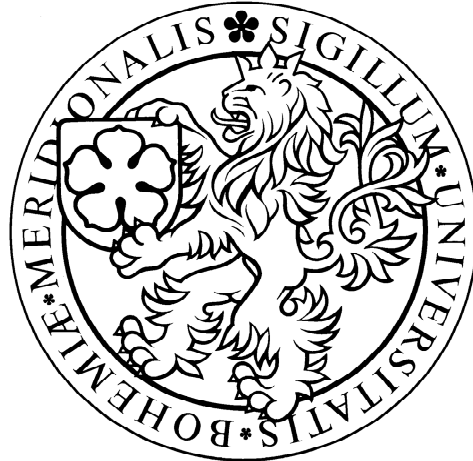


**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta**



**Obranná strategie živných rostlin a voltinismus u mandelinek
(Chrysomelidae)**

Magisterská diplomová práce

Bc. Dita Ungerová

**Školitel : Zdeněk Fric PhD.
Konzultant: Jan Bezděk PhD.**

2007

Ungerová D. (2007) Obranná strategie živných rostlin a voltinismus u mandelinek (Chrysomelidae). [Host plants defence strategies and voltinism in leaf/ beetles (Chrysomelidae). Master thesis, in Czech] -pp. Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

This study focuses on voltinism in Chrysomelidae in context of apparency host plants theory. Host plants developed two different strategies and use quantitative defense and/or qualitative defense against herbivory.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně, pouze s pomocí uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, dne.....2007

.....

Poděkování:

Můj dík patří hlavně mému skvělému školiteli Zdeňku Fricovi za svatou trpělivost, ochotu a obrovskou pomoc a podporu.

Dále bych chtěla poděkovat Honzovi Bezděkovi za poskytnutí cenné literatury, odborné rady a pomoci. A také Aleškovi Bezděkovi, který to se mnou celé vydržel a nenechal mě to vzdát. Moc děkuji všem, kteří mě podporovali, zejména mojí babičce Ing. Evě Ungerové.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíle práce.....	5
3. Materiál a metodika.....	6
3.1. Přehled potravních strategií mandelinek.....	6
3.2. Velikost těla a areál rozšíření.....	7
3.3. počty generací u evropských mandelinek.....	7
3.4. Klasifikace hostitelských rostlin.....	8
3.5. Fylogeneze evropských mandelinek.....	9
3.6. Analýza dat.....	10
4. Výsledky.....	12
5. Diskuze.....	19
6. Závěr.....	21
7. Literatura.....	22
8. Příloha.....	30

1. Úvod

Jedním z hlavních témat ekologických výzkumů jsou interakce mezi rostlinami a herbivory. Cílem mnoha studií bylo odhalit, jak fungují systémy herbivor x rostlina v ekologickém čase a jak se během evolučního času vyvíjely. Velkým krokem vpřed bylo zjištění, že různé druhy hmyzu reagují na různé sekundární metabolity, které se v rostlinách vyskytují. Některé z nich jsou dokonce toxické, a to i pro jiné živočišné skupiny. Přítomnost nechutných nebo dokonce jedovatých látek v rostlinných tkáních působí jako ochrana před herbivory. Některé druhy hmyzu však dokázaly svůj organizmus přizpůsobit své hostitelské rostlině a vytvořila se u nich tolerance k některým chemickým látkám. Tato pozorování vedla k formulaci teorie koevoluce mezi hmyzem a rostlinami (Fraenkel, 1959).

Na základě poznatků o koevoluci a chemismu rostlin formuloval Feeny (1976) svou hypotézu o souvislosti chemické obrany a apparentnosti rostlin. Jeho práce se opírá o mnohaleté studium interakcí mezi herbivorním hmyzem a duby (*Quercus robur*) a několika druhy brukvovitých rostlin (Brassicaceae). Došel k závěru, že mezi těmito dvěma rostlinnými modely existují nesporné rozdíly v typu chemické i mechanické obrany. V dubových listech je obsaženo velké množství taninů. Ty fungují jako inhibitory růstu larev, jak bylo například zjištěno u motýlů (Tikkanen a kol., 2000). Na druhé straně, u rostlin z čeledi Brassicaceae jsou hlavní chemickou složkou jedovaté glukosinoláty. V listech jsou přítomny v relativně malém množství (řádově desetiny procenta v čerstvém listu) – ovšem v závislosti na stanovišti rostliny a stáří listu. Glukosinoláty snižují fitness hmyzu a u citlivých druhů mohou být až smrtelně jedovaté. Avšak u adaptovaného hmyzu je vývoj poměrně rychlý – housenky motýlů, které přirozeně žijí na Brassicaceae mají mnohem rychlejší vývoj než housenky žeroucí na dubech (Feeny, 1976).

Vzhledem k těmto skutečnostem Feeny vymezil dvě strategie obrany proti herbivorii. Kvalitativní bariéru představují glukosinoláty, fenolické glykosidy, případně alkaloidy. Jejich obsah v rostlinných tkáních se během sezóny nijak významně nemění. Na neadaptovaný hmyz mají vliv už při nízkých koncentracích, avšak druhy, které se koevolucí přizpůsobily dokáží glukosinoláty a ostatní jedovaté látky s úspěchem detoxikovat.

Na druhé straně, taniny jsou rostlinou ukládány během sezóny postupně a fungují jako kvantitativní obranný mechanismus (Feeny, 1970). Jeho efektivnost se v průběhu sezóny zvyšuje. Taniny výrazně snižují růstovou rychlost hmyzu, který je přijímá v potravě. Tomuto typu obrany se lze jen těžko přizpůsobit a proto má většina herbivorního hmyzu, jehož larvy

žerou listy stromů, pouze jednu generaci za rok. Ovšem i taniny jsou dvojího typu. Hydrolyzované taniny, jejichž hladina je po celou dobu vývoje listu prakticky stejná a kondenzované taniny (jsou zodpovědné za zpomalení vývoje herbivora), které se vytvářejí až v pozdějším období zrání listu. Jejich množství se během sezony kumuluje. Prakticky jediným únikem je ožírání mladých listů v nichž se kondenzované taniny ještě nestihly nashromáždit (Feeny, 1970; Ossipov a kol., 1997).

Význam kontrastu mezi obsahem taninů a glukosinolátu lze snadno pochopit, když se zaměříme na dostupnost dubů a Brassicaceae pro herbivory v ekologickém čase. Většina Brassicaceae jsou efemerní rostliny, charakteristické pro ranná sukcesní stádia a pro herbivory poměrně těžko naležitelné. Jejich životní strategie je rychle vyrůst, vyprodukovat velké množství semen a tím rychle obsadit nové lokality. Takové rostliny nemohou věnovat energii na postupné ukládání sekundárních metabolitů, neboť by to snižovalo jejich rychlost růstu, rychlost rozmnožování a také schopnost kompetovat ostatním rostlinám. Naopak duby jsou dominantním porostem klimaxového lesa. V ekologickém čase nemohou před herbivory uniknout a čelí tak z jejich strany silnému tlaku. V tomto případě je investice do kvantitativní obrany na místě. Rostlina tak výrazně zvyšuje své fitness.

Z toho vyplývá, že úspěšnost rostlin nezávisí jen na jejich velikosti, růstové formě a generačním cyklu. Feeny (1976) proto ve své práci řadí rostliny do dvou skupin – apparentní – tedy takové, které jsou pro herbivora snadno dostupné po celou vegetační dobu. Pro kvantitativní obrannou strategii je charakteristická velká investice ze strany rostliny. Ukládané látky jsou makromolekulárního charakteru a jejich negativní vliv se projeví až při vysokých koncentracích. Příkladem takových látek jsou taniny, celulóza a křemičitany. Tento druh obrany zpomaluje růst herbivora, ten je pak více vystaven predáčnímu tlaku i případné parazitaci (Feeny, 1976). Takovými rostlinami bývají dřeviny a trávy.

Druhou skupinou jsou rostliny neapparentní. Mají neprediktabilní rozmístění a protože jsou hůře naležitelné, mohou herbivorům úspěšněji unikat. Lze je tudíž využívat jen omezeně. Pro tento typ rostlin je výhodnější investovat do typu obranné strategie, která je účinná proti širokému spektru neadaptovaných generalistů. Kvalitativní ochrana nevyžaduje od rostliny velké energetické investice, neboť využívá látky účinné v nízkých koncentracích (glukosinoláty, alkaloidy ...). Ačkoliv bylo během výzkumu této problematiky stanoveno široké spektrum sekundárních metabolitů, které mají přímou souvislost s kvalitativní obranou (Rosenthal a Berenbaum, 1991), alkaloidy a glukosinoláty patří jednoznačně mezi nejprobádanější skupiny (Cordell, 2003).

Souhrnně řečeno, apparentní rostliny využívají spíše kvantitativní obrannou strategii (taniny), zatím co neapparentní rostliny kvalitativní (glukosinoláty, alkaloidy, fenolické glykosidy). Avšak rozdělení rozhodně není striktní a v mnoha případech se obě strategie doplňují (Futuyma, 1976). Často studovaným stromem je v této souvislosti bříza. V jejích listech byla stanovena celá řada sekundárních metabolitů. Kvalitu a následnou využitelnost listu však určují i jiné faktory, jako třeba obsah dusíku a vody (Kause a kol., 1999).

U hmyzu však není preference k některému typu rostliny založena výhradně na jejím chemickém složení. Výraznou roli zde hrají i další faktory – např. velikost těla herbivora a stáří listů (Čížek, 2005). Předmětem studie byla hypotéza, že velikost těla koreluje s preferencí mladých listů. Testovanou skupinou byl herbivorní hmyz (pouze okusovači listů) žijící na *Ficus wassa*. Experimenty na 48 druzích dokázaly, že mezi velikostí těla jedince a preferencí pro mladé listy existuje negativní korelace. Zatímco malé druhy jednoznačně preferovaly mladé listy, větší druhy vykazovaly takovou preferenci jen slabě nebo vůbec. Tento vztah byl pozorován u celé řady herbivorů bez ohledu na taxonomické zařazení. Z jeho závěrů vyplývá, že vyšší tuhost listů a nízký obsah živin jsou pro malé druhy limitujícími faktory a tím jim neumožňují využívat starší listy jako potravu. Zatímco nutriční hodnota je zásadním omezením z hlediska vysoké rychlosti metabolismu a poměrně nízké efektivity trávení malých druhů herbivorního hmyzu, tuhost je pro ně mechanickou překážkou. Nutno dodat, že velkou roli hraje i snížení obsahu vody ve starších listech (Reese a Beck, 1978; Scriber, 1977, 1979). Ke změnám nutričních hodnot jsou nejcitlivější larvy prvního instaru (Zalucki a kol., 2002). Protože vývoj listů je sezónní záležitostí (vyrostou všechny najednou, pak už jen jsou), vhodné listy jsou k dispozici pouze v omezeném časovém období a tím je limitován počet generací, které jsou schopny jednotlivé druhy hmyzu na hostitelské rostlině vytvořit.

Vztahem mezi počtem generací a typem obranné strategie živné rostliny se zabývá i práce Čížka a kol. publikovaná v roce 2006. Autoři zvolili jako modelovou skupinu evropské denní motýly. Ti jsou mezi profesionálními i amatérskými entomology velmi populární, takže poznatky o jejich bionomii jsou rozsáhlé a snadno dostupné. Zároveň jejich larvy využívají širokého spektra hostitelských rostlin. Podařilo se prokázat, že druhy motýlů, jejichž larvy se vyvíjejí na bylinách mají statisticky průkazně větší počet generací za rok než druhy vyvíjející se na stromech či travinách. Prokazatelný vliv na počet generací má též velikost těla. Čím větší je dospělec daného druhu, tím méně má generací za rok.

Předkládaná práce přímo navazuje na Čížkovu studii. Jejím cílem je testovat podobné hypotézy na jiné modelové skupině herbivorního hmyzu. Snažila jsem se najít takovou

skupinu, kde značná část larev okusuje zelené listy rostlin. Důležitým kritériem byla i probádanost skupiny a dostatek věrohodných dat o bionomii jednotlivých druhů. V úvahu přicházely dvě dostatečně široké skupiny herbivorního hmyzu– nosatcovití (Curculionidae) a mandelinkovití (Chrysomelidae). Nosatcovití jsou sice počtem druhů v Evropě bohatší (Freude a kol., 1983), ale znalost bionomie jednotlivých druhů, s výjimkou několika lesních a zemědělských škůdců, je zcela nedostačující. Navíc je v této skupině poměrně značné množství taxonomických problémů a nedostatek odborníků na danou skupinu, a je zde i řada druhů, živících se jinou potravou, než listím. Proto jsem se zaměřila na mandelinky, kde je mnohem větší množství publikovaných dat.

2. Cíle práce:

- 1) Sestavit matici primárních dat o evropských mandelinkách na základě excerptce literatury
Zjišťované údaje - potravní strategie larev včetně typu živných rostlin
 - velikost těla
 - počet generací za rok
 - areál rozšíření v rámci Evropy
- 2) Sestavení kladogramu evropských mandelinek
- 3) Analýza získaných dat pomocí dvou metod (zohledňující x nezohledňující fylogenetickou příbuznost druhů)
- 4) Srovnání získaných výsledků s obdobnou studií Čížka a kol. (2006)

3. Materiál a metodika

Pro testování hypotézy, že v temperátních podmínkách budou mít herbivoři na rostliny využívajících kvantitativní ochranu menší počet generací za rok, jsem vybrala čeleď mandelinkovití (Chrysomelidae), která patří k největším herbivorním čeledím brouků. Protože ekologie a taxonomie je nejlépe známá u evropských mandelinek, byly pro analýzu zvoleny právě evropské druhy. Excerpcí literárních zdrojů jsem zjišťovala údaje o počtech generací jednotlivých druhů, okruzích živných rostlin a dále o velikosti těla a geografickém rozšíření rámci Evropy. Základním zdrojem dat o způsobu života mandelinek byla sedmidílná série monografických prací o evropských druzích vydaná v rámci Fauna Polski v letech 1985-2000 (Warchalowski, 1985, 1991, 1993, 1994, 1995, 1998 a 2000). V těchto monografiích byly zpracováno 796 druhů mandelinek z téměř celé Evropy, kromě druhů vyskytujících se na východě evropské části Ruska a Ukrajiny. Nezahrnují také druhy nejjižnější Evropy (jih Španělska, Malta, Sicílie, Sardinie). Data získaná z Warchalowského monografií byla doplněna ještě údaji ze dvou svazků o mandelinkách publikovaných v rámci Faune de France (Doguet, 1994; Bordy, 2000). Z hlediska bionomických údajů byla velmi užitečná i starší práce o Galerucinae Ukrajiny (Brodij, 1973). Kompletní matice primárních dat obsahovala údaje o počtech generací, živných rostlinách, geografickém rozšíření a velikosti těla pro 157 druhů mandelinek.

3.1. Přehled potravních strategií mandelinek

Údaje o živných rostlinách jsem přebírala z výše uvedených monografických prací a ověřovala nebo doplňovala z dalších literárních zdrojů, např. Urban (1981), Kasap a Crowson (1976), Fuss a kol. (2005). Protože zdaleka ne všechny druhy evropských mandelinek se živí v larválním stadiu okusováním listů rostlin, následující taxony byly z analýzy vyřazeny, neboť jejich larvy mají odlišné potravní strategie.

Donaciinae – larvy žerou na kořenech nebo stoncích vodních rostlin, převážně pod vodou (např. Bienkovski, 1996).

Zeugophorini: *Zeugophora* – larvy minují v listech (Lee, 1998).

Bruchinae – larvy jsou specializovanými konzumenty semen.

Clythrinae – larvy jsou myrmekofilní. Tato strategie byla potvrzena u rodu *Clythra* a předpokládala se i u ostatních evropských zástupců této podčeledi (Warchalowski, 1991). Nicméně recentní výzkum na *Coptocephala rubicunda* prokázal, že alespoň larvy prvního instaru žijí mimo mraveniště a živí se suchými listy nebo stonky bylin rodu *Pimpinella* (Pietrykowska, 2000).

Cryptocephalinae – larvy se živí ovadlými nebo uschlými listy (Schöller, 1993; Steinhausen, 1996; Owen, 2002, 2003).

Eumolpinae – larvy žerou na kořenech hostitelských rostlin (Warchalowski, 1993).

Galerucinae: Luperini – larvy žerou na kořenech hostitelských rostlin (Brovdij, 1973; Warchalowski, 1994).

Alticinae – s výjimkou nominotypického rodu *Altica* a některých dalších málo početných rodů (např. *Mniophila* – viz. Cox, 1997), larvy většiny ostatních rodů minují ve stoncích a listech živných rostlin, případně se živí na jejich kořenech (Fornasari, 1996, 2004; Perner, 1996; Windig a Vrieling, 1996; Wig, 2004).

3.2. Velikost těla a areál rozšíření

Pro vyjádření velikosti těla jsem použila průměrnou délku dospělého podle Warchalowského (1985-2000). Pro stanovení areálu rozšíření jsem vycházela z distribučních map ze stejných literárních zdrojů. Mandelinky jsem rozdělila do tří geografických pásem: severoevropské – vyskytuje se v pobaltských státech a ve státech severní Evropy; jihoevropské – vyskytuje se od Francie, Itálie, Slovinska a Rumunska na jih; stredoevropské – areál výskytu leží mezi oběma předešlými kategoriemi. Samozřejmě, jednotlivé druhy se mohou vyskytovat také ve dvou nebo ve všech třech pásmech.

3.3. Počty generací u evropských mandelinek

Znalosti o počtu se ukázaly jako limitující faktor při tvorbě matice primárních dat. Zatímco údajů o živných rostlinách je pro evropské druhy dostatek, larvální vývoj byl zatím detailně sledován převážně u zemědělsky významných druhů, případně u druhů, které byly testovány jako potenciální pomocníci při likvidaci invazních rostlin (např. Hight a kol., 1995; Nokkala a Nokkala, 1998). Kromě souhrnných monografií jsem pro zjištění nebo ověření

počtu generací využila řadu menších bionomických studií na jednotlivé druhy (Kasap a Crowson, 1976; Pietrykowska, 2005; Piesik a Lamparski, 2004; Schmidt, 1988; Steinhausen, 1996, Urban, 1981, 1995, 1997, 1998, 1999, 2000).

Vzhledem k tomu, že počty generací u mnoha druhů v závislosti na nadmořské výšce a v podmínkách Evropy směrem na jih varírují (např. Warchalowski, 1985), bylo použito následující zjednodušené kódování počtu generací:

0.5 – druhy s víceletými larválními cykly (semivoltinní)

1.0 – druhy v celém evropském areálu výskytu pouze s jednou generací za rok

1.5 – druhy s jednou generací za rok, v příhodných letech nebo na části areálu se dvěma generacemi

2.0 – druhy se dvěma generacemi za rok

2.5 – druhy se dvěma generacemi za rok, v příhodných letech nebo na části areálu se třemi generacemi (polyvoltinní)

Velká většina evropských druhů mandelinek má pouze jedinou generaci v roce. Vyšší počet generací je méně častý, extrémním druhem je v tomto ohledu *Gastroidea viridula*, která má 3-4 generace za rok. Na druhé straně, mandelinky rodu *Timarcha* mají víceleté vývojové cykly.

3.4. Klasifikace hostitelských rostlin podle způsobu obrany proti herbivorii

Rostliny velmi zřídka využívají pouze jeden typ obrany proti herbivorům. Takže jakákoliv klasifikace rostlin podle typu obrany je velmi obtížná (např. Stamp, 1993; Bustamante a kol., 2006). „Plant apparency theory“ (Feeny, 1976) předpokládá, že kvalitativní obrana bude převládat u rostlin menších, s kratší dobou života (= neapparentní rostliny), zatímco rostliny větší a dlouhověké více využívají kvantitativní obranu, tuhnutí listů a snižování nutriční hodnoty listů (= apparentní rostliny). Apparenci je třeba vždy uvažovat v souvislostech a jako relativní veličinu. Strom bude vždy více apparentní než bylina, ale i v rámci stromů najdeme druhy více apparentní než jiné.

Pro potřeby této práce byly hostitelské rostliny rozděleny podle apparence následujícím způsobem:

apparentní rostliny – dřeviny a trávy

neapparentní rostliny – širokolisté byliny

Na rozdíl od motýlů (Čížek a kol., 2006), u žádného ze zkoumaných druhů mandelinek nedošlo k situaci, kdy by se jeden druh mohl současně vyvíjet jak na apparentní tak i neapparentní rostlině.

3.5. Fylogeneze evropských mandelinek

Mandelinkovití (Chrysomelidae) představují jednu z největších čeledí brouků, do současné doby je popsáno přes 35 tisíc druhů, celkový odhad je pak téměř dvojnásobný (Reid, 2000). Vzhledem k popularitě a druhové bohatosti celé skupiny není žádným překvapením, že existuje celá řada taxonomických koncepcí, často dosti kontroverzních. V této práci jsem akceptovala systém Reida (1995) a Duckett a kol. (2004), podle kterých Chrysomelidae *sensu lato* zahrnují 17 podčeledí, včetně Bruchinae.

Protože úplná fylogenetická analýza pro evropské mandelinky zatím není k dispozici, pro potřebu této práce byl vytvořen kombinovaný kladogram na základě publikovaných prací. Pro skupiny, kde neexistuje žádná vhodná fylogenetická analýza, byla použita formální taxonomická rodová klasifikace.

Základem byla fylogenetická analýza podčeledí a tribů publikovaná Reidem (1995), která byla založena na morfologických znacích jak dospělců, tak i larválních stadií. Tuto matici později reanalyzoval Schmitt (1996) a recentně doplnili o molekulární data Duckett a kol. (2004).

Pro jednotlivé podčeledi jsou fylogenetické analýzy dostupné pouze omezeně. Eumolpinae byli zpracováni na základě recentní studie Gómez-Zurita a kol. (2005), Chrysomelinae podle Gómez-Zurita (2004), Gómez-Zurita a kol. (1999) a doplnění formální klasifikací podle Daccordi (1994). Hispinae a Cassidinae jsou považovány za sesterské skupiny, přestože monotypii Cassidinae ve vztahu k Hispinae zpochybnil Borowiec (1995). Sporné taxony se ovšem netýkají palearktické oblasti. Naprosto chaotickými skupinami jsou Galerucinae a Alticinae, především díky počtu rodů a druhů, které obě skupiny zahrnují (viz např. Kim a kol., 2003 a Duckett a kol., 2004). Pro tyto podčeledi, stejně jako pro zbývající skupiny byla využita formální tribální a rodová klasifikace v pojetí Warchalowského (1985, 1991, 1994, 1995).

3.6. Analýza dat

Při analyzování vlivu ekologických proměnných na počet generací jsem aplikovala dva rozdílné přístupy. Tím prvním byly modely nekontrolované na fylogenetickou příbuznost jednotlivých druhů. Přestože jednotlivé druhy nejsou na sobě nezávislé, příbuzné druhy často mívají podobnější vlastnosti než nepříbuzné, takovéto analýzy jsou používány dlouhá desetiletí a tak umožňují srovnání mezi sebou. Druhým přístupem je aplikace vážení příbuznosti jednotlivých druhů mezi sebou. Zde ovšem, zvláště u druhů nedostatečně prozkoumaných, tyto analýzy představují naše současné znalosti a je možné, že při hlubším poznání v budoucnu budou vztahy jiné.

Údaje o počtu generací evropských mandelínek nemají normální rozdělení, převažují druhy monovoltinní, kdežto druhů polyvoltinních je velmi málo. Proto jsem pro analýzy nekontrolované na fylogenetickou příbuznost použila metody zobecněných lineárních modelů (GLM) s Poissonovou distribucí z programového balíku R (Faraway, 2004). Testovala jsem každou proměnnou zvlášť proti nulovému modelu.

Pro analýzy kontrolované na fylogenetickou příbuznost jsem aplikovala metodu nezávislých kontrastů (Felsenstein, 1985). Tato metoda je založena na vážených rozdílech znaků sesterských skupin na fylogenetických stromech. Důležitou informací je zde délka jednotlivých větví, kdy delší evoluční doba vyprodukuje větší rozdíly mezi sesterskými větvemi, a tím pádem způsobí větší váhu ve statistických analýzách. Z toho plyne, že kontrasty musí být standardizovány podle délky větví (Garland a kol., 1992) a správná standardizace délky větví se může lišit znak od znaku (Garland a kol. 2002).

Samozřejmě, že informace o „skutečné“ délce větví nejsou vždy dostupné. Metody pro nastavení neznámých délek větví obsahují standardizaci Grafen, Pagel, Nee a konstantní délku větví (Garland a kol., 1992, 2002). Příslušná standardizace délky větví vyžaduje absolutní hodnoty nezávislých kontrastů nezávislé na jejich chybě. Signifikantní lineární či nelineární vztah mezi hodnotou kontrastu a jeho chybou indikuje nesprávnou standardizaci délky větví.

Nezávislé kontrasty byly spočítány pomocí balíku PDAP ver. 6.0 (Garland a kol., 2002). Tento program umožňuje analýzu kategorických proměnných a dokáže spočítat i kontrasty u málo rozlišených stromů. Pro vybrání vhodné standardizace byla každá proměnná zvlášť porovnávána pro všechny čtyři typy standardizací proti příslušné chybě, a standardizace s nejméně signifikantním vztahem byla vybrána pro další analýzy. Takto

vybrané standardizované proměnné byly poté porovnávány se standardizovanými kontrasty počtu generací pomocí lineárních regresí s nulovým průsečíkem s osou Y (Garland a Diaz-Uriarte, 1999; Garland a kol. 1999; Garland a Ives, 2000).

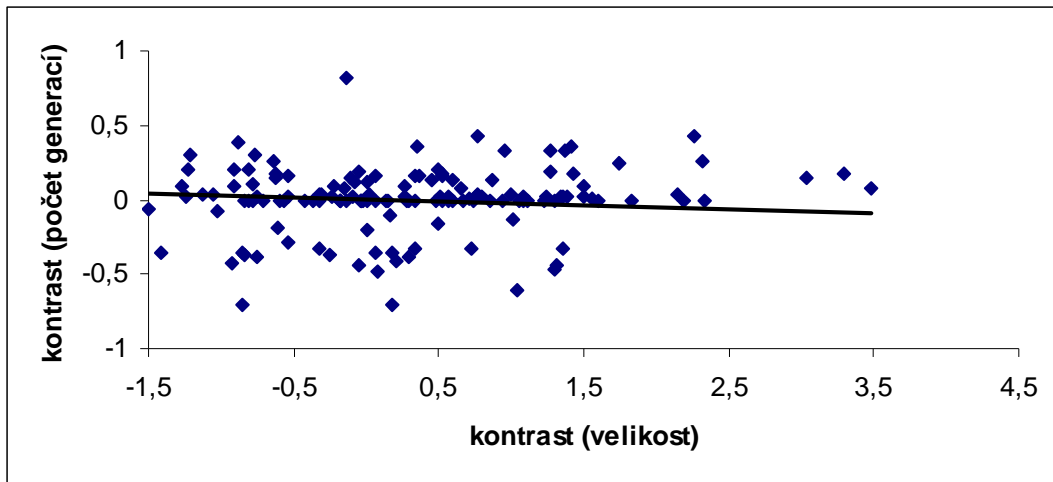
4. Výsledky

Výsledky analýzy dat pomocí GLM (nekontrolované na fylogenezi) jsou shrnuty v tabulce č. 1. Analýza závislosti mezi počtem generací a velikostí těla evropských mandelínek indikuje trend, že větší druhy inklinují k menšímu počtu generací za rok (graf č. 1b). Vztahy mezi počtem generací a jednotlivými typy živných rostlin vyšly neprůkazně, ale grafy č. 2-4 naznačují několik trendů. Druhy mandelínek žijící na neapparentních rostlinách (šírokolisté byliny), mají tendenci k vytváření menšího počtu generací než druhy žijící na apparentních rostlinách (dřeviny + trávy) – graf č. 2b.

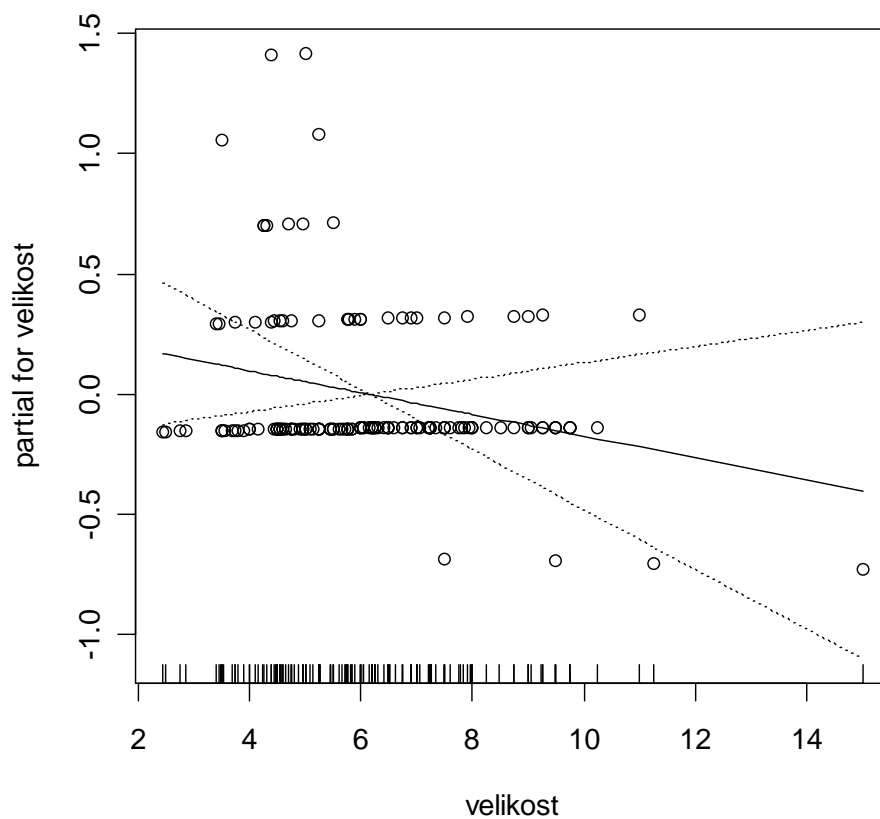
Počet druhů mandelínek vázaných na trávy je malý (pouze 4 druhy), z nichž tři jsou monovoltinní. Druhy žijící na dřevinách mají tendenci k vyššímu počtu generací než druhy na bylinách + trávách. Nebyla prokázána žádná závislost mezi počtem generací a geografickým areálem jednotlivých druhů. Horské druhy (celkem 16 druhů) jsou všechny striktně monovoltinní, ale vzhledem k tomu, že také u ostatních druhů mandelínek výrazně převládá monovoltinismus, ani vztah mezi horskými druhy a počtem generací nevyšel průkazně.

Tabulka č. 3 shrnuje výsledky analýzy po zohlednění fylogenetických vztahů (kladogram viz. příloha č. 1). V tomto případě opět vztah mezi velikostí těla a počtem generací není průkazný (graf 1a). Naproti tomu se statisticky průkazně zvyšuje počet generací mandelínek na dřevinách a klesá na trávách (grafy č. 3a, 4a). Druhy osídlující širokolisté byliny mají sice tendenci k redukci počtu generací ve srovnání s druhy na dřevinách a trávách, ale tento trend není průkazný (graf 2a).

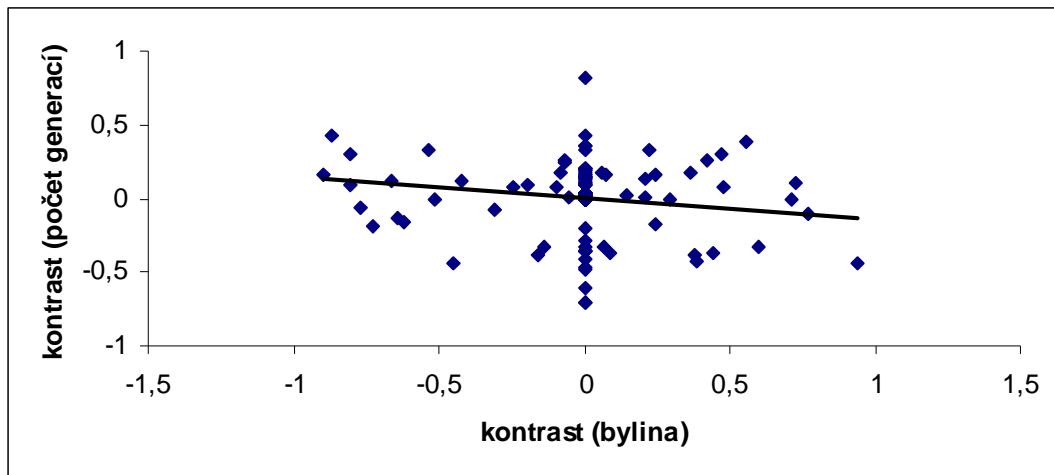
Protože signifikantně narůstal počet generací mandelínek na dřevinách, chtěla jsem zjistit, zda to není způsobeno výskytem převážně malých druhů. Testovala jsem tedy také závislost velikosti těla na jednotlivých typech živných rostlin, a to jak pomocí testu nezohledňujícího vliv fylogeneze (tabulka č. 2), tak i pomocí PDAP (tabulka č. 4). Obě analýzy ovšem vyšly neprůkazně.



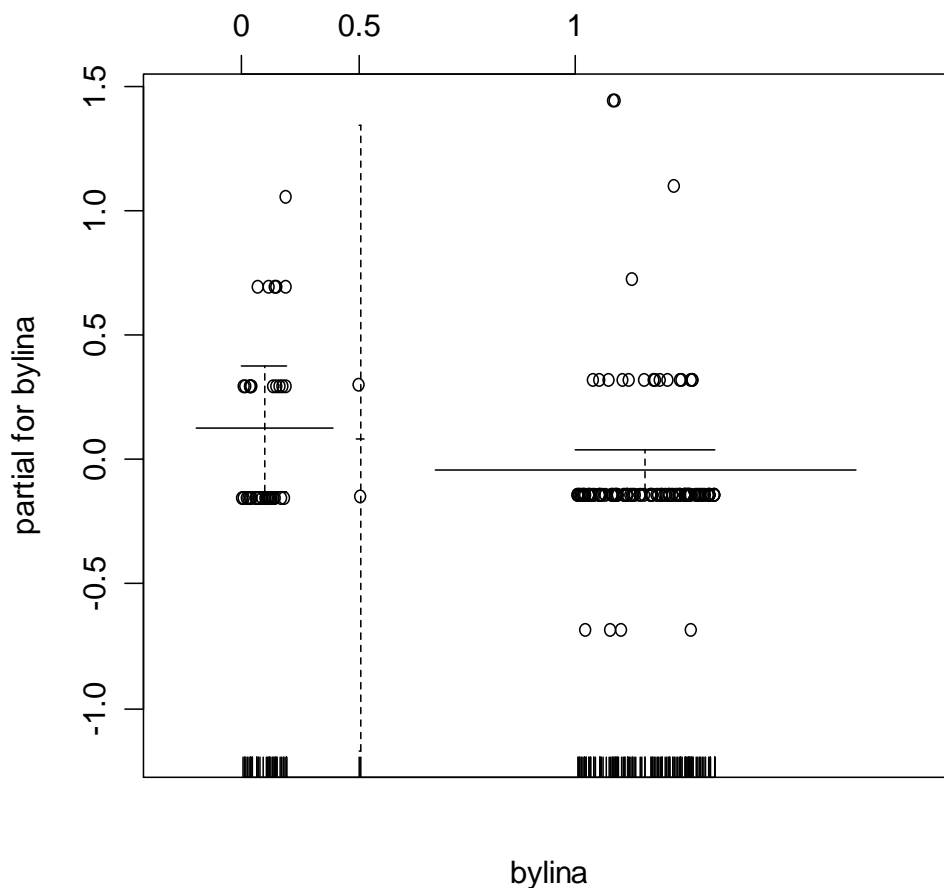
Graf č. 1a. Vztah mezi počtem generací a velikostí těla (metoda nezávislých kontrastů, PDAP).



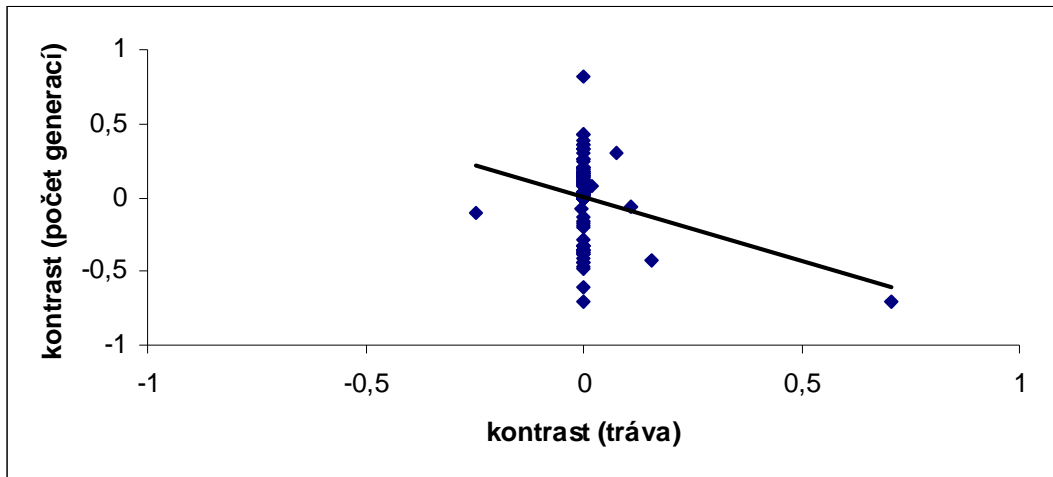
Graf č. 1b. Vztah mezi počtem generací a velikostí těla (GLM, Poissonova distribuce, fylogenetické vztahy nejsou zohledněny). Osa Y ukazuje parciální vliv velikosti na počet generací.



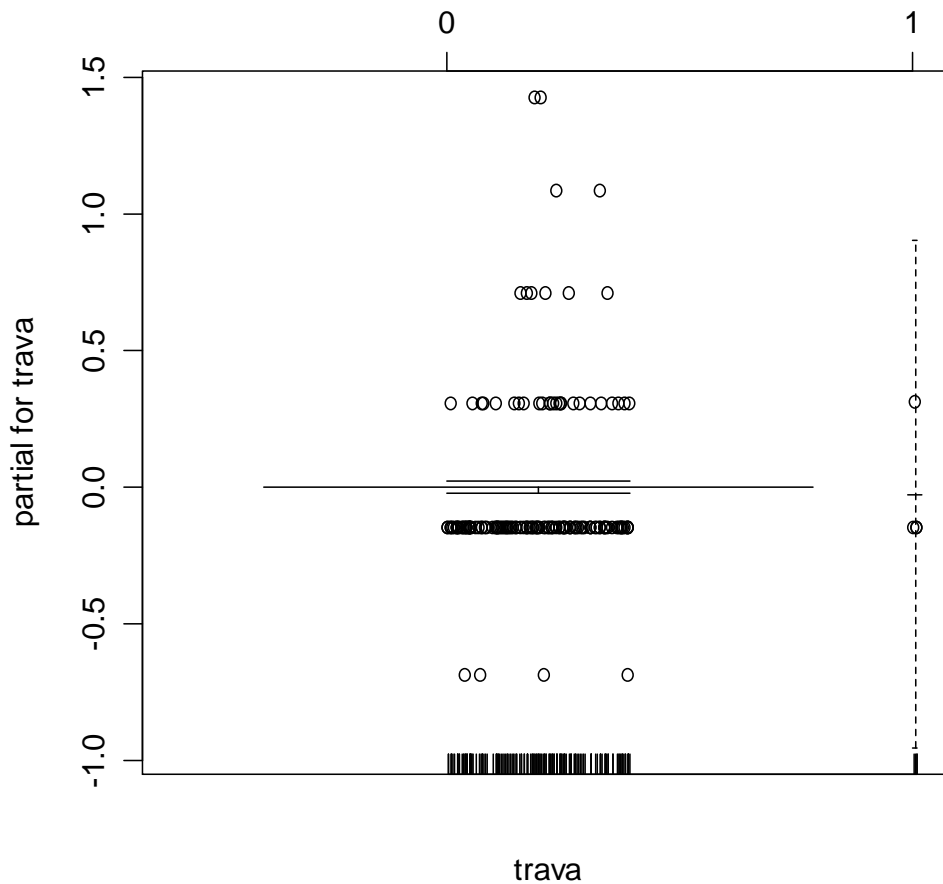
Graf č. 2a. Vztah mezi počtem generací a živnou rostlinou (bylina) (metoda nezávislých kontrastů, PDAP).



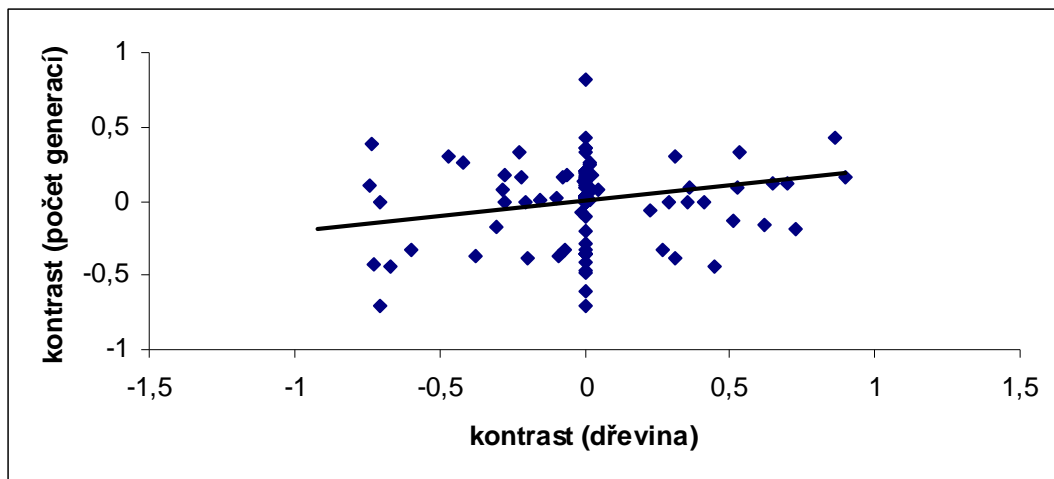
Graf č. 2b. Vztah mezi počtem generací a živnou rostlinou (bylina) (GLM, Poissonova distribuce, fylogenetické vztahy nejsou zohledněny, 1=bylina, 0=nebylina, 0.5=polokeř). Osa Y ukazuje parciální vliv živné rostliny (byliny) na počet generací.



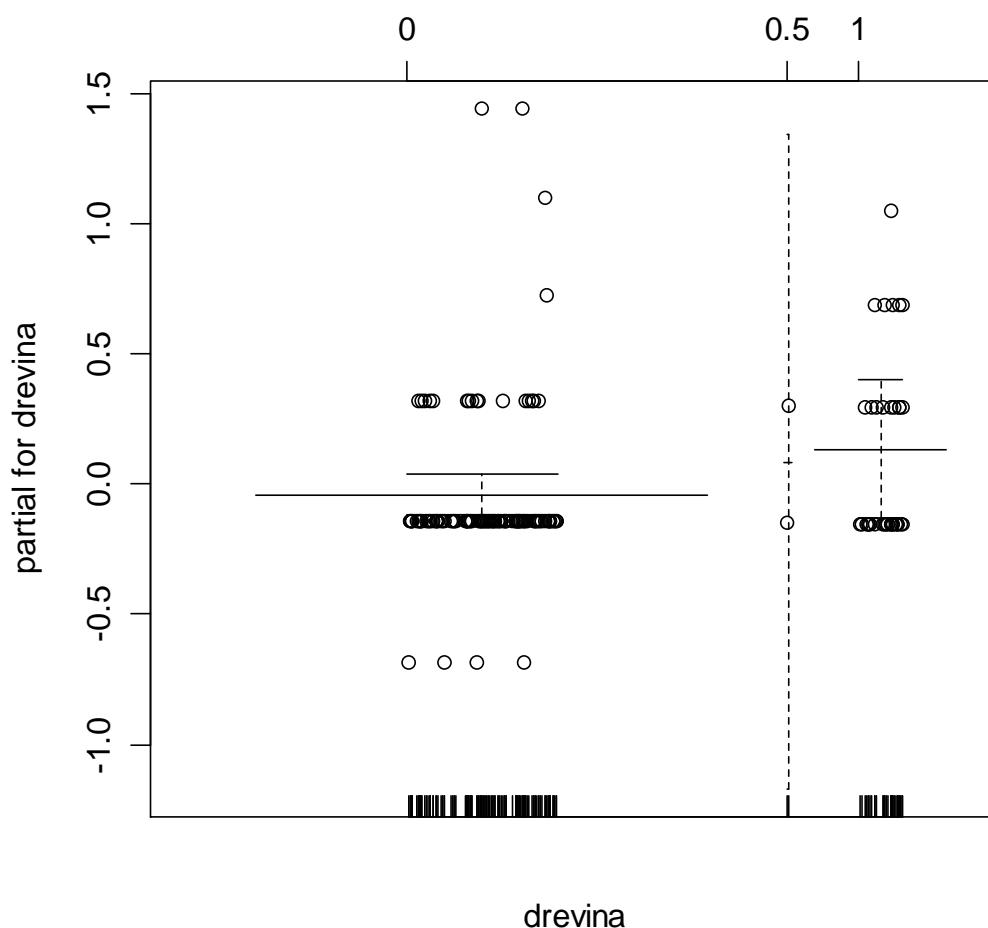
Graf č. 3a. Vztah mezi počtem generací a živnou rostlinou (tráva) (metoda nezávislých kontrastů, PDAP).



Graf č. 3b. Vztah mezi počtem generací a živnou rostlinou (tráva) (GLM, Poissonova distribuce, fylogenetické vztahy nejsou zohledněny, 1=tráva, 0=netráva). Osa Y ukazuje parciální vliv živné rostliny (trávy) na počet generací.



Graf 4a. Vztah mezi počtem generací a živnou rostlinou (dřevina) (metoda nezávislých kontrastů, PDAP).



Graf č. 4. Vztah mezi počtem generací a živnou rostlinou (bylina) (GLM, Poissonova distribuce, fylogenetické vztahy nejsou zohledněny, 1=dřevina, 0=nedřevina, 0.5=polokeř, DF=155, AIC=19.36, F=0.98, P=0.32). Osa Y ukazuje parciální vliv živné rostliny (dřeviny) na počet generací.

Tab. 1. Vliv proměnných na počet generací mandelinek, GLM s poissonovským rozdělením.

	Residuální deviance	D.F.	AIC	F	p
<i>Nulový model</i>	16.34	156	18.34		
Velikost těla	15.00	1, 155	19.00	1.34	0.25
Bylina	15.36	1, 155	19.36	0.98	0.32
Tráva	16.34	1, 155	20.34	0.00	0.96
Dřevina	15.32	1, 155	19.32	1.02	0.31
Jižní Evropa	16.14	1, 155	20.14	0.20	0.65
Střední Evropa	16.29	1, 155	20.29	0.05	0.81
Severní Evropa	15.70	1, 155	19.70	0.64	0.42
Hory	15.99	1, 155	19.99	0.35	0.55

Tab. 2. Vliv typu živné rostliny na velikost těla mandelinek, GLM s poissonovským rozdělením.

	Residuální deviance	D.F.	AIC	F	p
<i>Nulový model</i>	93.37	156	95.37		
Bylina	88.78	1, 155	94.78	2.30	0.10
Tráva	90.08	1, 155	94.08	3.29	0.07
Dřevina	90.51	1, 155	96.51	143	0.24

Tab. 3. Vliv proměnných na počet generací mandelinek, metoda nezávislých kontrastů, PDAP.

	Standardizace větví	B	SE	t	p
Velikost těla	constant	-0.03	0.02	-1.46	0.14
Bylina	Nee	-0.14	0.08	-1.71	0.09
Tráva	Grafen	-0.87	0.36	-2.42	0.01
Dřevina	constant	0.20	0.08	2.38	0.01
Jižní Evropa	Pagel	0.15	0.11	1.35	0.17
Střední Evropa	Nee	-0.06	0.07	-0.81	0.41
Severní Evropa	Nee	0.02	0.05	0.37	0.71
Hory	Nee	-0.19	0.11	-1.76	0.08

Tab. 4. Vliv typu živné rostliny na velikost těla mandelínek, metoda nezávislých kontrastů, PDAP.

	Standardizace větví	B	SE	t	p
Bylina	Nee	0.03	0.36	0.07	0.94
Tráva	Grafen	-1.70	1.58	-1.08	0.28
Dřevina	constant	0.16	0.38	0.44	0.65

5. Diskuze

Mandelinky představují poměrně druhově početnou skupinu brouků. Warchalowski (1985-2000) uvádí ve své práci 796 druhů evropských mandelinek. Z tohoto počtu pouze u 252 druhů larvy okusují zelené listy (což je přibližně 32% procent z celkového počtu). Ucelený soubor dat se podařilo sehnat pro 157 druhů – ty vstupují do konečné analýzy (62.5% ze všech okusovačů). Některé druhy, které sice okusují zelené listy, nemohly být do analýzy zařazeny. Limitujícím faktorem u nich byla neznalost počtu generací v roce. Konečné množství dat je přibližně shodné s prací Čížka (193 druhů evropských denních motýlů). Převážná většina mandelinek je monovoltinní. Neexistují výrazné rozdíly ve velikosti těla. Pro množství odfiltrovaného materiálu a ne zcela vyřešené fylogenetické vztahy nejsem schopná zabránit možným chybám v datech.

Podařilo se mi prokázat, že druhy mandelinek, žijících se travinami mají méně generací za rok, a naopak druhy žijící na stromech mají v roce prokazatelně více generací než ostatní mandelinky. To je v přímém rozporu s výsledky práce Čížka a kol. (2006). Možným vysvětlením je výběr živných stromů. Mandelinky žerou téměř výhradně stromy z čeledi Betulaceae a Salicaceae a jednoznačně dávají přednost vrbám, ostatní skupiny stromů ignorují (až na pár výjimek: *Altica quercetorum* se živí na dubu, *Lochmea crataegi* na hlohu a *Agelastica alni* na olši, všechny tři druhy mají pouze jednu generaci v roce). Vrby jsou oblíbenou modelovou skupinou pro studium vlivu chemismu hostitelské rostliny na vývoj a preferenci herbivora (např. Denno a kol., 1990; Kolehmainen a kol., 1995; King a kol., 1998; Ruuhola a kol., 2001; Ikonen a kol., 2002; Topp a kol., 2002).

I když vrby jsou podle zjednodušené Feenyho (1976) klasifikace apparentní rostliny a tudíž by měly využívat spíše kvantitativní obranu, zdá se, že u nich do značné míry dochází k prolínání obranných strategií. Listy vrb obsahují široké spektrum fenolických glykosidů. Vrby lze rozdělit do dvou skupin. Na druhy s vysokým obsahem taninů v listech – více odpovídají pojetí apparentních rostlin - a na ty, které jsou charakterizovány přítomností velkého množství glykosidů (Julkunen-Tiito a kol., 1996). V rámci vrb jsou jednoznačně preferovány méně chlupaté druhy s vyšším obsahem glykosidů (*Salix fragilis*, *S. purpurea*) před druhy s vysokým podílem taninů v listech (*S. caprea*, *S. cinerea*) (Topp a kol., 2002). Platí to i v případě, že studie byla prováděna na křížencích (*Salix alba* x *S. fragilis*) (Soetens a kol., 1991). Tyto významné rozdíly se projevují i v jejich obsazení herbivory. Například

Galerucella lineola a *Lochmea capreae* dávají přednost *Salix triandra*, jejímž hlavním glykosidem je salidroside, zatímco *Phratora vitellinae* preferuje *Salix myrsinifolia* a *S. pentandra* obsahující glykosidy tremulacin a salicortin (Kolehmainen a kol., 1995). *Phratora vitellinae* je dokonce schopná přeměňovat glykosidy z preferovaných druhů vrby na obranný sekret. Může žít i na jiných druzích vrby s nízkým obsahem glykosidů (*S. phylicifolia*), v tom případě však tvoří mnohem méně obranného sekretu a její růst je signifikantně pomalejší (Rank a kol., 1998). Ačkoliv mají vrby s vysokým obsahem taninů širší spektrum herbivorů, mandelinky dávají přednost spíše druhé skupině, která není tolik kvantitativně chráněná. To svědčí o tom, že mandelinky hůře vzdorují kvantitativní obraně.

Podobnou další skupinou rostlin s kvantitativní obranou tvoří trávy. Obsahují také hlavně taniny a křemičitany. Zde se nám podařilo prokázat, že mandelinky žeroucí na travách mají ročně pouze jednu generaci. Zřetelným signálem je i malé množství druhů, které se touto potravou živí (v Evropě jen 6 listožravých druhů).

Na druhé straně i jiný hmyz, jehož larvy žerou na dubech, které obsahují vysoké procento taninů, mají s nárůstem jejich obsahu problém. Dospívající larvy *Opheroptera brumata* žerou za normálních podmínek mladé dubové listy (Feeny, 1970). V laboratorních podmínkách jim byly podávány listy starší. Vlivem vysokého obsahu taninů došlo k výraznému zpoždění vývoje a u několika jedinců dokonce k jeho zastavení. Váha kukel byla při krmení staršími listy zřetelně nižší (Feeny, 1970). Larvy zvířat vyvíjejících se na bylinách (rostliny s vysokým podílem vody – 75% - 95%) mají signifikantně rychlejší vývoj než larvy žijící na listech stromů (podíl vody menší než 70%). Larvy žeroucí listy stromů jsou zjevně limitovány nedostatkem vody, který ještě během sezony klesá a nedokážou tedy zvýšit efektivnost vstřebávání živin z potravy (Scriber a Slansky, 1981).

Je obecně přijímáno, že počet herbivorů závisí na historickém zastoupení rostlin (CIT) a zároveň rozsáhlým areálem, na kterém se tyto rostliny vyskytují (Strong a kol., 1984). Z tohoto důvodu je ve střední Evropě nejdůležitějším stromem pro xylofágy dub (Sláma, 1998 - tesařici; Bílý, 2002 – larvy krasců). Těmto pravidlům ovšem neodpovídají mandelinky se svojí specializací na vrby.

Zde je vhodné poznamenat, že existuje velké množství mandelinek, které se živí jinou potravou než živými listy, a u jejich sesterských skupin (Cerambycidae, Curculionidae) dokonce tvoří významný podíl takové zdroje potravy, jako je dřevo, lýko, plody či houby vyvíjející se na zetlelém rostlinném materiálu. Můžeme spekulovat (L. Čížek, osobní sdělení) o tom, zdali k těmto podivným potravním strategiím nedošlo právě z důvodu úniku od těžko stravitelných a růst zpomalujících taninů.

6. Závěr

Excerpcí literárních údajů jsem sestavila matici binomických dat (typ živné rostliny, počet generací za rok, velikost těla, areál rozšíření včetně nadmořské výšky) pro 157 druhů evropských mandelinek, jejichž larvy okusují zelené listy hostitelských rostlin.

Pro účely této práce bylo třeba sestavit kombinovaný kladogram evropských mandelinek. Jako základ jsem použila fylogenetickou analýzu podčeledí a tribů zpracovanou Chrisem Reidem (1995). Tu jsem doplnila o molekulární data souhrnné práce Duckett a kol.(2004) a tam, kde nebyla známá podrobnější fylogenetická studie pro konkrétní podčeď, použila jsem formální rodovou klasifikaci podle Warchalowského (1985-2000).

Testovala jsem hypotézu zda-li má apparentnost rostliny a tedy i typ její obranné strategie vliv na počet generací za rok u evropských mandelinek. Pro testování této hypotézy jsem použila dva statistické přístupy: GLM – nezohledňující fylogenezy a metodu nezávislých kontrastů – zohledňující fylogenetické vztahy.

Druhy, jejichž larvy žerou na travách mají signifikantně méně generací za rok. Naopak u mandelinek vázaných na listy stromů byl prokázán trend k vyššímu počtu generací v roce. V počtu generací mezi bylinami a ostatními živnými rostlinami nebyl prokázán statisticky průkazný rozdíl.

Zatímco výsledek pro trávy koreluje se závěry obdobné práce Čížka (2006), nárůst počtu generací na dřevinách je s ní překvapivě v přímém rozporu. Pravděpodobným vysvětlením je afinita mandelinek k čeledi Salicaceae. Ačkoliv se jedná o dřeviny, podle Feenyho zjednodušené klasifikace výrazně tíhnou ke kvalitativní obraně před herbivory.

7. Literatura

Bienkowski A.O. (1996): Life cycles of Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae). In: Jolivet P.H.A. a Cox M. (eds): *Chrysomelidae biology. Volume 3: General studies*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 155-172.

Bílý S. (1989): *Krascovití (Buprestidae)*. Academia, Praha, 111 pp.

Bordy B. (2000): *Coléoptères Chrysomelidae. Volume 3. Hispinae et Cassidinae. Faune de France 85*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, xii + 250 pp.

Brovdiy V.M. (1973): *Zhuki-listoidi, galerucini. Fauna Ukraini, tom 19, vypusk 17*. Naukova Dumka, Kiev, 195 pp.

Bustamante R.O., Chacón P. a Niemeyer H.M. (2006): Patterns of chemical defences in plants: an analysis of the vascular flora of Chile. *Chemoecology*, 16: 145-151.

Cordell G.A. (2003): *The Alkaloids: Chemistry and Biology*. Academic Press, New York.

Cox M. L. (1997): The larva of the flea beetle, *Mniophila muscorum* (Koch, 1803) (Coleoptera: Chrysomelidae, Alticinae), not a leaf-miner. *Entomologist's Gazette*, 48: 275-283.

Čížek L. (2005): Diet composition and body size in insect herbivores: why do small species prefer young leaves? *European Journal of Entomology*, 102: 675-681.

Čížek L., Fric Z. a Konvička M. (2006): Host plant defenses and voltinism in European butterflies. *Ecological Entomology*, 31: 337-344.

Daccordi M. (1994): Notes for phylogenetic study of Chrysomelinae with descriptions of new taxa and a list of all the known genera (Coleoptera: Chrysomelidae). In: Furth D.G. (ed.): *Proceedings of the Third International Symposium on the Chrysomelidae, Beijing, 1992*. Backhuys Publisher, Leiden, pp. 60-84.

Denno R.F., Larsson S. a Olmstead K. (1990): Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow Beetles. *Ecology*, 71: 124-137.

Doguet S. (1994): *Coleopteres Chrysomelidae. Volume 2. Alticinae. Faune de France 80*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, ix + 694 pp.

Duckett C.N., Gillespie J.J. a Kjer K.M. (2004): Relationship among the subfamilies of Chrysomelidae inferred from small subunit ribosomal DNA and morphology, with species emphasis on the relationship among the flea beetles and the Galerucinae. In: Jolivet P., Santiago-Blay J.A. a Schmitt M. (eds): *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 3-18.

Faraway J.J. (2004): *Linear models with R*. Chapman & Hall, Boca Raton, 240 pp.

- Feeny P.** (1970): Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51: 565-581.
- Feeny P.** (1976): Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10: 1-40.
- Felsenstein J.** (1985): Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, 125: 1-15.
- Fornasari L.** (1996): Biology and ethology of Aphantona spp. (Coleoptera: Chrysomelidae, Alticinae) associated with Euphorbia spp. (Euphorbiaceae). In: Jolivet P.H.A. a Cox M. (eds): *Chrysomelidae Biology. Volume 3: General studies*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 293-314.
- Fornasari L.** (2004): Ecology of selected species of Alticinae (Coleoptera, Chrysomelidae) and their hosts, Euphorbia spp. (Euphorbiales, Euphorbiaceae) in Eurasia. In: Jolivet P., Santiago-Blay J.A. a Schmitt M. (eds): *New developments in the biology of Chrysomelidae*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 321-332.
- Fraenkel G.S.** (1959): The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, 129 (no. 3361): 1466-1470.
- Freude H., Harde K.W. a Lohse G.A.** (eds) (1983): *Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 11. Curculionidae 2*. Goecke & Evers, Krefeld, 303 pp.
- Futuyma D.** (1976): Food plant specialization and environmental predictability in lepidoptera. *American Naturalist*, 110: 285-292.
- Garland T. a Diaz-Uriarte R.** (1999): Polytomies and phylogenetically independent contrasts: examination of the bounded degree of freedom approach. *Systematic Biology*, 48: 547-558.
- Garland T., Harvey P.H. a Ives A.R.** (1992): Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, 41: 18-32.
- Garland T. a Ives A.R.** (2000): Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *American Naturalist*, 155: 346-364.
- Garland T., Midford P.E., Jones J.A., Dickerman A.W. a Diaz-Uriarte R.** (2002): *PDAP: Phenotypic Diversity Analysis Programs, Version 6.0*.
- Gómez-Zurita J.** (2004): Molecular systematics and time-scale for the evolution of Timarcha, a leaf-beetle genus with a disjunct Holarctic distribution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32: 647-665.
- Gómez-Zurita J., Garin C.F., Juan C. a Petitpierre E.** (1999): Mitochondrial 16S rDNA sequences and their use as phylogenetic markers in leaf-beetles with special reference to the subfamily Chrysomelinae. In: Cox M. (ed.): *Advances in Chrysomelidae Biology 1*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 25-38.

Gómez-Zurita J., Jolivet P. a Vogler A.P. (2005): Molecular systematics of Eumolpinae and the relationships with Spilopyrinae (Coleoptera, Chrysomelidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34: 584-600.

Hight S., Blossey B., Lang J. a DeClerck-Floate R. (1995): Establishment of insect biological control agents from Europe against *Lythrum salicaria* in North America. *Environmental Entomology*, 24: 967-977.

Ikonen A. (2002): Preference of six leaf beetle species among qualitatively different leaf age classes of three salicaceous host species. *Chemoecology*, 12: 23-28.

Julkunen-Tiitto R., Rousi M., Bryant J., Sorsa S., Keinanen M. a Silanem H. (1996): Chemical diversity of several Betulaceae species: comparison of phenolics and terpenoids in northern birch stems. *Trees – Structure and Function*, 11: 16-22.

Kasap H. a Crowson R.A. (1976): On systematic relations of *Oomorpha concolor* (Sturm) (Col., Chrysomelidae), with descriptions of its larva and of an aberrant cryptocephaline larva from Australia. *Journal of Natural History*, 10: 99-112.

Kause A., Ossipov V., Haukioja E., Lempa K., Hanhimäki S. a Ossipova S. (1999): Multiplicity of biochemical factors determining quality of growing birch leaves. *Oecologia*, 120: 102-112.

Kim S.J., Kjer K.M. a Duckett C.N. (2003): Comparison between molecular and morphological-based phylogenies of galerucine/alticine leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae). *Insect Systematics and Evolution*, 34: 53-64.

King B.H., Crowe M.L. a Blackmore M.D. (1998): Effects of leaf age on oviposition and on offspring fitness in the imported willow leaf beetle *Plagioderma versicolora*. *Journal of Insect Behavior*, 11: 23-36.

Kolehmainen J., Julkunen-Tiitto R., Roininen H. a Tahvanainen J. (1995): Phenolic glucosides as feeding cues for willow-feeding leaf beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74: 235-243.

Lee J.E. (1998): Leaf beetle larvae of Zeugophorinae from North America and Europe (Coleoptera: Chrysomelidae). *Coleopterists Bulletin*, 52: 118-125.

Nokkala Ch. a Nokkala S. (1998): Species and habitat races in the chrysomelid *Galerucella nymphaeae* species complex in northern Europe. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89: 1-13.

Ossipov V., Lopocen J., Ossipova S., Haukioja E. a Pihlaja K. (1997): Gallotannins of birch *Betula pubescens* leaves: HPLC separation and quantification. *Biochemical Systematics and Ecology*, 25: 493-504.

Owen J.A. (2002): Studies on the larval biology of *Cryptocephalus coryli* (Linnaeus) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomologist's Gazette*, 53: 57-68.

- Owen J.A.** (2003): Studies on the life-history of *Cryptocephalus nitidulus* Fabricius, 1787 (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomologist's Gazette*, 54: 255-266.
- Perner J.** (1996): Life cycle and population dynamics of selected flea beetles (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae). In: Jolivet P.H.A. a Cox M. (eds): *Chrysomelidae Biology. Volume 3: General studies*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 271-283.
- Piesik D. a Lamparski R.** (2004): Impact of Herbicide on mossy sorrel, *Rumex confertus* Wild., and phytophagous *Gastroidea viridula* Deg. and *Gastroidea polygona* L. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities*, 7(2): 1. (URL: <http://www.ejpau.media.pl/series/volume7/issue2/biology/art-07.html>).
- Pietrykowska E.** (2005): Descriptions of the developmental stages and notes on biology of *Timarcha rugulosa lomnickii* Mill. (Coleoptera: Chrysomelidae). *Annales Zoologici*, 55: 29-44.
- Pietrykowska E.** (2000): Morphology of the egg and first instar larva of *Coptocephala rubicunda* (Laicharting, 1781) and notes on its biology (Coleoptera: Chrysomelidae). *Genus*, 11: 37-44.
- Rank N.E., Kopf A., Julkunen-Tiito R. a Tahvanainen J.** (1998): Host preference and larval performance of the salicylate-using leaf beetle *Phratora*. *Ecology*, 79: 618-631.
- Reese J.C. a Beck S.D.** (1978): Interrelationships of nutritional indices and dietary moisture in the black cutworm (*Agrotis ypsilon*) digestive efficiency. *Journal of Insect Physiology*, 24: 473-479.
- Reid C.A.M.** (1995): A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomelidae). In: Pakaluk J. a Slipinski S.A. (eds): *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Volume Two*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 559-631.
- Reid C.A.M.** (2000): Spilopyrinae Chapuis: a new subfamily in the Chrysomelidae and its systematic placement (Coleoptera). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 837-862.
- Rosenthal G.A. a Berenbaum M.R.** (1991): *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Volume II. Evolutionary and Ecological Processes. Second Edition*. Academic Press, London.
- Ruuhola T.M., Silury M., Nousiainen O. a Tahvanainen J.** (2001): Systemic induction of salicylates in *Salix myrsifolia* (Salisb.). *Annals of Botany*, 88: 483-479.
- Schmitt M.** (1988): The Criocerinae: biology, phenology and evolution. In: Jolivet P., Petitpierre E. a Hsiao T.H. (Eds): *Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 475-495.
- Schmitt M.** (1996): The phylogenetic system of the Chrysomelidae: history of ideas and present state of knowledge. In: Jolivet P. a Cox M. (eds): *Chrysomelidae Biology. Vol. 1. The Classification, Phylogeny and Genetics*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 5796.

- Schöller M.** (1993): Ei, Larve und Puppe von *Pachybrachis suturalis* Weise (Coleoptera: Chrysomelidae: Cryptocephalinae). *Entomologische Blätter*, 89: 129-138.
- Scriber J.M.** (1977): Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia*. *Oecologia*, 28: 269-278.
- Scriber J.M.** (1979): The effects of sequentially switching foodplants upon biomass and nitrogen utilization by polyphagous and stenophagous *Papilio* larva. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 25: 203-215.
- Scriber J.M. a Slansky F.** (1981): The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 26: 183-211.
- Soetens P., Rowell-Rahier M. a Pasteels J.M.** (1991): Influence of phenolglucosides and trachome density on the distribution of insects herbivores on willows. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 59: 175-187.
- Sláma M.** (1998): *Tesaříkovití (Cerambycidae) České republiky a Slovenské republiky*. Milan Sláma, 386 pp.
- Stamp N.** (2003): Out of the quagmire of plant defense hypothese. *The Quarterly Review of Biology*, 78: 23-55.
- Steinhausen W.R.** (1996): Biological remarks on rearing and collecting of model European leaf beetle larvae. In: Jolivet P.H.A. a Cox M. (eds): *Chrysomelidae biology. Volume 3: General studies*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 93-105.
- Strong D.R., Lawton H. a Southwood R.** (1984): *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 313 pp.
- Tikkanen O.-P., Niemelä P. a Keränen J.** (2000): Growth and development of a generalist insect herbivore, Operophtera brunatá, on original and alternative host plants. *Oecologia*, 122: 529-536.
- Topp W., Kulfan J., Zach P a Nicolini F.** (2002): Beetle assemblages on willow trees: do phenolic glycosides matter? *Diversity and Distributions*, 8: 85-106.
- Urban J.** (1981): Výsledky studia bionomie a hospodářského významu salicikolních mandelinkovitých (Chrysomelidae) ve vrbovnách na Moravě. Část I. (Results of an inquiry into the bionomy and economic importance of salicolic leaf beetles (Chrysomelidae) in Moravian osier holts). *Acta Universitatis Agriculturae Facultas Silviculturae (Brno)*, 50: 93-116 (in Czech, English abstract).
- Urban J.** (1995): On the occurrence, bionomics and harmfulness of *Altica quercetorum* quercetorum Foud. (Coleoptera, Alticidae). *Lesnictví-Forestry*, 41: 497-510.
- Urban J.** (1997): On the occurrence, bionomics and harmfulness of *Chrysomela vigintipunctata* Scop. in the territory of the Czech Republic. *Lesnictví-Forestry*, 43: 11-27.

- Urban J.** (1998): Příspěvek k poznání mandelinky *Gonioctena* (= *Phytodecta*) *quinquepunctata* F. (Chrysomelidae, Coleoptera). *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 46(1): 7-23.
- Urban J.** (1999): Výsledky studia biologie a škodlivosti bázlivce olšového (*Agelastica alni* L.) (Chrysomelidae, Coleoptera). *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 47(5): 47-71.
- Urban J.** (2000): Výskyt, bionomie a škodlivost mandelinky olšové (*Linnaea aenea* L.). *Journal of Forest Science*, 46: 468-484.
- Warchalowski A.** (1985): *Chrysomelidae, Stonkowate (Insecta, Coleoptera). Część I (część ogólna oraz podrodziny: Donaciinae, Orsodacninae, Synetinae, Zeugophorinae i Criocerinae).* *Fauna Polski, Tom 10.* Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 272 pp.
- Warchalowski A.** (1991): *Chrysomelidae, Stonkowate (Insecta, Coleoptera). Część II (podrodziny: Clythrinae i Cryptocephalinae).* *Fauna Polski, Tom 13.* Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 346 pp.
- Warchalowski A.** (1993): *Chrysomelidae, Stonkowate (Insecta, Coleoptera). Część III (podrodziny: Lamprosomatinae, Eumolpinae; z podrodziny Chrysomelinae plemię Timarchini oraz część plemienia Chrysomelini; podplemiona Doryphorina i Chrysolinina).* *Fauna Polski, Tom 15.* Dział wydawnictw MiIZ PAN, Warszawa, 278 pp.
- Warchalowski A.** (1994): *Chrysomelidae, Stonkowate (Insecta, Coleoptera). Część IV (podplemiona: Chrysomelina, Gonioctenina, Phratorina i Entomoscelina oraz podrodzina Galerucinae).* *Fauna Polski, Tom 16.* Dział wydawnictw MiIZ PAN, Warszawa, 302 pp.
- Warchalowski A.** (1995): *Chrysomelidae, Stonkowate (Insecta, Coleoptera). Część V (podrodzina Halticinae: rodzaje Phyllotreta, Aphanthia i Longitarsus).* *Fauna Polski, Tom 17.* Dział wydawnictw MiIZ PAN, Warszawa, 359 pp.
- Warchalowski A.** (1998): *Chrysomelidae, Stonkowate (Insecta, Coleoptera). Część VI (podrodzina Halticinae: rodzaje Hermaeophaga-Dibolia).* *Fauna Polski, Tom 20.* Dział wydawnictw MiIZ PAN, Warszawa, 291 pp.
- Warchalowski A.** (2000): *Chrysomelidae, Stonkowate (Insecta, Coleoptera). Część VII (podrodziny Hispinae i Cassidinae).* *Fauna Polski, Tom 22.* Dział wydawnictw MiIZ PAN, Warszawa, 359 pp.
- Vig K.** (2004): Biology of *Phyllotreta* (Alticinae), with emphasis on Hungarian and middle European species. In: Jolivet P., Santiago-Blay J.A. a Schmitt M. (eds): *New developments in the biology of Chrysomelidae.* SPB Academic Publishing bv, The Hague, Pp. 565-576.
- Windig J.J. a Vrieling K.** (1996): Biology and ecology of *Longitarsus jacobaeae* and other *Longitarsus* species feeding on *Senecio jacobaea*. In: Jolivet P.H.A. a Cox M.L. (eds): *Chrysomelidae biology. Volume 3. General studies.* SPB Academic Publishing, New York & Amsterdam, pp. 315-326.

Zalucki M.P., Clarke A.R. a Malcolm S.B. (2002): Ekology and behaviour of first instar larval Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 47: 361-393.

8. Příloha č. 1

Kombinovaný kladogram evropských mandelínek

