnou studovaná společenstva háček. Pro doložení tohoto tvrzení by však bylo zapotřebí širší a obsáhlejší studie, která by zahrnovala větší počet druhů vrb z různých skupin a podrodů, protože má práce například nezahrnovala žádný druh z především horského podrodu *Chamaetia*.

Některé druhy mnou zkoumaných háčky tvořících členovců byly oligofágní, jako například pilatka *Pontania proxima* nebo bejломorka *Rabdophaga salicys*. Ty se vyskytovaly na vzájemně si nepřilíš příbuzných vrbách. Celkově je oligofagie zejména u vrbových pilatek vcelku běžným jevem. Například o pilatce *Euura atra* hovoří Roininen et al. (1993) jako o polyfágním druhu, který využívá celou řadu druhů vrb. Oligofagie v rámci vysoce specializovaných guild herbivorů, jako jsou háčky tvořící členovci, je přitom na jiných rostlinách obecně dosti vzácná. Například Butterill a Novotny (2015), kteří studovali háčky v tropických lesích Papuy Nové Guiney, ve své studii uvádějí pouze jediný druh oligofágní vrtalky, která vytvářela háčky na dvou druzích fikusů. Všechny ostatních 77 druhů háčky tvořících herbivorů bylo monofágních. Oligofagie pilatek a jiných háčky tvořících členovců na vrbách je tedy poměrně výjimečná a může být jedním z faktorů, který zapříčinil jejich významnou radiaci (Nyman et al., 2006; Nyman et al., 2000). Zatímco radiace pilatek na vrbách je detailně prozkoumána, detailnější studie zabývající se radiací bejlomorek zatím nebyla publikována. Relativně velký počet oligofágních druhů háčky tvořících členovců na vrbách však naznačuje, že vztahy mezi vrbami a jejich háčky tvořícími členovci se utvářely

teprve poměrně nedávno, což se odráží v častých přeskocích mezi hostitelskými rostlinami nejen u pilatek, ale i u dalších skupin včetně bejlmerek.

5. Závěr

Celkově výsledky mých analýz ukazují, že hálky tvořící členovci na vrbách reagují hlavně na obsah živin, tedy poměr dusíku a uhlíku, zatímco ochrannými vlastnostmi vrb jsou ovlivněni výrazně méně. Tento trend je patrný zejména při srovnání s ostatními guildami herbivorních členovců na vrbách. Hálky tvořící členovci totiž nereagovali na sekundární metabolity, které jsou velmi účinné proti četným druhům z ostatních guild herbivorních členovců (Matsuki & Maclean 1994; Rank et al. 1998; Volf et al. 2015b). Rozdílná reakce jednotlivých guild herbivorních členovců na ochranné mechanismy vrb nejspíše do určité míry podporuje diversifikaci ochranných mechanismů vrb. Vrby pak investují do různých ochranných vlastností, jako jsou například salicyláty, které jsou efektivní proti méně specializovaným herbivorům, nebo trichomy, které jsou nejspíše vcelku účinné proti specializovanějším herbivorům (Volf et al. 2015a). Ve své práci jsem nezjistil výraznější vliv fylogeneze vrb na abundanci hálek. I když tento výsledek může být ovlivněn použitou metodikou a relativně malou velikostí dat, shoduje se se závěry předchozích studií (Nyman et al., 2000; 2006). Ty zaznamenaly velmi dynamickou a do určité míry patrně náhodnou evoluci hostitelských spekter na vrby vázaných hálky tvořících herbivorů, zejména pilatek. Zatímco ale v případě pilatek je situace poměrně detailně popsána, u dalších skupin hálky tvořících herbivorů detailní informace chybí. Do budoucna by bylo velmi žádané analyzovat hostitelská spektra i ostatních skupin hálky tvořících členovců v kontextu širší fylogeneze vrb, protože taková studie by mohla objasnit roli evoluce hostitelských spekter a zejména oligofagie při formování jednoho z nejbohatších společenstev hálky tvořících členovců vázaných na jediný rod hostitelských rostlin.

6. Použitá literatura

- Abrahamson, W.G., & Weis, A.E. (1997). *Evolutionary Ecology Across Three Trophic Levels: Goldenrods, Gallmakers, and Natural Enemies* (Vol. 29). Princeton University Press.
- Agrawal, A.A. (2005). Natural selection on common milkweed (*Asclepias syriaca*) by a community of specialized insect herbivores. *Evolutionary Ecology Research*, 7(5), 651-667.
- Ahmad, S. (1992). Biochemical defence of pro-oxidant plant allelochemicals by herbivorous insects. *Biochemical Systematics and Ecology*, 20(4), 269-296.
- Ananthkrishnan, T.N., & Gopichandran, R. (1993). *Chemical Ecology in Thrips-Host Plant Interactions*. International Science Publisher.
- Appel, H.M. (1993). Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. *Journal of Chemical Ecology*, 19(7), 1521-1552.
- Ayres, M.P., Clausen, T.P., MacLean, S.F., Redman, A.M., & Reichardt, P.B. (1997). Diversity of structure and antiherbivore activity in condensed tannins. *Ecology*, 78(6), 1696-1712.
- Barbehenn, R.V., & Constabel, C.P. (2011). Tannins in plant-herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13), 1551-1565.
- Bayer, E. (1914). *Moravské háľky (Zooecidia)* Pokorný, Brno.
- Becerra, J.X. (1997). Insects on plants: Macroevolutionary chemical trends in host use. *Science*, 276(5310), 253-256.
- Boecklen, W.J., Mopper, S., & Price, P.W. (1994). Sex-biased herbivory in arroyo willow: are there general patterns among herbivores?. *Oikos*, 71(2), 267-272.
- Brandle, M., Stadler, J., & R. Brandl (2000). Body size and host range in European Heteroptera. *Ecography*, 23(1), 139-147.
- Bronner, R. (1983). Adaptation insect-plant in cynipid galls. *Adaptations to Terrestrial Environments*, Springer US, 61-68.
- Buhr, H. (1964). *Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo-und Phytoecidien) an Pflanzen Mittel-und Nordeuropas* (Vol. 1). Jena: Fischer.

- Buhr, H.J. (2005). Pflanzengallen (Zoo- und Pflanzengallen). <http://www.pflanzengallen.de>.
- Bush, G.L. (1975). Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6(1), 339-364.
- Butterill, P.T., & Novotny, V. (2015). Gall-forming insects in a lowland tropical rainforest: low species diversity in an extremely specialised guild. *Ecological Entomology*, 40(4), 409-419.
- Cardoso, M.Z. (2008). Herbivore handling of a plant's trichome: The case of *Heliconius charithonia* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) and *Passiflora lobata* (Killip) Hutch. (Passifloraceae). *Neotropical Entomology*, 37(3), 247-252.
- Carneiro, M.A.A., Branco, C.S.A., Braga, C.E.D., Almada, E.D., Costa, M.B.M., Maia, V.C., & Fernandes, G.W. (2009a). Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists? *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(3), 365-378.
- Colwell, R.K. (2006). Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Available from <http://www.purl.oclc.org/estimates>.
- Connor, E.F., Bartlett, L., O'Toole, S., Byrd, S., Biskar, K., & Orozco, J. (2012). The mechanism of gall induction makes galls red. *Arthropod-Plant Interactions*, 6(4), 489-495.
- Cook, J.M., & Segar, S.T. (2010). Speciation in fig wasps. *Ecological Entomology*, 35(s1), 54-66.
- Cornell, H.V. (1983). The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the *Cynipinae* (Hymenoptera): why and how? *American Midland Naturalist*, 110(2), 225-234.
- Crespi, B.J., Carmean, D.A., & Chapman, T. W. (1997). Ecology and evolution of galling thrips and their allies. *Annual Review of Entomology*, 42(1), 51-71.
- Crespi, B.J., Worobey, M. (1998). Comparative analysis of gall morphology in Australian gall thrips: the evolution of extended phenotypes. *Evolution*, 52(6), 1686-1696.
- Coley, P., L Bateman, M., & A Kursar, T. (2006). The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos*, 115(2), 219-228.
- Dalin, P., Bjorkman, C., & Eklund, K. (2004). Leaf beetle grazing does not induce willow trichome defence in the coppicing willow *Salix viminalis*. *Agricultural and Forest Entomology*, 6(2), 105-109.

- Denno, R.F., Larsson, S., & Olmstead, K.L. (1990). Role of enemy-free space and plant quality in hostplant selection by willow beetles. *Ecology*, *71*(1), 124-137.
- Dimarco, R.D., Nice, C.C., & Fordyce, J.A. (2012). Family matters: effect of host plant variation in chemical and mechanical defenses on a sequestering specialist herbivore. *Oecologia*, *170*(3), 687-693.
- Donaldson, J.R. Lindroth, R.L. (2004). Cottonwood leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) performance in relation to variable phytochemistry in juvenile aspen (*Populus tremuloides* Michx.). *Environmental Entomology*, *33*(5), 1505-1511.
- Dreger-Jauffret, F., & Shorthouse, J.D. (1992). Diversity of gall-inducing insects and their galls. *Biology of Insect-Induced Galls*, 295.
- Ehrlich, P.R., & Raven, P.H. (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, *18*(4), 586-608.
- Ellis, W.N. (2007). *Leafminers and plant galls of Europe*, Vol. 2016. Zoölogisch Museum Amsterdam.
- Espírito-Santo, M.M., & Fernandes, G.W. (2007). How many species of gall-inducing insects are there on earth, and where are they? *Annals of the Entomological Society of America*, *100*(2), 95-99.
- Forister, M.L., Novotny, V., Panorska, A.K., Baje, L., Basset, Y., Butterill, P.T., Cizek, L., Coley, P.D., Dem, F., & Diniz, I.R. (2015). The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(2), 442-447.
- Forkner, R.E., Marquis, R.J., & Lill, J.T. (2004). Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology*, *29*(2), 174-187.
- Fritz, R.S., Hochwender, C.G., Brunsfeld, S.J., & Roche, B.M. (2003). Genetic architecture of susceptibility to herbivores in hybrid willows. *Journal of Evolutionary Biology*, *16*(6), 1115-1126.
- Fritz, R.S., Nicholsons, C.M., & Brunsfeld, S.J. (1994). Interspecific hybridization of plants and resistance to herbivores: hypotheses, genetics, and variable responses in a diverse herbivore community. *Oecologia*, *97*(1), 106-117.
- Futuyma, D.J., Agrawal, A.A. (2009). Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(43), 18054-18061.

- Gagné, R.J. (1989). *The Plant-Feeding Gall Midges of North America*. Comstock Publishing Associates.
- Geissman, T. A., & Crout, D. H. (1969). *Organic Chemistry of Secondary Plant Metabolism*.
- Giron, D., Huguet, E., Stone, G.N., & Body, M. (2016) Insect-induced effects on plants and possible effectors used by galling and leaf-mining insects to manipulate their host-plant. *Journal of Insect Physiology*, 84, 70-89.
- Harborne, J.B., & Williams, C.A. (2000). Advances in flavonoid research since 1992. *Phytochemistry*, 55(6), 481-504.
- Hardy, N.B., & Cook, L.G. (2010). Gall-induction in insects: evolutionary dead-end or speciation driver?. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 257.
- Hartley, S.E. (1998). The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former?. *Oecologia*, 113(4), 492-501.
- Hjältén, J., Niemi, L., Wennström, A., Ericson, L., Roininen, H., & Julkunen-Tiitto, R. (2007). Variable responses of natural enemies to *Salix triandra* phenotypes with different secondary chemistry. *Oikos*, 116(5), 751-758.
- Hochwender, C.G., & Fritz, R.S. (2004). Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system. *Oecologia*, 138(4), 547-557.
- Hochwender, C.G., Janson, E.M., Cha, D.H., & Fritz, R.S. (2005). Community structure of insect herbivores in a hybrid system: examining the effects of browsing damage and plant genetic variation. *Ecological Entomology*, 30(2), 170-175.
- Chen, J.H., Sun, H., Wen, J., & Yang, Y.P. (2010). Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications. *Taxon*, 59(1), 29-37.
- Chew, F.S. (1988). *Biological Effects of Glucosinolates*.
- Chiang, H.S., & Norris, D.M. (1983). Morphological and physiological parameters of soybean resistance to agromyzid beanflies. *Environmental Entomology*, 12(1), 260-265.
- Chmelař, J., & Koblížek, J. (1990). Salicaceae. In: *Květena České republiky 2* (eds S. Hejný & B. Slavík), Academia, Praha, 458-495.
- Inbar, M., Eshel, A., Wool, D., (1995). Interspecific competition among phloem-feeding insects mediated by induced host-plant sinks. *Ecology*, 76(5), 1506-1515.

- Jander, G., & Howe, G. (2008). Plant interactions with arthropod herbivores: state of the field. *Plant Physiology*, 146(3), 801-803.
- Janz, N., Nyblom, K., & Nylin, S. (2001). Evolutionary dynamics of host-plant specialization: a case study of the tribe Nymphalini. *Evolution*, 55(4), 783-796.
- Julkunen-Tiitto, R. (1989). Phenolic constituents of *Salix*: a chemotaxonomic survey of further Finnish species. *Phytochemistry*, 28(8), 2115-2125.
- Karban, R., & Baldwin, I.T. (1997). *Induced Responses to Herbivory*. The University of Chicago Press.
- Kolehmainen, J., Julkunen-Tiitto, R., Roininen, H., & Tahvanainen, J. (1995). Phenolic glucosides as feeding cues for willow-feeding leaf beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74(3), 235-243.
- Kopelke, J.P. (1999). *Gallenerzeugende Blattwespen Europas-Taxonomische-Grundlagen, Biologie und Ökologie* (Tentredinidae: Nematinae: -*Euura*, *Phyllocolpa*, *Pontania*).
- Köpf, A., Rank, N.E., Roininen, H., Julkunen-Tiitto, R., Pasteels, J.M., & Tahvanainen, J. (1998). The evolution of host-plant use and sequestration in the leaf beetle genus *Phratora* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Evolution*, 52(2), 517-528.
- Kraft, S.K., & Denno, R.F. (1982). Feeding responses of adapted and non-adapted insects to the defensive properties of *Baccharis halimifolia* L.(Compositae). *Oecologia*, 52(2), 156-163.
- Larsson, S., & Strong, D.R. (1992). Oviposition choice and larval survival of *Dasineura marginemtorquens* (Diptera: Cecidomyiidae) on resistant and susceptible *Salix viminalis*. *Ecological Entomology*, 17(3), 227-232.
- László, Z., Sólyom, K., Prázsmári, H., Barta, Z., & Tóthmérész, B. (2014). Predation on Rose Galls: Parasitoids and Predators Determine Gall Size through Directional Selection. *PloS One*, 9(6), e99806.
- Lauron-Moreau, A., Pitre, F.E., Argus, G.W., Labrecque, M., & Brouillet, L. (2015). Phylogenetic Relationships of American Willows (*Salix* L., Salicaceae). *PloS One*, 10(4), e0121965.
- Lindroth, R.L., Scriber, J.M., & Hsia, M.S. (1988). Effects of the quaking aspen compounds catechol, salicin and isoniazid on two subspecies of tiger swallowtails. *American Midland Naturalist*, 1-6.

- Liston, A.D. (1995). *Compendium of European Sawflies* (p. 190). Gottfrieding: Chalastos Forestry.
- Loder, N., Gaston, K.J., Warren, P.H., & Arnold, H.R. (1998). Body size and feeding specificity: macrolepidoptera in Britain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 63(1), 121-139.
- Magallón, S.A., & Sanderson, M.J. (2005). Angiosperm divergence times: the effect of genes, codon positions, and time constraints. *Evolution*, 59(8), 1653-1670.
- Malyshev, S.I. (1968). Genesis of the Hymenoptera. In *Genesis of the Hymenoptera and the Phases of Their Evolution*, 3-9. Springer US.
- Mani, M.S. (1964). *Ecology of Plant Galls*. (W. Junk: The Hague, The Netherlands).
- Martin, J.S., Martin, M.M., & Bernays, E.A. (1987). Failure of tannic acid to inhibit digestion or reduce digestibility of plant protein in gut fluids of insect herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, 13(3), 605-621.
- Matsuki, M., & Maclean, S.F. (1994). Effects of different leaf traits on growth rates of insect herbivores on willows. *Oecologia*, 100(1), 141-152
- McGeoch, M. A., & Chown, S. L. (1997). Impact of urbanization on a gall-inhabiting Lepidoptera assemblage: the importance of reserves in urban areas. *Biodiversity and Conservation*, 6(7), 979-993.
- Meyer, J. (1987). *Plant Galls and Gall Inducers*. (Gebrüder Borntraeger, Berlin).
- Nakamura, M., Miyamoto, Y., & Ohgushi, T. (2003). Gall initiation enhances the availability of food resources for herbivorous insects. *Functional Ecology*, 17(6), 851-857.
- Novotny, V., & Basset, Y. (1999). Body size and host plant specialization: a relationship from a community of herbivorous insects on Ficus from Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology*, 15(03), 315-328.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Drozd, P., & Cizek, L. (2002). Host specialization of leaf-chewing insects in a New Guinea rainforest. *Journal Of Animal Ecology*, 71(3), 400-412.
- Novotny, V., Miller, S.E., Baje, L., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., Craft, K.J., Dem, F., Drew, R.A.I., Hulcr, J., Leps, J., Lewis, O.T., Pokon, R., Stewart, A.J.A., Samuelson, G.A., & Weiblen, G.D. (2010). Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal Of Animal Ecology*, 79(6), 1193-1203.

- Nyman, T. & Julkunen-Tiitto, R. (2005). Chemical variation within and among six northern willow species. *Phytochemistry*, 66(24), 2836-2843.
- Nyman, T., Farrell, B.D., Zinovjev, A.G., & Vikberg, V. (2006). Larval habits, host-plant associations, and speciation in nematine sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Evolution*, 60(8), 1622-1637.
- Nyman, T., Julkunen-Tiitto, R. (2000). Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(24), 13184-13187.
- Nyman, T., Roininen, H., Vuorinen, J.A., (1998). Evolution of different gall types in willow-feeding sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Evolution*, 52(2), 465-474.
- Nyman, T., Widmer, A. & Roininen, H. (2000). Evolution of gall morphology and host-plant relationships in willow-feeding sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Evolution*, 54(2), 526-533.
- Orians, C.M., Huang, C.H., Wild, A., Dorfman, K.A., Zee, P., Dao, M.T.T., & Fritz, R.S. (1997). Willow hybridization differentially affects preference and performance of herbivorous beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83(3), 285-294.
- Palct, J. & J. Hassler. (1967). Concentration of nitrogen in some plant galls. *Phyton*, 12, 173-176.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289-290.
- Pasteels, J.M., Rowell-Rahier, M., Braekman, J.C., & Dupont, A. (1983). Salicin from host plant as precursor of salicylaldehyde in defensive secretion of *Chrysomeline* larvae. *Physiological Entomology*, 8(3), 307-314.
- Poelman, E.H., Zheng, S.J., Zhang, Z., Heemskerk, N.M., Cortesero, A.M., & Dicke, M. (2011). Parasitoid-specific induction of plant responses to parasitized herbivores affects colonization by subsequent herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(49), 19647-19652.
- Price, P.W., Waring, G.L., & Fernandes, G.W. (1986). Hypotheses on the adaptive nature of galls. *Proceedings of the Entomological Society of Washington (USA)*.
- Price, P.W. (2005). Adaptive radiation of gall-inducing insects. *Basic and Applied Ecology*, 6(5), 413-421.

- Price, P.W. (1992). Evolution and ecology of gall-inducing sawflies. In: Shorthouse, J.D., Rohfritsch, O. (Eds.), *Biology of Gall Insectinduced Galls*. Oxford University Press, Oxford, 208–224.
- Price, P.W. (2002). Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, 17(2), 241-247
- Team, R. Core (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.
- Raman, A. (2010). Patterns of adaptive radiation and diversification in cecidogenous insects. In: Ananthkrishan, T.N. *Insect Biodiversity: Functional Dynamics and Ecological Perspectives*. Scientific Publishers, India, 153-178.
- Rank, N. E. (1992). Host plant preference based on salicylate chemistry in a willow leaf beetle (*Chrysomela aeneicollis*). *Oecologia*, 90(1), 95-101.
- Rank, N.E., Kopf, A., Julkunen-Tiitto, R. & Tahvanainen, J. (1998). Host preference and larval performance of the salicylate-using leaf beetle *Phratora vitellinae*. *Ecology*, 79(2), 618-631.
- Redfern, M., & Shirley, P. (2002). *British Plant Galls: Identification of Galls on Plants and Fungi*. FSC Publications, Shrewsbury.
- Redfern, M., & Shirley, P. (2011). *British Plant Galls*, 2nd edn. Field Studies Council, Kingsbridge, U.K.
- Robinson, S.H., Wolfenbarger, D.A., & Dilday, R.H. (1980). Antixenosis of smooth leaf cotton to the ovipositional response of tobacco budworm. *Crop Science*, 20(5), 646-649.
- Rohfritsch, O. & J. D. Shorthouse. (1982). Insect galls. In: Kahl, G., & Schell, J.S. [eds.], *Molecular Biology of Plant Tumors*. Academic, New York, 131-152.
- Roininen, H., & Tahvanainen, J. (1989). Host selection and larval performance of two willow-feeding sawflies. *Ecology*, 70(1), 129-136.
- Roininen, H. (1991). Temporal change in the location of egg-laying by a bud-galling sawfly, *Euura mucronata*, on growing shoots of *Salix cinerea*. *Oecologia*, 87(2), 265-269.
- Roininen, H., Vuorinen, J., Tahvanainen, J., & Julkunen-Tiitto, R. (1993). Host preference and allozyme differentiation in shoot galling sawfly, *Euura atra*. *Evolution*, 47(1), 300-308.

- Rowell-Rahier, M., Pasteels, J.M. (1986). Economics of chemical defense in *Chrysomelinae*. *Journal of Chemical Ecology*, 12(5), 1189-1203.
- Salminen, J.P. & Karonen, M. (2011). Chemical ecology of tannins and other phenolics: we need a change in approach. *Functional Ecology*, 25(2), 325-338.
- Salminen, J.P., Karonen, M., & Sinkkonen, J. (2011). Chemical ecology of tannins: Recent developments in tannin chemistry reveal new structures and structure-activity patterns. *Chemistry-A European Journal*, 17(10), 2806-2816.
- Salminen, J.P., Lahtinen, M., Lempa, K., Kapari, L., Haukioja, E. & Pihlaja, K. (2004). Metabolic modifications of birch leaf phenolics by an herbivorous insect: Detoxification of flavonoid aglycones via glycosylation. *Zeitschrift Fur Naturforschung C*, 59(5-6), 437-444.
- Shannon, R. E. & J. W. Brewer. (1980). Starch and sugar levels in three coniferous insect galls. *Journal of Applied Entomology*, 89(1-5), 526-533.
- Shorthouse, J.D., & Rohfritsch, O. (1992). *Biology of Insect-Induced Galls*. New York, etc.: Oxford University Press.
- Shorthouse, J.D., Wool, D., & Raman, A. (2005). Gall-inducing insects: Nature's most sophisticated herbivores. *Basic and Applied Ecology*, 6(5), 407-411.
- Schoonhoven, L.M., van Loon, J.J.A., & Dicke, M. (2005). *Insect-plant biology*. Oxford University Press, New York.
- Skvortsov, A.K. (1999). *Willows of Russia and Adjacent Countries*. Joensuu, Finland: University of Joensuu.
- Soetens, P., Rowell-Rahier, M., & Pasteels, J.M. (1991). Influence of phenolglucosides and trichome density on the distribution of insects herbivores on willows. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 59(2), 175-187.
- Stone, G.N., & K. Schönrogge (2003). The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(10), 512-522.
- Stone, G.N., Hernandez-Lopez, A., Nicholls, J.A., di Pierro, E., Pujade-Villar, J., Melika, G., & Cook, J.M. (2009). Extreme host plant conservatism during at least 20 million years of host plant pursuit by oak gallwasps. *Evolution*, 63(4), 854-869.
- Stone, G.N., Schonrogge, K., Atkinson, R.J., Bellido, D., & PujadeVillar, J. (2002). The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, 47(1), 633-688.

- Strong, D. R., Lawton, J. H., & Southwood, S. R. (1984). *Insects on Plants. Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications.
- Summers, C.B., Felton, G.W. (1994). Prooxidant efekt of phenolic acids on the generalist herbivore *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae): potential mode of action for phenolic compounds in plant anti-herbivore chemistry. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 24(9), 943-953.
- Tahvanainen, J., Julkunen-Tiitto, R., & Kettunen, J. (1985). Phenolic glycosides govern the food selection pattern of willow feeding leaf beetles. *Oecologia*, 67(1), 52-56.
- Takabayashi, J., Dicke, M. (1996). Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Trends in Plant Science*, 1(4), 109-113.
- Ter Braak, C.J., & Šmilauer, P. (2012). *CANOCO Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination (version 5.0)*. Ithaca: Biometris.
- Turlings, T.C.J., Loughrin, J.H., McCall, P.J., Röse, U.S., Lewis, W.J., & Tumlinson, J.H. (1995). How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(10), 4169-4174.
- Van Etten, C.H., & Tookey, H.L. (1979). Chemistry and biological effects of glucosinolates. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, 471-500.
- Vane-Wright, D. (2004). Entomology: butterflies at that awkward age. *Nature*, 428(6982), 477-480.
- Volf M., Pyszko P., Abe T., Libra, M., Kotásková N., Šigut M., Kumar R., Kaman O., Butterill P. T., Šipoš J., Abe H., Fukushima H., Drozd P., Kamata N., Murakami M., Novotny V. (2017). Phylogenetic composition of host plant communities drives plant-herbivore food web structure. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 556-565.
- Volf, M., Hrcek, J., Julkunen-Tiitto, R., & Novotny, V. (2015a). To each its own: differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal Of Animal Ecology*, 84(4), 1123-1132.
- Volf, M., Julkunen-Tiitto, R., Hrcek, J., & Novotny, V. (2015b). Insect herbivores drive the loss of unique chemical defense in willows. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(1), 88–98.

- Wahlberg, N. (2001). The phylogenetics and biochemistry of host-plant specialization in *Melitaeine* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Evolution*, 55(3), 522-537.
- War, A.R., Paulraj, M.G., Ahmad, T., Buhroo, A.A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., & Sharma, H.C. (2012). Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), 1306-1320.
- Wheat, C.W., Vogel, H., Wittstock, U., Braby, M.F., Underwood, D., & Mitchell-Olds, T. (2007). The genetic basis of a plant–insect coevolutionary key innovation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(51), 20427-20431.
- Whitham, T.G. (1979). Territorial behaviour of Pemphigus gall aphids. *Nature*, 279(5711), 324-325.
- Whittaker, R.H., & Feeny, P.P. (1971). Allelochemicals: chemical interactions between species. *Science*, 171(3973), 757-770.
- Wittstock, U., Agerbirk, N., Stauber, E.J., Olsen, C.E., Hippler, M., Mitchell-Olds, T., & Vogel, H. (2004). Successful herbivore attack due to metabolic diversion of a plant chemical defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(14), 4859-4864.
- Wu, J., Nyman, T., Wang, D.C., Argus, G.W., Yang, Y.P., & Chen, J.H. (2015). Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1), 31.
- Zinovjev, A.G. (1993). Subgenera and Palaearctic species groups of the genus *Pontania*, with notes of the taxonomy of some European species of the viminalis-group (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Zoosystematica Rossica*, 2, 145-154.
- Zinovjev, A.G. (1995). The gall-making species of *Pontania* subgenus *Eupontania* (Hymenoptera: Tenthredinidae) of Eastern Fennoscandia and their host plant specificity. *Acta Zoologica Fennica*, 199, 49-53.
- Zvereva, E.L., Kozlov, M.V., & Niemelä, P. (1998). Effects of leaf pubescence in *Salix borealis* on host-plant choice and feeding behaviour of the leaf beetle, *Melasoma lapponica*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89(3), 297-303.

7. Přílohy

Příloha 1. Určení hálek tvořících členovců na jednotlivých druzích hostitelských vrb.

Morfodruhy	Řád	Čeleď	Druh	Počet hálek
<u>Salix aurita</u>				
SALAURSW001	Diptera	Agromyzidae	<i>Hexomyza simplicoides</i>	714
SALAURSW002	Lepidoptera	Sesiidae	<i>Synanthedon flaviventris</i>	486
SALAURSWP001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura mucronata</i>	236
SALARUSWS003	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga salicis</i>	223
SALARUR001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga cinerearum</i>	410
SALARUR002	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga iteobia</i>	230
<u>Salix caprea</u>				
SALCAPSW001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura amerinae</i>	1220
SALCAPSW002	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga salicis</i>	244
SALCAPSWL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania tuberculata</i>	1302
SALCAPSWP001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura mucronata</i>	1148
SALCAPSWP002	Prostigmata	Eryophyidae	<i>Stenacis triradiata</i>	344
<u>Salix cinerea</u>				
SALCINSWP001	Coleoptera	Curculionidae	<i>Dorytomus taetinatus</i>	112
SALCINSWS001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Iteomyia capreae</i>	1073
SALCINSWS002	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga salicis</i>	235
SALCINSWS003	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura cinerea</i>	284
SALCINSWL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania tuberculata</i>	756
SALCINCUL001	Prostigmata	Eriophyidae	<i>Aculus craspedobius</i>	313
SALCINROS001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga iteobia</i>	205
<u>Salix fragilis</u>				
SALFRABLL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania proxima</i>	1890
SALFRABLL002	?	?	?	148
SALFRACULL001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga marginemtorquens</i>	1066
SALFRASWS001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga saliciperda</i>	1048
SALFRASWS002	?	?	?	441
SALFRASWL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura testaceipes</i>	978
SALFRAGLL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania viminalis</i>	255
<u>Salix pentandra</u>				
SALPENSWP001	?	?	?	77
SALPENSW001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura amerinae</i>	344
SALPENSW002	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura atra?</i>	64

SALPENSWS001	?	?	?	66
SALPENBLL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania proxima</i>	520
SALPENCUL001	Prostigmata	Eriophyidae	?	192
<u>Salix purpurea</u>				
SALPURSWS001	Lepidoptera	Sesiidae	<i>Synanthedon flaviventris</i>	509
SALPURBLL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania vesicator</i>	1116
SALPURCUL001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga marginemtorquens</i>	797
SALPURPIL001	Prostigmata	Eriophyidae	?	478
SALPURROS001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga rosaria</i>	895
<u>Salix rosmarinifolia</u>				
SALROZSWS001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura weiffenbachii</i>	107
SALROZSWL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania collacteana</i>	69
SALROZBLL001	?	?	?	102
<u>Salix viminalis</u>				
SALVIMSWP001	?	?	?	167
SALVIMSWS001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Euura atra</i>	511
SALVIMBLL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania proxima</i>	481
SALVIMCUL001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Rabdophaga marginemtorquens</i>	209
SALVIMGLL001	Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Pontania viminalis</i>	149
<u>Populus tremula</u>				
POPTRESWS001	Coleoptera	Cerambycidae	<i>Saperda populnea</i>	83
POPTRESWL001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Harmandiola cavernosa</i>	870
POPTREBLL001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Lasioptera populnea</i>	731
POPTRECON001	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Harmandiola globuli</i>	180

Příloha 2. Ochranné vlastnosti vrb a topolu převzaté z práce Volf et al. (2015a). Salicyláty a flavonoidy byly analyzovány pomocí kapalinové chromatografie (HPLC). Rozpustné kondenzované taniny byly měřeny pomocí spektrofotometrie za použití kyseliny chlorovodíkové a butanolového extraktu. Pokryvnost trichomů byla odhadnuta pomocí průměrného pokrytí trichomů (%) na 5mm² ploše listu. Poměr dusíku a uhlíku (N:C) byl měřen z usušené biomasy za použití 30mg sušiny. Více informací naleznete ve studii Volf et al. (2015a).

	Saliciláty (mg/g)	Flavonoidy (mg/g)	Taniny (mg/g)	N:C (*10⁻²)	Trichomy cover (%)
<i>Salix aurita</i>	0.0	29.5±4.4	194.8±44.4	6.71±1.05	19±3.0
<i>S. caprea</i>	0.0	10.6±2.2	138.8±43.0	5.74±1.30	26±3.5
<i>S. cinerea</i>	0.0	15.0±2.5	159.1±61.3	6.42±1.28	21±2.0
<i>S. fragilis</i>	27.8±10.0	25.5±7.2	51.9±33.2	6.77±1.37	0
<i>S. pentandra</i>	41.8±20.3	60.6±10.5	190.7±34.3	5.67±1.60	0
<i>S. purpurea</i>	164.8±36.5	21.3±2.6	42.7±56.5	6.22±0.99	0
<i>S. rosmarinifolia</i>	169.0±32.2	20.9±1.2	133.4±82.1	5.44±0.89	14±4.0
<i>S. viminalis</i>	0.0	16.0±3.4	137.4±35.6	7.78±0.96	36±7.3
<i>Populus tremula</i>	19.4±14.9	33.8±8.3	38.2±35.6	5.79±1.56	0