

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



**Vliv fenotypu hostitelské rostliny na vývoj
fytofágního hmyzu.**

The influence of the host-plant phenotype on
development of phytophagous insect.

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Bakalant: Dana Židlická

Vedoucí práce: Mgr. Tomáš Kadlec, Ph.D.

Konzultant: Ing. Michal Knapp, Ph.D.

2016

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Dana Židlická

Krajinářství

Název práce

Vliv fenotypu hostitelské rostliny na vývoj fytofágního hmyzu.

Název anglicky

The influence of the host-plant phenotype on development of phytophagous insect.

Cíle práce

Cílem práce je pomocí laboratorního experimentu otestovat vliv hostitelských rostlin z různých stanovišť na vývoj larev okáče poháňkového.

Metodika

Pro vlastní experiment bude vybrán hojný druh motýla s denní aktivitou, jež bude mít širokou ekologickou valenci a jehož chov v laboratorních podmínkách nebude náročný (okáč poháňkový). V květnu 2015 budou na vybraných lokalitách odchytávány samice jarní generace, jež pak budou převezeny do laboratorních podmínek a budou ponechány pro vyklázení vajíček. Získaná vajíčka pak budou v menších počtech (maximálně šest kusů) přenesena na pokusné rostliny. Ty budou tvořit jednotlivé trsy kostřav, jež pocházejí z různých stanovišť (celkem čtyři typy vyhraněných podmínek dle teploty a vlhkosti). Ke každému trsu s vajíčky bude analogicky k dispozici kontrola (odnož daného trsu). Jak kontrola, tak trsy s vajíčky budou zakryty monofílem pro zamezení vlivu parazitoidů a predátorů. Všechny pokusné rostliny budou následně umístěny v přírodních podmínkách. Po ukončení vývoje housenek a vylíhnutí jedinců bude sledována úspěšnost dokončení vývoje na jednotlivých trsech, míra okusu hostitelských rostlin (a případně jejich reakce na přítomnost herbivora), jakož i vlastnosti vylíhlých dospělců. Získaná data budou analyzována převážně metodami jednorozměrných analýz.

Doporučený rozsah práce

cca 30-40 stran

Klíčová slova

ekologie vztahu herbivor-fytofág; stanovištní adaptace; limitní faktory prostředí; *Coenonympha pamphilus*

Doporučené zdroje informací

Cahenzli F, Erhardt A (2012) Host plant defence in the larval stage affects feeding behaviour in adult butterflies. *Animal Behaviour* 84: 995-1000

Cahenzli F, Erhardt A (2013) Transgenerational acclimatization in an herbivore–host plant relationship. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20122856

García-Barros E (2006) Number of larval instars and sex-specific plasticity in the development of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology* 103: 47-53

Karlsson B, Wiklund C (2005) Butterfly life history and temperature adaptations; dry open habitats select for increased fecundity and longevity. *Journal of Animal Ecology* 74: 99-104

Mevi-Schutz J, Goverde M, Erhardt A (2003) Effects of fertilization and elevated CO₂ on larval food and butterfly nectar amino acid preference in *Coenonympha pamphilus* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54:36–43

Předběžný termín obhajoby

2015/16 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Tomáš Kadlec, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Michal Knapp

Elektronicky schváleno dne 1. 12. 2015

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 7. 12. 2015

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan

V Praze dne 18. 03. 2016

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Tomáše Kadlece, Ph.D. a Ing. Michala Knappa, Ph.D. a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 5.4. 2016

.....

Poděkování

Chtěla bych poděkovat celé své rodině za podporu a trpělivost během mého studia. Také bych chtěla poděkovat všem pracovníkům BÚ AV v Průhonicích, za pomoc a zázemí během výzkumu. Nejvíce bych chtěla poděkovat svému školiteli Mgr. Tomáši Kadlecovi, Ph.D. a svému konzultantovi Ing. Michalu Knappovi, Ph.D., za jejich velmi vstřícný přístup a ochotu při poskytování rad a řešení problémů u této práce.

Abstrakt

Teplota a další klimatické proměnné, jako je např. úhrn srážek, jsou dominantní abiotické faktory, které ovlivňují míru herbivorie i vlastnosti rostlin. S těmito faktory se mění výskyt herbivorů a úroveň obrany rostlin proti herbivorům. V této bakalářské práci je zkoumán vliv populace původu hostitelské rostliny kostřavy červené (*Festuca rubra*) na vývoj motýla okáče poháňkového (*Coenonympha pamphilus*).

Kostřavy pocházely z Norska ze čtyř míst s různými lokálními klimatickými podmínkami. Na kostřavy byly vysazovány housenky prvního instaru okáče poháňkového, který je běžným druhem nespécializovaného herbivora (housenky žerou veškeré běžné druhy trav). Na jednu živnou rostlinu bylo většinou umístěno 5 – 6 housenek a odděleno hustým monofilem od okolního prostředí. Poté byly kostřavy s housenkami umístěny na venkovní záhon, dokud se housenky nezakuklily. Úspěšnost přežívání housenek na jednotlivých kostřavách byla vyjádřena jako podíl přeživších housenek do posledního instaru k vysazeným housenkám.

Housenky lépe přežívaly na populacích kostřav, které pocházely z vyšších nadmořských výšek (nižší průměrné teploty) než na populacích z nižších nadmořských výšek (vyšší průměrné teploty). Lze tedy usuzovat na lepší adaptaci rostlin z nižších nadmořských výšek na boj s herbivory. Samice ze všech populací kostřav měly vyšší hmotnost než samci. Rozdíly v tělesné hmotnosti těla mezi populacemi existovaly, ale jejich význam je třeba brát s rezervou vzhledem k nízkému počtu měřených jedinců (dochovaných do dospělosti). Výsledky této práce jsou v souladu s obecným předpokladem, že s vyšší nadmořskou výškou se mění, tedy klesá, úroveň herbivorie.

Klíčová slova:

Ekologie vztahu herbivore-fytofág, stanovištní adaptace, limitní faktory prostředí, *Coenonympha pamphilus*

Abstract

Temperature and other climatic variables, such as the amount of rainfall, are the main abiotic factors affecting the level of herbivory and plant's properties. Following a change in these factors, the rate of herbivory and the level of plant defence against them alter as well. This bachelor's thesis examines how a population of a host plant, the red fescue (*Festuca rubra*), affects the development of the small heath butterfly (*Coenonympha pamphilus*).

The fescues came from four different locations in Norway with varying local climates. Young caterpillars (first instar) of the small heath butterfly were placed upon the fescues. They are typical generalist herbivores (the caterpillars consume common grass species). 5 or 6 caterpillars had been placed on each plant which were then isolated from the outside environment with a dense monofil. Subsequently, the fescues were moved to an outside bed until the caterpillars created a chrysalis. The survival rate of the caterpillars on each individual fescue was calculated as a ratio of all the caterpillars surviving up to the last instar to the original amount of planted caterpillars.

The caterpillars' survival rate was better with the fescues originating from a higher altitude (lower average temperatures) and worse with those from lower altitudes (higher average temperatures). This makes it safe to assume that lower altitude plants have adapted better for defence against herbivory. The females overall weighted more than their male counterparts. There was a difference in weight between the populations but the significance of this should be taken with a grain of salt since the number of measured adults was low. The results of this thesis follow the general assumption of the fact that the level of herbivory changes with altitude; with greater heights it decreases.

Keywords:

Ecology relationship herbivore-phytophage, habitat adaptation, limit environmental factors, *Coenonympha pamphilus*

Obsah

| | | |
|-------|--|----|
| 1 | Úvod..... | 9 |
| 1.1 | Herbivorie | 9 |
| 1.2 | Vztah herbivorů a rostlin..... | 10 |
| 1.2.1 | Kvalita hostitelské rostliny a vhodnost rostliny | 12 |
| 1.2.2 | Herbivorie podzemní části rostlin | 13 |
| 1.3 | Poškození rostlin herbivory..... | 13 |
| 1.3.1 | Tolerance a odolnost rostlin | 14 |
| 1.3.2 | Obrana rostlin..... | 15 |
| 1.3.3 | Typy rostlinné obrany proti herbivorům | 17 |
| 1.4 | Faktory ovlivňující herbivorii | 21 |
| 1.4.1 | Vliv teploty na herbivorii | 21 |
| 1.4.2 | Ovlivnění herbivorie vlivem nadmořské výšky | 23 |
| 1.5 | Cíl práce | 26 |
| 2 | Metodika | 27 |
| 2.1 | Modelové organismy..... | 27 |
| 2.1.1 | Studovaný druh herbivora | 27 |
| 2.1.2 | Studovaný druh rostliny | 28 |
| 2.2 | Popis experimentu | 29 |
| 2.2.1 | Příprava hostitelských rostlin | 29 |
| 2.2.2 | Chov motýlů..... | 30 |
| 2.2.3 | Interakce mezi rostlinami a herbivory..... | 33 |
| 2.2.4 | Analýza dat..... | 35 |
| 3 | Výsledky | 36 |
| 3.1 | Porovnání přežívání housenek | 36 |
| 3.2 | Porovnání celkových suchých hmotností těla | 37 |
| 3.3 | Vliv na suchou hmotnost těla bez přívěšků..... | 38 |
| 3.4 | Vliv na délku a šířku křídla..... | 39 |
| 4 | Diskuse..... | 40 |
| 5 | Závěr | 43 |
| 6 | Přehled literatury a použitých zdrojů | 44 |
| 7 | Přílohy | 50 |

1 Úvod

1.1 Herbivorie

Rostliny a hmyz spolu žijí více jak 350 miliónu let (War et al., 2012) a tvoří největší část organismů na Zemi (Gong et Zhang, 2014). Herbivorie je jednou z hlavních hnacích sil evoluce rostlin, která ovlivňuje produktivitu ekosystémů, koloběh živin a udržuje rozmanitost rostlinných společenstev (Kozlov et al., 2015). Jakýkoliv organismus, který konzumuje rostlinné pletivo je herbivor (Schardl, 2002). Podle zoologických klasifikačních kritérií mohou být herbivoři rozděleni na obratlovce nebo bezobratlé (Gong et Zhang, 2014). Nejintenzivněji jsou studováni obratlovci a hmyz, nicméně hlístice, měkkýši, roztoči a parazitické mikroorganismy jsou také důležité (Schardl, 2002). Mezi hmyzí herbivory patří mnoho skupin hmyzu jako například brouci (Coleoptera), motýli (Lepidoptera), ploštice (Heteroptera), rovnokřídlí (Orthoptera), křisi (Auchenorrhyncha) atd. (Crawley, 1997). Tyto organismy mohou působit společně k usnadnění konzumace rostliny nebo mohou působit proti sobě způsobem, který napomáhá chránit rostlinu před její devastací. Druhý jev je typický pro symbiotické mikroorganismy, které jsou zcela závislé na výživě hostitelské rostliny, a tak se často zapojují do boje proti ostatnímu hmyzu a obratlovcům, aby ochránily svou hostitelskou rostlinu. (Schardl, 2002). Herbivory mohou být napadány všechny části rostlin, avšak herbivoři se většinou zaměřují na orgány s vysokým obsahem živin, zejména dusíku a orgány snadno dostupné (Steigerová, 2008). Listy rostlin mohou být konzumovány celé, ale dochází většinou jen k jejich částečnému poškození (Wallace et O'Hop, 1985). Herbivoři jsou také hlavní částí mnoha ekosystémů a typicky způsobují ztráty 10 – 20% čisté roční produkce suchozemských rostlin (Hülber et al., 2015). Herbivoři mohou mít silné škodlivé účinky na růst, plodnost a dokonce přežití jednotlivých rostlin. Tyto účinky se mohou promítnout v dopadech na hojnost, distribuci nebo dlouhodobější dynamiku rostlinné populace a nakonec i na ekosystémové funkce jako jsou produkce a koloběh živin (Hülber et al., 2015).

Existují poměrně silné empirické důkazy, že predátoři a parazité často drží populace hmyzích herbivorů na jejich hostitelských rostlinách v terestrických společenstvech v četnostech, jež nezpůsobují závažné škody. Jiné teorie tvrdí, že hmyz pouze poškozuje nebo konzumuje malé množství své hostitelské rostliny,

protože některé druhy rostlin jsou dobře chráněny nebo mají nízkou nutriční hodnotu. Nízká nutriční hodnota může přimět generalisty, aby si našli jinou rostlinu s vyšší nutriční hodnotou, zatímco specialisté nemusí mít na výběr z více rostlin, které jim vyhovují. (Carson et Root, 2000). Lawton a McNeil (1979) tvrdí, že hmyzí herbivoři jsou omezeni vzájemným působením sil predátorů a parazitů na jedné straně a nechutnou nebo málo nutričně kvalitní rostlinou na straně druhé.

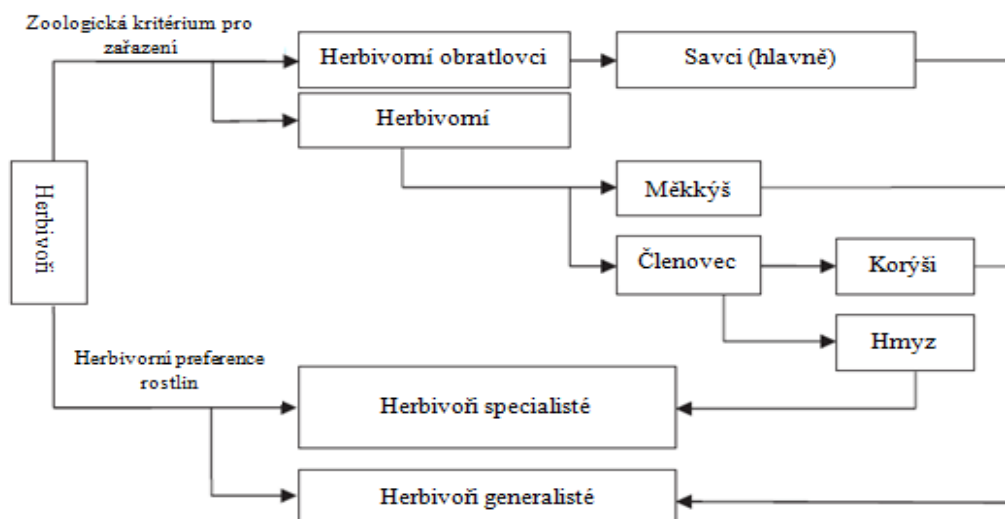
Poprvé se o rozdílech v zátěži herbivorie mezi životními formami rostlin zmínil Feeny (1976). Tvrdil, že velké a dlouho žijící rostliny (zejména stromy) jsou snadněji nalézány herbivory, tudíž trpí vytrvalými útoky, ve srovnání s malými a krátce žijícími rostlinami, které jsou méně očividné pro herbivory.

1.2 Vztah herbivorů a rostlin

Je pravděpodobné, že schopnost herbivora najít, vybrat a zkonsumovat rostliny v přirozených travnatých biotopech, bude ovlivněna vlastnostmi rostlin a taxonomickým složením okolního rostlinného společenstva. Existuje hypotéza, která předpovídá snížení početnosti specializovaných herbivorů na druhově bohatých rostlinných společenstvech v důsledku nižších abundancí jednotlivých hostitelských druhů (Hülber et al., 2015). Hmyz vždy hledá rostliny vhodné z hlediska jejich kondice, které mohou hmyzu poskytnout správnou potravu a mohly by být vhodné pro páření, kladení vajíček a také jako potrava pro potomky (War et al., 2012). V některých fázích svého života je mnoho druhů hmyzu závislých na rostlinných zdrojích (Carrasco et al., 2015). Herbivorie je hlavním zdrojem stresu rostlin a její dopady na rostliny mohou být závažné (Alves-Silva et Del-Claro, 2016). Některé vztahy mezi rostlinami a hmyzem jsou vzájemně prospěšné například opylování, avšak většina interakcí zahrnuje hmyzí predaci rostlin a rostlinnou obranu proti hmyzím herbivorům (Fürstenberg-Hägg, 2013). Na jedné straně lze z obrovského počtu studií dokázat, že herbivoři mohou mít silně negativní účinky na růst, rozmnožování a přežití rostlin, nicméně tyto studie jsou krátkodobé. Dlouhodobé studie na druhou stranu poskytly dostatek důkazů o důležitosti herbivorů při ovlivňování rostlin a složení rostlinného společenstva (Maron et Crone, 2006). Vztahy mezi rostlinou a herbivorem mají vliv na nutriční cyklus a energetické toky v potravních řetězcích. Uvádí se, že herbivoři spotřebují více než 15% celkové rostlinné biomasy, vzniklé ročně v temperátních a tropických ekosystémech. Podle toho je herbivorie hlavním kanálem, kterým energie vstupuje z primárních

producentů do dalších článků pastevně kořistnických potravních řetězců (Gong et Zhang, 2014).

Populace rostlin jsou obvykle rozmístěny napříč rozsáhlými geografickými oblastmi, kde čelí různorodým herbivorům (Castillo et al., 2013). Hmyzí herbivoři jsou tradičně rozdělováni na generalisty a specialisty (Fürstenberg-Hägg, 2013). Potrava specialistů je omezena na určitou skupinu rostlin na rozdíl od generalistů, kteří se živí na několika až mnoha druzích nepříbuzných rostlin (Castillo et al., 2013). Většina herbivorních savců a měkkýšů patří obvykle mezi generalisty, zatímco většina hmyzu, konzumujících rostliny patří do skupiny specialistů (Obrázek č. 1). Rostlinná obrana a přirození nepřátelé jsou všeobecně považováni za hlavní důvody, proč herbivorní specialisté spoléhají jen na jeden zdroj potravy (Gong et Zhang, 2014).



Obrázek č. 1: Rozdělení herbivorů do kategorií. Zdroj: Gong et al., 2014

Můžeme si zde položit otázku, kdo má větší vliv na rostlinnou dynamiku, zda savci nebo hmyz. Tato otázka je velice zajímavá, protože se dotýká širšího problému, který má poměrný vliv na generalisty proti specialistům v ovlivnění rostlinné dynamiky. Savci jsou typičtí generalisté, zatímco hmyz jsou spíše specialisté (Maron et Crone, 2006). Crawley (1988, 1989) jako první, částečně kvůli jejich velikosti, navrhl, že savci mají větší negativní efekt na rostliny než hmyz, tudíž mají větší vliv na dynamiku rostlin. Toto tvrzení následně podpořilo mnoho studií. Naproti tomu Bigger et Marvier (1998) na základě meta-analýz zahrnujících 246 porovnání dopadů na rostliny zjistili, že hmyz měl větší dopad na rostlinnou biomasu než savci.

1.2.1 Kvalita hostitelské rostliny a vhodnost rostliny

Volba hostitelské rostliny je složitý úkol pro hmyzí herbivory, který zahrnuje zapojení vnitřních (např. larvální mobilita) a vnějších (např. přirození nepřátelé) faktorů (Carrasco et al., 2015). Kvalita hostitelské rostliny je klíčovým faktorem pro výkon herbivorů. Rozdíly v kvalitě hostitelských rostlin vznikají vlivem působení prostředí anebo na základě genetických predispozic (Jormalainen et al., 2011). Pojem „kvalita hostitelské rostliny“ popisuje vlastnosti hostitelské rostliny (např. úroveň dusíku, uhlíku, stopových prvků, obranných látek), které pozitivně nebo negativně ovlivňují výkon herbivora (Awmack et Leather, 2002). Kvalitu rostlin může také ovlivnit rozmanitost rostlin, což zase ovlivňuje krmení herbivora (Alalouni et al., 2014). Rostlinná kvalita může být měřena pouze celkově, a to z hlediska výkonu býložravce. Rostlinná obrana (např. sekundární metabolity, obranné struktury) výkon zhorší, zatímco nutriční látky (např. živiny, aminokyseliny, lipidy, cukry) jej zlepší (Jormalainen et al., 2011). Dusík v listech rostlin je důležitým faktorem, který určuje kvalitu potravy pro hmyzí herbivory (Suzuki, 1998). Suzuki (1998) ve své studii prokázala, že konzumace rostlin, které mají v listech vyšší obsah dusíku (N), hmyzími herbivory, má pro hmyz dobré dopady. Vyšší obsah dusíku způsobil hmyzu rychlejší vývoj, vysokou produkci potomstva a vysoké přežívání nymf nebo larev.

Kvalita rostlin je tedy velmi proměnlivá a může se měnit důsledkem jednotlivých vlastností rostlin nebo v důsledku jejich kombinací (Jormalainen et al., 2011). Je – li výskyt daného druhu rostlin hojnější, tím je větší populace herbivorů, kteří se jím živí a současně je vyšší tlak ze strany herbivorů na tento druh. Herbivoři preferují živinově bohaté taxony rostlin. Druhově bohaté rostlinné společenstvo více podporuje hmyzí herbivory, což vede k vyššímu poškození rostlin napříč všemi druhy společenstva (Hülber et al., 2015). Rostliny pěstované za zvýšeného oxidu uhličitého (CO₂), vysokého poměru uhlíku (C) k dusíku (N) mohou nepříznivě ovlivnit výkon hmyzích herbivorů (Awmack et Leather, 2002).

Meloni et al. (2012) zkoumali obsah dusíku v listech rostlin *Guapira gracilifera* a *Neea theifera*, které patří do čeledi nocenkovitě (Nyctaginaceae). Obě rostliny začínají rašit koncem srpna až začátkem září a dozrávají v listopadu. Nejvýraznější rozdíly v poměru uhlíku ku dusíku byly zaznamenány v souvislosti s vývojovou fází listů rostlin. Hodnoty pro celkové hladiny dusíku byly vyšší v průběhu září a října, kdy listy byly ještě převážně mladé. Celkový uhlík a poměr

uhlíku ku dusíku (N) byl více zvýšen během měsíců prosinec, únor a duben, když byly listy už převážně zralé. Při útoku herbivora utrpěly mladé listy větší škody než staré, což může být zapříčiněné vyšší hladinou dusíku v listech rostlin. Kolísání poměrů uhlíku ku dusíku lze přičítat více kolísání hladiny dusíku než hladině uhlíku .

Listí stálezelených a opadavých rostlin se liší v mnoha vlastnostech, které mohou působit na hmyzí herbivory. Listí stálezelených rostlin má obecně vyšší tuhost, vyšší specifickou listovou plochu a nižší nutriční kvality oproti opadavým rostlinám, což by mělo předpovídat nižší úroveň herbivorie u stálezelených rostlin. Také rychlost růstu hraje roli. U rychle rostoucích druhů rostlin jsou vyšší ztráty než u druhů s pomalým růstem (Kozlov et al., 2015). Nezralé listy jsou výživné pro herbivory z důvodu jejich vysoké nutriční koncentrace, vody a nízké koncentrace konstrukčních součástí. V důsledku toho mají mladé listy častější zkušenosti s vyšší úrovní herbivorie než zralé listy (Herms et Mattson, 1992). Některý hmyz, jako jsou motýli, má chemické senzory na nohou, které jim umožňují ochutnat rostlinu před tím, než zkonzumují jakoukoli její část. Herbivorní savci často používají čich k detekci hořkých látek a přednostně konzumují mladší listy, které obsahují méně nechutných látek (Stevens, 2010).

1.2.2 Herbivorie podzemní části rostlin

Podzemní interakce mezi rostlinami a vlivy ostatních organismů jsou ovlivněny interakcemi na povrchu půdy. Herbivorie v podzemí může mít velké dopady na kondici rostlin, strukturu společenstva a funkci ekosystému (Barber et al., 2011). Podobně jako nadzemní herbivoři mohou kořenoví herbivoři ovlivnit konkurenční vztahy mezi rostlinami (Jing et al., 2015). Podzemní herbivorie způsobuje rostlinám často větší škody, které mohou mít na rostliny horší vliv než při poškození nadzemních částí (Blossey et Hunt – Joshi, 2003). Poškození kořenů může ovlivnit úroveň chemické obrany v listech a upravit pravděpodobnost pozdějšího útoku herbivora (Barber et al., 2011). U podzemní herbivorie dochází k přerušení rostlinných vodivých pletiv. Důsledkem je, že nadzemní části rostlin mohou trpět nedostatkem vody a živin (Blossey et Hunt – Joshi, 2003).

1.3 Poškození rostlin herbivory

U více než jednoho miliónu druhů herbivorního hmyzu byly popsány různé strategie příjmu potravy, které vedou k odlišným kvantitativním a kvalitativním

mechanickým poškozením rostlinných pletiv. Dvě třetiny ze všech známých herbivorů jsou herbivorní brouci (Coleoptera) nebo housenky (Lepidoptera), kteří způsobují škodu kousacím ústním ústrojím, které je vyvinuto ke žvýkání, trhání nebo kousání rostlinných pletiv (Fürstenberg-Hägg, 2013). V průměru suchozemské rostliny v přirozených společenstvech snesou až 18% poškození. Jednotlivé druhy rostlin se výrazně liší ve své schopnosti přežít a množit se po poškození. Pouze 10% ztráty listové plochy významně snižuje kondici například u pepřovníku (*Piper arieianum*), naproti tomu u ředkve ohnice (*Raphanus raphanistrum*) může dojít ke ztrátě 25% listové plochy, bez dopadů na její kondici (Strauss et Agrawal, 1999). Pokud jde o odolnost vůči útokům herbivorů, tak na toleranci vůči poškození se díváme jako na obranu rostlin (Strauss et Agrawal, 1999). U poškozené rostliny, u níž bylo poškození způsobeno útokem herbivora, se očekává snížení kondice rostliny, které se může projevit u tempa růstu nebo reprodukčních úspěchů. Na druhé straně vlastnosti rostlinné odolnosti, které zabraňují nebo omezují poškození od herbivora, negativně ovlivňují jeho výkon (Castillo et al., 2013).

Proces poškození rostlin herbivory se skládá ze tří kroků, z nichž všechny mohou být potencionálně ovlivněny místními biotickými a abiotickými vlastnostmi, ale i prostorovým rozmístěním rostlin. Zaprvé herbivor se nejprve musí setkat s populací rostlinných druhů v krajině. Zadruhé je třeba zvolit konkrétní území či subpopulaci v rámci zvolené populace. Zatřetí je teprve teď možné si vybrat mezi jednotlivými rostlinami na základě rostlinných individuálních vlastností a podle vjemových schopností herbivorů. Prostředí, ve kterém se rostlina nachází, může ovlivnit například pravděpodobnost detekce rostlin herbivory, relativní chutnost rostlin, konkurence ze strany jiné herbivorní skupiny nebo dosažitelnost larválních stanovišť (Janovský et al., 2015).

1.3.1 Tolerance a odolnost rostlin

Tolerance rostlin vůči herbivorům odráží, do jaké míry rostliny mohou opět vyrůst a reprodukovat se po poškození herbivory (Strauss et Agrawal, 1999). Nebo se dá říct, že to je schopnost rostlin kompenzovat negativní účinek na jejich kondici, který je způsoben poškozením herbivorem (Carrillo et al., 2014). Autoekologické faktory, stejně jako vliv konkurentů a mutualismus, ovlivňují úroveň tolerance rostlin. Nedávné práce zjistily, že základ pro toleranci je dědičný a může se vyvíjet v přírodních populacích rostlin. Různé populace rostlin jsou vystaveny odlišnému

tlaku ze strany herbivorů a mají tak odlišnou toleranci vůči herbivorům. Základ tolerance rostlin k herbivorům se značně liší mezi jednotlivými druhy rostlin a často zahrnuje zpětnou vazbu mezi vlastnostmi rostlin a událostmi (Strauss et Agrawal, 1999). I když jsou rostliny schopny odolávat herbivorům přes obranné mechanismy, mohou stěží omezit škody. Naproti tomu mechanismy tolerance mohou umožnit rostlinám kompenzaci nebo nahrazení poškozeného pletiva například zlepšením účinnosti fotosyntézy, aktivováním spících meristémů nebo změnou režimu při přidělování zdrojů (Gong et Zhang, 2014). Předchozí studie ukázaly, že se rostliny liší v reakci na toleranci při různých typech poškození. Například ředkev ohnice (*Raphanus raphanistrum*) byla méně tolerantní k mechanickému poškození apikálního meristému oproti mechanickému poškození listů (Carrillo et al., 2014). Tolerance je v kontrastu s odolností vůči herbivorii, což je schopnost rostlin vyhnout se negativním vlivům od poškození herbivorem. Rostliny využívají obě strategie, toleranci i odolnost, současně. Obě tyto strategie mohou být důležité pro rostlinnou kondici, přesto můžou záviset na poškození od herbivorů (Carrillo et al., 2014).

1.3.2 Obrana rostlin

Jestliže herbivoři zaútočí, mohou mít rostliny různá obranná opatření. Jedním z důvodů proč studovat obranu rostlin proti herbivorům je, že každý rok herbivorie způsobí ve světové ekonomice ztrátu miliardy dolarů zejména u příjmu souvisejících se zemědělstvím, zahradnictvím a lesnictvím (Gong et Zhang, 2014).

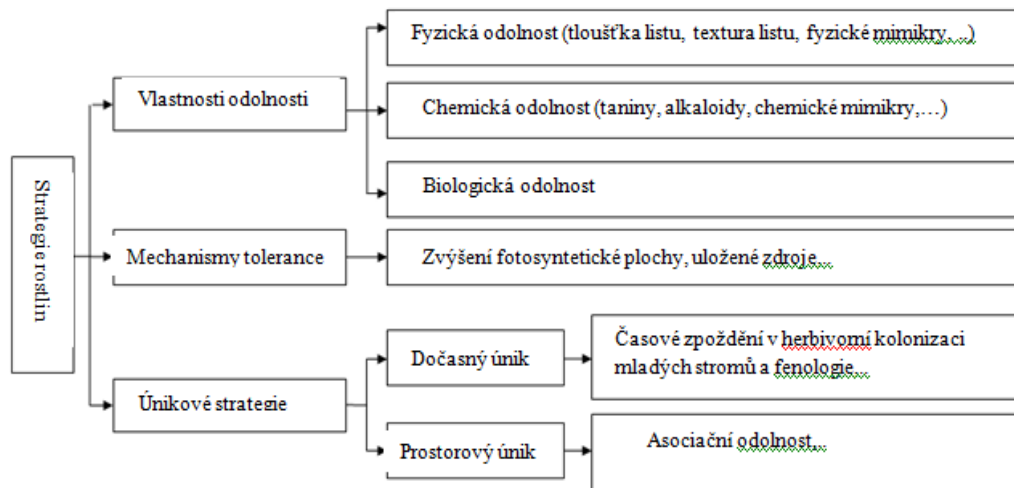
Evoluční závody ve zbrojení mezi rostlinami a hmyzem mají za výsledek vývoj elegantního obranného systému v rostlinách, který má schopnost rozeznat nevlastní molekuly nebo signály z poškozených buněk, stejně jako zvířata, a aktivovat imunitu rostlin představující odpověď proti herbivorii (War et al., 2012). U herbivorů generalistů a specialistů je rozdíl mezi reakcí na obranu rostlin v tom, že herbivoři generalisté jsou efektivně zavraženi rostlinnou obranou, zatímco herbivoři specialisté se přizpůsobují a vyvíjí se, aby se účinně vypořádali s obranou jejich preferovaných rostlin (Castillo et al., 2013). Jakmile se hmyzí herbivor začne živit na rostlině, několika obrannými signály dochází k indukci obranných reakcí (Fürstenberg-Hägg, 2013).

Rostliny si vyvinuly široké pole obranných vlastností, které zabraňují nebo omezují poškození od herbivorů (Castillo et al., 2013). Tato obrana má za následek

morfologické změny a syntézu sekundárních metabolitů, což způsobí pokles činnosti herbivora nebo zvýší výkon přirozených nepřátel herbivora. Indukce této rostlinné obrany závisí na schopnosti rostliny rozpoznat útočníka a liší se podle druhu herbivora a doby útoku. Různé druhy herbivorů na stejné rostlině se mohou vzájemně ovlivňovat přes obrany, které indukují. Útoky jednoho druhu herbivora mohou být sníženy nebo zvýšeny obranou proti jinému druhu herbivora (De Oliveira et al., 2016).

De Oliveira et al. (2016), pěstovali sazenice rajčat jedlých (*Solanum lycopersicum*), dokud neměla alespoň čtyři zcela rozvinuté listy. Poté na rajčata umístili roztoče *Tetranychus evansi* a *Tetranychus urticae*, které nechali klást vajíčka a pozorovali indukci obrany rostlin. Indukci rostlin pozorovali v různých intervalech po napadení jednotlivými roztoči. Bylo zjištěno, že *T. urticae* indukuje přímé rostlinné obrany v rostlinách rajčete do jednoho dne, zatím co *T. evansi* snižuje účinnost rostlinné obrany (vyšší míra naklazení vajíček).

Rostliny reagují na herbivorii prostřednictvím morfologických, biochemických a molekulárních mechanismů k zamezení či vyrovnání účinku útoku herbivora. Biochemické obranné mechanismy proti herbivorům jsou dalekosáhlé, velmi dynamické a jsou zprostředkovávány přímou i nepřímou obranou. Obranné sloučeniny se vyrábějí buď konstitutivně, nebo v reakci na poškození rostliny a ovlivňují krmení, růst a přežití herbivora. Kromě toho rostliny také uvolňují těkavé organické sloučeniny, které přitahují přirozené nepřátele herbivorů (War et al., 2012). Primární obranou je produkce toxinů, které mají za následek otravu útočníků. Další strategie zahrnují rozvoj trní, vznik tuhých nepříjemných pletiv k odrazení herbivorů a nábor parazitoidů či predátorů, kteří napadají herbivory (Schardl, 2002). Mimo trní mohou na obranu používat ostny, trichomy a sekundární metabolity jako jsou kyanogenní kyseliny, kardenolid nebo tropanové alkaloidy (Obrázek č. 2; Castillo et al., 2013). Je pravidlem, že každý rostlinný druh má více než jednu obranu proti herbivorům. (War et al., 2012). Agrawal et Fishbein (2006) předpokládali, že intenzita obrany proti herbivorům obsahuje tři typy: (i) slabou obranu rostlin s únikovými fenologickými mechanismy, (ii) rostliny s výživnými, jedlými listy, které mají fyzické a chemické obrany a (iii) rostliny s tuhými a nejedlými listy.



Obrázek č. 2: Rozdělení obrany rostlin proti herbivorům. Zdroj: Gong et Zhang, 2014

Rostliny mají schopnost rozlišovat mezi herbivorií a mechanickým poškozením, jako je například krupobití a vítr, stejně jako rozpoznávají nakladení vajíček. Tato funkce rozpoznávání je potřebná, aby se vyhnuly plýtvání drahých obranných prostředků (Fürstenberg-Hägg, 2013). Po napadení herbivorem většinou investují do obnovy základních životních procesů, dalšího vegetativního růstu a do generativní produkce (Crawley, 1985). Rostliny proto mají neustále dilema z kombinace růstu a vývoje obrany (Fürstenberg-Hägg, 2013).

1.3.3 Typy rostlinné obrany proti herbivorům

Rostliny konfrontují herbivory, a to jak přímo, přednostně prostřednictvím ovlivnění preference rostliny nebo přežíváním a reprodukčním úspěchem, tak nepřímo prostřednictvím jiných druhů, jsou přirozenými nepřáteli hmyzích herbivorů (War et al., 2012).

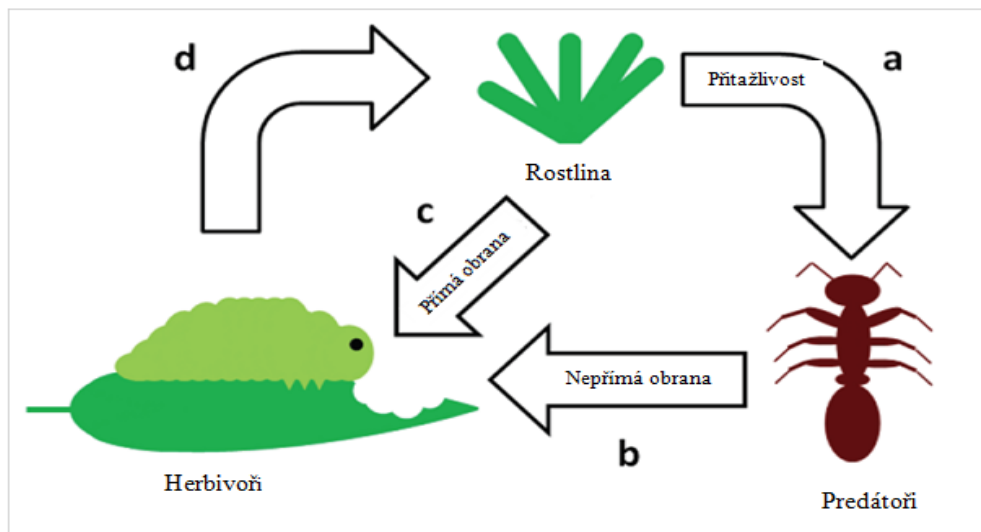
- Přímá obrana

Termín přímá obrana se používá, když rostliny produkují fyzické bariéry proti hmyzím herbivorům (Fürstenberg-Hägg, 2013.) Přímá obrana je zprostředkovávána vlastnostmi rostlin, které přímo ovlivňují biologii a přežívání herbivorů. Patří sem mechanická obrana na povrchu rostlin v podobě trichomů, trnů, ostnů, silnějších listů nebo produkce chemických látek jako jsou alkaloidy, fenoly, antokyaniny nebo chinony. Chemické látky buď herbivory zabijí, nebo zpomalují jejich vývoj. Rostlinné strukturální znaky jako je voskový povrch listu, tloušťka buněčné stěny, dřevnatění nebo již zmíněné trny nebo trichomy tvoří první fyzickou výživovou bariéru pro herbivora. Sekundární metabolity působí jako toxiny a také ovlivňují růst,

vývoj a stravitelnost rostlin, které brání rostliny před útokem herbivora (War et al., 2012).

- Nepřímá obrana

Je zprostředkována uvolněním směsí těkavých látek, které specificky přitahují přirozené nepřátele herbivorů, dále poskytují potravu a útočiště pro přirozené nepřátele herbivorů s cílem zvýšit jejich účinnost (War et al., 2012). Tedy místo toho aby se rostliny bránily přímo proti herbivorům, brání se nepřímo snížením herbivorie, tím že zvyšují pravděpodobnost, že herbivoři (většinou se jedná o hmyzí herbivory) budou napadeni, obtěžováni nebo odstraněni predátory, jako jsou mravenci, vosy nebo roztoči (Obrázek č. 3; Mortensen, 2013).



Obrázek č. 3: Nepřímá obrana a) Rostliny přitahují predátory, jako jsou mravenci, vosy. b) Je-li přítomen predátor zaútočí nebo odebere herbivora, který poškozuje rostlinu. c) Pro srovnání, přímé obrany nevyžadují prostředníky, který ovlivní herbivora. d) Snížená konzumace herbivora vede k menšímu poškození rostliny. Zdroj: Mortensen, 2013

Yamawo et al. (2012) zkoumali, jak se mění přímá a nepřímá obrana s věkem listů u pryšce *Mallotus Japonica*. Zjistili, že přímá obrana rostlin prostřednictvím hustoty chloupků a průzračných teček se lišila mezi věkem listů a převažovala u mladších listů (1 – 3 týdnů staré listy). A nepřímá obrana převažovala u středně starých listů (2 – 8 týdnů). Pryšec využívá u nepřímé obrany tzv. pearl bodies, což jsou perličkovité útvary na listu nebo stonku rostliny a jsou bohaté na lipidy. Jejich počet byl nejvyšší na listech, které byly 3 – 5 týdnů staré.

- Chemická obrana

Chemická obrana je všude přítomná a pravděpodobně nezbytná pro přežití rostlin. Rostliny obvykle produkují chemické látky s toxicitou pro širokou škálu

potencionálních herbivorů nebo k odrazení herbivora od krmení (Schardl, 2002). Chemické sloučeniny produkované rostlinami se tradičně dělí na primární a sekundární metabolity. Primární metabolity se používají pro růst, vývoj a reprodukci. Sekundární metabolity, dnes známé jako bioaktivní specializované sloučeniny, se na druhé straně používají k ochraně rostlin proti herbivorům a proti mikrobiálním patogenním infekcím a k přilákání opylovačů (Fürstenberg-Hägg, 2013). Sekundární metabolity jsou látky, které nemají vliv na normální růst a vývoj rostlin, ale snižují chutnost rostlinných pletiv, ve kterých jsou produkovány. Tyto látky mohou být uloženy buď konstitutivně v aktivní formě nebo indukované v reakci na hmyzí napadení (War et al., 2012). Organická chemická obrana zahrnuje kvalitativní a kvantitativní obranu (Mortensen, 2013). Do kvalitativní obrany patří například alkaloidy, kyanogenní glykosidy a aminy. Tato obrana je považována za účinnou v nízkých koncentracích, zatímco kvantitativní obrana, která je tvořena stravitelností snížením metabolitů, je považována za účinnou, pouze pokud je přítomna ve větším množství (Meloni et al., 2012).

Rostliny akumulují těžké polymery (např. celulóza, lignin, silikáty) jež snižují chutnost rostlin, nebo minimalizují nutriční hodnotu svých pletiv, což může donutit herbivora (zejména hmyz) spotřebovat více rostlinných pletiv. Ačkoli se tato strategie nemusí zdát výhodná, ve skutečnosti rostliny nutí herbivory požit větší množství rostlinných toxinů (Schardl, 2002).

Rostoucí rostlinná pletiva mají vysokou nutriční hodnotu a jsou silně konzumována herbivory, takže musí být dobře chráněna. Obvykle mladá pletiva mívají vyšší koncentraci chemických toxinů, zatímco starší pletiva jsou tvrdší, s vyšším podílem polymerů a méně chutné než mladá pletiva (Schardl, 2002).

Různé rostlinné skupiny mají tendenci mít různé chemické vlastnosti (Schardl, 2002). Hlavní skupiny rostlinných chemikálií zapojených do obrany proti hmyzím herbivorům jsou čtyři. Patří sem: (I) sloučeniny obsahující dusík (N), (II) neproteinové alkaloidy (př. aminokyseliny), (III) kyanogenní glykosidy a glukosinoláty, terpenoidy a (IV) fenolické látky (př. lignin; Awmack et Leather, 2002).

Význam obsahu dusíku v rostlinách pro herbivory se také liší pro specialisty a generalisty. Pro specializovaný hmyz, který je schopný se vyrovnat s toxiny, je dusík

často důležitým určujícím faktorem preference hostitelské rostliny. Vysoký obsah dusíku pomáhá překonat hmyzu vlastnosti rostlin, kterými se rostliny snaží snižovat svoji konzumaci. Naproti tomu hmyzí generalisté nemůžou překonat toxickou obranu rostlin a nebudou mít prospěch z vyššího obsahu dusíku v rostlinách (Volf et al., 2015). Volf et al. (2015) zkoumali pomocí osmi druhů vrb (rod *Salix*) a topolu osiky (*Populus tremula*) jaký má obrana rostlin dopad na hmyzí generalisty a specialisty (Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera). Výsledky naznačují, že specialisté a generalisté specificky reagují na vlastnosti hostitelských rostlin, která může hrát významnou roli při formování obrany hostitelských rostlin. Specialisté a generalisté se lišili mezi svými reakcemi na chemickou obranu rostlin a to tak, že specialisté byli ovlivněni pouze sekundárními metabolity, zatímco generalisté byli ovlivněni celkově chemickou obranou rostliny.

Rostliny produkují i řadu obranných proteinů, které snižují hmyzím herbivorům schopnost trávit rostlinu. Je zde pět hlavních tříd obranných proteinů, do kterých patří proteinové inhibitory, inhibitory α – amylázy, lektini, chitinóza a polyfenolová oxidáza (Fürstenberg-Hägg, 2013).

- Trichomy

Trichomy hrají podstatnou roli v obraně rostlin proti hmyzím herbivorům a do obrany zapojují jedovatý a odrazující efekt (War et al., 2012). Experimenty, kde byl použit durman obecný (*Datura stramonium*) nám ukazují, že listové trichomy snižují poškození způsobené herbivory. Bylo také zjištěno, že hustota listových trichomů je součástí obrany proti herbivorům. Obranná role hustoty trichomů se mění v průběhu času (Valverde et al., 2001). Hustota chloupků negativně ovlivňuje chování hmyzích herbivorů při kladení vajíček, konzumaci a při larválním žíru (War et al., 2012).

- Obrana rostlin přidružením k méně chutným rostlinám

V literatuře lze nalézt četné studie o tom, jak rostlinná chemie, morfologie a fenologie ovlivňuje náchylnost rostlin k herbivorii. Podle jedné hypotézy by herbivoři měli trávit většinu času ve vysoce kvalitních stanovištích a využívat rostliny s největší kvalitou v rámci stanoviště. Také to znamená, že citlivé rostliny by měly získat ochranu před herbivory při sdružení s rostlinami, které jsou méně chutné, a tím snižují kvalitu stanoviště pro herbivory. V souladu s touto hypotézou, bylo zjištěno, že když zajáci a hraboši znají kvalitu stanoviště a jsou schopni se mezi

stanovišti pohybovat, rostlina získala ochranu prostřednictvím spojení s méně chutnou rostlinou. Bylo to způsobeno tím, že herbivoři strávili většinu času spásáním ve stanovištích s výskytem pouze velmi chutných druhů a vyhýbali se stanovištím, kde byly přítomny méně chutné rostliny (Hjältén et al., 1993).

Hjältén a Price (1997) použili vrbu *Salix lasiopelis* a tři druhy pilatek *Euura lasiopelis*, *Euura sp.* a *Phyllocolpa sp.* a testovali, zda rostliny mohou získat přidružením se k méně chutným rostlinám ochranu před herbivory. Tato hypotéza se potvrdila pouze v jednom případě ze tří, ale zároveň byla podpořena již dřívějšími výsledky studií APR (Associational Plant Refuges).

- Obrana pomocí maskování

Některé rostliny jako alternativu úkrytu využívají maskování (krypsi). Rostliny ho používají s cílem vyhnout se střetu s herbivorem. Pro představu rostlina citlivka stydlivá (*Mimosa pudica*) napodobuje vzhled mrtvé nebo vadnoucí rostliny pomocí skládání a svěšování listů při dotyku (Mortensen, 2013).

1.4 Faktory ovlivňující herbivorii

Biotické a abiotické vlastnosti, jako například mikroklima, topografie nebo totožnosti společně se vyskytujícími druhů rostlin, mohou být důležitými hnacími silami pro výskyt herbivorie (Janovský et al., 2015). Abiotické faktory mohou omezit rozšíření hmyzích herbivorů více než jejich hostitelské rostliny, například je-li rostlina více tolerantní k tvrdým zimním podmínkám a krátkému vegetačnímu období než herbivor. Kromě toho, kratší vegetační období v severních šířkách může být spojováno se sníženým růstem rostliny (Lehndal et Ågren, 2015).

1.4.1 Vliv teploty na herbivorii

Teplota je považována za dominantní abiotický faktor přímo ovlivňující herbivorii. Během posledních 100 let se globální průměrná teplota zemského povrchu zvýšila o 0,6 °C (Bale et al., 2002). Změna klimatu je již dlouho považována za hybnou sílu při vývoji ekosystémů. Rostliny a hmyzí herbivoři jsou dvě hlavní složky suchozemských společenstev a jejich interakce hrají důležitou roli ve struktuře ekosystémů (Su et al., 2015). Hmyzí herbivoři patří do skupiny organismů, která vykazuje nejsilnější reakci na změny klimatu, protože jsou ektotermní - jejichž tělesná teplota je závislá na teplotě okolí (Rasman et al., 2014).

Účinky změny klimatu na hmyzí herbivory mohou být přímé, a to prostřednictvím dopadů na jejich fyziologii a chování, nebo nepřímé, kde hmyz reaguje na klimaticky vyvolané změny jiných faktorů prostředí (Bale et al., 2002). Stávající studie naznačují, že přímé účinky teploty jsou pravděpodobně silnější a důležitější než jiné faktory. Přímé účinky vzrůstající teploty na hmyz, mohou být větší v polárních oblastech, než v mírných a tropických oblastech. Přímé vlivy na hmyz se pravděpodobně liší mezi jednotlivými druhy v závislosti na jejich stávajícím prostředí, životní historii a jejich schopnosti se přizpůsobit (Bale et al., 2002).

Teplota může vyvolat změny během životního cyklu herbivorů (například změna hustoty populace nebo změna v rychlosti vývoje). Růstová forma rostlin a sezónní dostupnost silně ovlivňují životní strategii, která je s nimi spojena. Úspěšné dokončení životního cyklu hmyzích herbivorů na určitých hostitelích vyžaduje synchronizaci s fenologií hostitele. Rostliny mohou být například k dispozici v potřebné kvalitě pouze po relativně krátkou dobu během růstové fáze. Když se klima stane méně výhodné pro vývoj hmyzu, synchronizace je kritičtější a hmyz je postupně méně úspěšný v dokončení svého životního cyklu. Ve vyšších zeměpisných šířkách, kde je teplota nižší, roste hostitelská rostlina příliš pomalu na to, aby podporovala vývoj herbivorního hmyzu. V teplejších oblastech se rostlina může vyvinout příliš rychle. Pouze ve střední části teplotního gradientu jsou hmyzí herbivoři a fenologie hostitelských rostlin ve vzájemné synchronizaci (Bale et al., 2002).

Briscoe et al. (2012) posuzovali vliv sezónnosti a změny klimatu na fenologii motýla *Heteronympha merope merope* (Nymphalidae), který se vyskytuje podél východního pobřeží Austrálie. V Melbourne se dospělí motýli objevují pozdě na jaře, páří se a poté samci umírají a samice estivují přes horké letní měsíce. Samice jsou málo aktivní až do začátku podzimu, kdy začínají klást vajíčka. Larvální fáze je načasovaná tak, aby se shodovala se zimní dostupností trav, které jim poskytují jídlo a přístřeší. V severnějších lokalitách nastává kladení vajíček později a dospělý motýl se vyvine dříve. Pro pokus bylo vybráno 10 samic, kterým byla v březnu sebrána vajíčka, která byla rozdělena mezi šest stálých teplot (8°C, 12°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C). Bylo zjištěno, že teplota měla významný vliv na rychlost vývoje motýla napříč všemi fázemi. Vývoj vajíček a kukel byl nejvíce a silně závislý na teplotě. Průměrné časy vývoje jednotlivců v nejteplejších a nejchladnějších teplotách se lišily

o 30 dní u vajíček a 70 dní u kukel. Naproti tomu doba vývoje třetího instaru larvy při teplotě 8 – 25 °C se v průměru lišila jen o šest dní. Vajíčka a první instary larev při teplotě 30°C nepřežila. Dále bylo zjištěno, že samci se vyvíjeli rychleji než samice při teplotě 8°C, 12°C, 15°C v průběhu larvální fáze a zakuklili se o 21 dní dříve než samice. Pozdní datum kladení vajíček má za následek, že jednotlivci tráví mnohem méně času jako pátý instar/kukla a více času jako vajíčko/první instar než v případě, že vajíčko bylo nakladeno začátkem roku. Rozsah tohoto posunu byl takový, že jednotlivci z vajíček, která byla nakladena květnu, se vylíhli po 37 dnech a strávili pouze 27 dní jako kukla. Naproti tomu jedincům z vajíček nakladených v únoru trvalo pouze 11 dní se vylíhnout a 81 dní strávili jako kukla.

1.4.2 Ovlivnění herbivorie vlivem nadmořské výšky

Podle dostupných hypotéz se předpokládá přímé spojení mezi živinami v půdě a herbivorií. To je založeno na předpokladu, že za podmínek snížené dostupnosti zdrojů („nizkých zdrojů“) výběr favorizuje pomalu rostoucí rostliny, které jsou však charakteristické vysokou investicí do obrany proti herbivorům, aby se vyhnuly ztrátám biomasy. Proto lze očekávat, že herbivorie je nízká, a snižuje se s nadmořskou výškou, v silně zdrojově limitovaných stanovištích, jako jsou například alpské pastviny (Hülber et al., 2015). Obecně platí, že výskyt hmyzích herbivorů je zvýšený směrem k tropům a snížený se zvyšující se nadmořskou výškou (Fürstenberg-Hägg, 2013).

Hülber et al. (2015) pro svůj experiment vybrali pět alpských taxonů rostlin s velkými areály a jsou součástí mnoha alpských pastvin. Pozorování probíhalo v osmi studijních oblastech různých nadmořských výšek. Z celkového počtu pozorování 1431 se u 818 (57,2%) ukázal výskyt herbivorů. Výskyt herbivorů byl významně vyšší na nižších místech, než v horním alpském pásu. Více jak polovina rostlin byla ovlivněna herbivory, nicméně míra poškození byla u více než 96 % pozorování nízká. Tyto výsledky jsou do značné míry v souladu s pozorováním v polopřirozených pastvinách v různých nadmořských výškách ve Švýcarských Alpách.

V dalším experimentu byla použita kyprej vrstice (*Lythrum Salicaria*) a dva na ni specializovaní býložraví brouci *Galerucella calvariensis* a *Galerucella pustla*. Byly vybrány 3 studijní lokality na východním pobřeží Švédska podél zeměpisného

gradientu. Početnost herbivorů se značně lišila mezi populacemi. Odstranění listové plochy herbivory bylo největší v jižní populaci (11 %) poté ve střední (7 %) a nejnižší v severní oblasti (3 %; Lehndal et Ågren, 2015).

Se zvyšující se nadmořskou výškou, teplota vzduchu klesá rychlostí zhruba 6,0 °C / 1 000 m. Nízké teploty ve vyšších polohách můžou mít negativní vliv na hmyzí populaci v případě, že nejsou schopni se aklimatizovat, přizpůsobit se nebo v případě, kdy jsou schopni se aklimatizovat nebo přizpůsobit, ale s nižší úrovní jejich výkonu (př. přežití, vývoj). Ve vyšších nadmořských výškách může hmyz produkovat méně instarů, mají delší životní cyklus a nižší plodnost (Altmann et Claros, 2015). U stromu *Nothofagus macrocarpa*, Altmann a Claros (2015) zkoumali četnost herbivorního hmyzu a poškození listů podél výškového gradientu. *N. macrocarpa* se vyskytuje na hoře El Roble v Chile, která dosahuje 2 222 m n. m. Údaje byly shromažďovány od roku 2012 do roku 2013. Sledované stromy byly vybrány ve třech různých nadmořských výškách: nízké 1100 – 1200 m n. m., střední 1600 – 1700 m n. m. a vysoké 2000 – 2100 m n. m. Teplota se pohybuje v rozmezí od průměrných maxim v lednu 26,9 °C až do průměrných minim v červenci 4,1 °C. Očekávala se nižší hojnost herbivorního hmyzu a poškození listů ve vyšší nadmořské výšce, protože nízké teploty vzduchu v těchto výškách by měly mít přímý a negativní vliv na vývoj hmyzu. Výsledky však byly v rozporu s tímto očekáváním. Byl pozorován nárůst hojnosti herbivorního hmyzu a listového poškození s nadmořskou výškou. Na jaře a v létě byla hojnost hmyzu dvojnásobně vyšší ve vyšších nadmořských výškách. Také zjistili, že poškození listové plochy bylo podstatně vyšší v létě při vysoké a středně vysoké nadmořské výšce. Možné vysvětlení je, že změna klimatu vytváří nepříznivé podmínky pro hmyzí herbivory v nižších nadmořských výškách, a zároveň vytváří příznivé podmínky ve středních a vyšších nadmořských výškách, což má za následek výškový posun.

U pokusu s prhou arnikou (*Arnica montana*) ověřovali, že herbivorie se snižuje s rostoucí nadmořskou výškou (nižší teplotou). Zvyšující se herbivorie slimáky byla prokázána v nižších nadmořských výškách u prhy arniky, která je omezena na poměrně chladné prostředí nízkých pohoří, ale chybí v teplejších oblastech (Bruelheide et Scheidel, 1999).

Vlastnosti jednotlivých listů rostlin, jako je jejich životnost, listová hmota na plochu, vodivost průduchů, obsah dusíku a fotosyntetické aktivity se také mění podél

výškového gradientu. Krátká doba fotosyntézy a nízká teplota ve vysokých nadmořských výškách má za následek nižší produktivitu rostlin. To znamená, že obranné schopnosti rostlin mohou klesat s nadmořskou výškou a ztráta listové plochy herbivory může způsobit vážné škody v růstu rostlin ve vyšších nadmořských výškách (Suzuki, 1998).

Ve vyšších nadmořských výškách s herbivorií klesá i úroveň obrany rostlin ve srovnání s rostlinami v nižších nadmořských výškách (Rasmann et al., 2014). Rasmann et al. (2014) nashromáždili studie, v nichž měřili rostlinné rysy ve vztahu k odolnosti proti útokům herbivorů. Prozkoumáním studií zjistili významný nárůst rostlinných fyzikálních vlastností a flavonoidů (látky patřící mezi sekundární metabolity) s vyšší nadmořskou výškou. Tento výsledek je v rozporu s očekáváním, avšak Rasmann et al. (2014) uvádí, že zvýšení flavonoidů je pravděpodobně zapříčiněné i tím, že sloučeniny flavonoidů mohou být zapojeny do pigmentace rostliny, její ochraně proti UV záření a toleranci mrazu.

Jak se mění obsah dusíku v listech rostlin s nadmořskou výškou, zkoumala Suzuki (1998) pomocí vytrvalé byliny *Sanguisorba tenuifolia* a jejího herbivorního brouka *Galerucella grisea*. Kvalita listů *S. tenuifolia* se lišila mezi nadmořskými výškami. Rostliny ve vyšších nadmořských výškách měly listy s vyšším obsahem dusíku a nižší listovou hmotnost na jednotku plochy než rostliny v nižších nadmořských výškách. Také zaznamenala, že doba kladení vajíček *Galerucella grisea* byla kratší ve vyšších nadmořských výškách než v nižších. Tato studie nám ukazuje, že vyšší kvalita produkce listu nemusí mít vždy za následek vyšší úroveň herbivorie.

Snížení herbivorního tlaku v drsnějším prostředí nemusí nutně vést ke snížení obrany rostlin. Některé abiotické faktory mohou přispět k selekci rostlinných vlastností, které jsou pak sekundárně méně atraktivní pro herbivory. Zprvu krušné klima může způsobit vyšší tvrdost listů a zmenšit listovou plochu. Zadruhé bylo prokázáno, že sucho tlumí rostlinné sekundární metabolity, a tím se zvyšuje náchylnost k herbivorii. A zatřetí opožděně tající sníh zvyšuje obsah dusíku v listech (Rasmann et al., 2014).

Vztahy mezi višní tureckou (*Prunus mahaleb*) a předivkou *Yponomeuta mahalebella* (Lepidoptera) podél výškového gradientu se zabýval Alonso (1999).

Úmrtnost v průběhu larválního vývoje byla vyšší ve vyšších nadmořských výškách a průměrná hmotnost dospělců byla vyšší v nižších výškách. *Yponomeuta mahalebella* byla hojnější v nižších nadmořských výškách, kde populace višně turecké byla zastoupena méně. Bylo neobvyklé, že ve středních a vysokých nadmořských výškách byla višně turecká nejvíce zastoupena. Jedno z vysvětlení by mohlo být, že višně turecká, ve vyšších nadmořských výškách byla méně stresovaná abiotickými podmínkami a proto zde byla hojnější.

Vliv nadmořské výšky se může promítnout i do produkce sekundárních metabolitů rostlin. Existují zde dvě převažující teorie. První teorie říká, že čím je drsnější podnebí, tím je obsah sekundárních metabolitů v rostlinách nižší vzhledem k méně výraznému selekčnímu tlaku ze strany herbivorů. Podle této teorie se množství a rozmanitost bioaktivních přírodních produktů zmenšuje od rovníku k pólům. Tuto teorii podporuje experiment, kde byla použita populace *Lupinus argenteus*. Ve vyšší nadmořské výšce *Lupinus argenteus* obsahovala menší množství toxických alkaloidů ve svých listech než v nižších výškách. Druhá teorie říká, že klimatické extrémny, co se týče radiace a teploty, jsou extrémní faktory pro rostliny. Podle této teorie bioaktivní látky, které zmírňují dopady na rostliny, se zvýší ve vysokých zeměpisných šířkách a vysokých nadmořských výškách. Tato teorie byla podpořena studií o kapradí *Pteridium arachoides* a *Pteridium caudatum*, které obsahovalo vyšší množství ochranných látek ve vyšších nadmořských výškách (Zidorn, 2010).

1.5 Cíl práce

Cílem této práce je na základě zahradního experimentu zkoumat vliv populace původu (čtyři norské populace lišící se lokálními klimatickými podmínkami) hostitelské rostliny kostřavy červené (*Festuca rubra*) na herbivora okáče pohánkového (*Coenonympha pamphilus*) nachytaného na území České republiky. Experiment by měl ukázat, zda okáči reagovali na rozdílné vlastnosti kostřav, které pochází z různých nadmořských výšek a vlhkostních poměrů, například rozdílným okusem kostřav nebo schopností přežítí/vývoje na rostlinách pocházejících z různých populací.

2 Metodika

2.1 Modelové organismy

2.1.1 Studovaný druh herbivora

Okáč poháňkový (*Coenonympha pamphilus*) patří do čeledi babočkovití (Nymphalidae), která zahrnuje přes 5 000 druhů motýlů. Nejdůležitějším znakem této velké skupiny, který je odlišuje od ostatních motýlů, je obvykle zakrnělý přední pár nohou, který již nemůže být používán k chůzi. Čeleď babočkovití je rozdělena do mnoha podčeledí například Morphinae, Libytheinae, Nymphalinae a Satyrinae, do které patří i okáč poháňkový (Carter, 2006).

Okáč poháňkový má rozpětí křídel 30 – 34 mm a velikost předního křídla zhruba 14 – 16 mm (Obrázek č. 4). Je rozšířen od severozápadní Afriky přes celou Evropu včetně Středomoří, Turecka, Blízkého východu po jihozápadní Sibiř a Střední Asii. V České republice je rozšířený hojně po celém území kromě nejvyšších hor. Tento druh není nijak ohrožen a rychle osidluje nové biotopy. Ideálními stanovišti jsou krátkostébelné, někdy i sešlapané trávníky. Jeho vývoj je 2 – 3 generační a to duben – červen, červen – srpen, září – říjen (Beneš et Konvička, 2002).



Obrázek č. 4: Okáč poháňkový samec a samice. Zdroj: (Beneš et Konvička, 2002)

Samička klade vajíčka jednotlivě a při kladení není vybíravá, takže je naklade třeba i na suchá stébla. Vývojový cyklus je poměrně složitý, protože jen některé larvy letní generace se stihnou vyvinout natolik rychle, aby se zakuklily a dokončily svůj vývoj ještě na podzim. Proto většina letních housenek přezimuje a svůj vývoj

dokončí až na jaře následujícího roku. Housenky pravděpodobně nemají pravou diapauzu, tedy larvy mohou přijímat potravu i během mírného počasí v zimních měsících. Housenky konzumují hojné luční trávy jako je kostřava červená (*Festuca rubra*), lipnice luční (*Poa pratensis*), psineček obecný (*Agrotis canina*). Stadium kukly obvykle trvá okolo tří týdnů (Beneš et Konvička, 2002).

Samice okáče pohánkového se zřídka páří více než jednou za život. Samci okáče pohánkového periodicky střídají vyčkávací strategii, kdy střeží teritoria, a aktivní patrolování nad relativně rozsáhlými plochami biotopů. Samčí teritoria jsou navíc často, při větší denzitě jedinců na lokalitě, soustředována u nápadných bodů, jako jsou nízké keře nebo trsy vyšších trav. Čerstvě vylíhlé samice s k těmto místům přilétají pářit (Beneš et Konvička, 2002).

Rychlost vývoje, nenáročnost na podmínky prostředí, dostupnost přírodních populací a poměrně široký rozsah hostitelských rostlin dělají z okáče pohánkového vynikající modelový druh herbivora pro tuto studii.

2.1.2 Studovaný druh rostliny

Kostřava červená (*Festuca rubra*) je běžný druh vytrvalé trávy (Skalová et al., 1997) patřící do čeledi lipnicovité (Poaceae). Kostřava má sytě zelenou nebo sivozelenou barvu, její stébla jsou přímá a dosahují výšky 20 – 80 cm, někdy až 120 cm. Roste v různých typech luční vegetace, upřednostňuje však prostředí mezofilní až suchomilné. Kostřava červená může vystoupat až do nadmořské výšky 2600 m n. m. (Grulich, 2012)

V Evropě se vyskytuje v temperátních oblastech. Kostřava červená je v Evropě rozdělena do více než 20 poddruhů. Tento druh je ekologicky velmi flexibilní v důsledku kombinace velké genetické variability a fenotypové plasticity. Variabilita typu klonálního růstu se týká flexibility při tvorbě podzemních oddenků a schopnosti tvořit výhonky dvěma různými způsoby. První typ je intravaginální (vnitropoševní), kdy se výhon tvoří uvnitř listové plochy. Druhý typ je extravaginální (mimopoševní), kdy se výhon tvoří mimo pochvu listu (Skalová et al., 1997).

2.2 Popis experimentu

2.2.1 Příprava hostitelských rostlin

Kostřavy byly přivezeny ze západního Norska. Meineri et al. (2014) navrhli přirozené klimatické mřížky, které kombinují 12 lokalit, které představují čtyři úrovně ročních srážek: 600 mm (1), 1200 mm (2), 2000 mm (3), 2700 mm (4) a tři úrovně letních teplot: 6,5°C (ALP), 8,5°C (INT), 10,5°C (LOW). Cílové komunity se vyskytují na jižně orientovaném, mírném svahu (5 – 20°) s relativně bohatým podložím z hlediska živinové dostupnosti. Geografická vzdálenost mezi místy je v průměru 15 km a pohybuje se od 175 km do 650 m.

V červnu 2014 bylo náhodně vybráno 40 klonů kostřav z každé lokality. Klony byly vybrány podél jednoho nebo více transektů a byly od sebe vzdáleny nejméně 1 m. Klony byly převezeny do experimentální zahrady Botanického ústavu, Akademie věd České republiky, Průhonice a byly zasazeny do velkých květináčů (15 x 15 cm).

Po příjezdu z Norska byly kostřavy na pozemku Průhonic zazimované. Následující část roku byly ve skleníku, kde probíhala příprava odnoží k zakořenění od 2. února do 5. února 2015. Příprava probíhala v rozebrání trsů a oddělení jednotlivých odnoží do kádinek s vodou. Od 18. února 2015 probíhalo sázení odnoží, které pustily kořínky do květináčů. Poslední kostřava (číslo 155) pustila kořínky a byla zasazena 27. února 2015.

Kostřavy, které byly použity pro herbivorní experiment, pocházely ze čtyř klimaticky extrémních populací/lokalit: Fauske, Ovstedal, Ulvehagen, Skjellingahaugen (Tabulka č. 1). Dohromady bylo k dispozici 200 rostlin kostřav (2 x 100 klonů), 2 x 25 klonů z každé populace. Pro experiment bylo z každé populace dáno stranou 25 rostlin. Byly tedy dvě skupiny kostřav po 100 kusech. Tyto dvě skupiny byly vytvořeny proto, že pouze na jednu skupinu byly umísťovány housenky a druhá skupina kostřav byla bez housenek. Kostřavy bez housenek sloužily pro kontrolu růstu, v porovnání s kostřavami, na kterých byly housenky umístěny (analýza růstu rostlin s a bez herbivora není součástí této bakalářské práce). Každá kostřava měla v květináči popisku s číslem a písmenem. Číslo určovalo, do jaké populace kostřava patří a písmeno *e* nebo *f*, určovalo, zda na dané kostřavě budou housenky nebo ne. Na začátku experimentu bylo určeno, že housenky budou dány na kostřavy označené písmenem *e* a kostřavy s písmenem *f* budou sloužit jako kontroly.

Všechny kostřavy, byly zajištěny ochrannými obaly proti vniknutí ostatních organismů (viz níže).

Tabulka č. 1: Popis jednotlivých lokalit rostlin vybraných pro experiment. Místo se odkazuje na roční úhrn srážek a letní teploty (viz výše). Zeměpisná poloha je vyjádřena v desetinném tvaru a nadmořská výška v m n.m.

| Místo | Jméno | Zeměpisná délka (°E) | Zeměpisná šířka (°N) | Nadmořská výška |
|-------|------------------|----------------------|----------------------|-----------------|
| LOW1 | Fauske | 9,07 | 61,03 | 589 |
| ALP1 | Ulvehaugen | 8,12 | 61,02 | 1,208 |
| LOW4 | Ovstedal | 5,96 | 60,69 | 476 |
| ALP4 | Skjellingahaugen | 6,41 | 60,93 | 1,113 |

Zdroj: Meineri et al., 2013

2.2.2 Chov motýlů

Výzkum probíhal v Botanickém ústavu akademie věd v Průhonicích. Samičky motýlů byly nachytány 24. května 2015 v bývalém vojenském prostoru Milovice (Příloha 1). Celkem bylo nachytáno 28 samic, které jsme uzavřeli ve sklenicích spolu s malými trsy trávy ze zdrojové lokality motýlů. Odtud byly v zavřených sklenicích převezeny do Průhonic a rozděleny po jedné do dalších sklenic a místo víčka sklenice byl použit kus monofilu, který byl prodyšný, a umožňoval lepší odvětrávání sklenic a jejich vlhčení (Příloha 2). V Průhonicích již byly připraveny rostliny kostřavy červené (*Festuca rubra*) pocházející ze čtyř populací vyskytujících se v Norsku, které byly přivezeny pracovníky z BÚ AV v Průhonicích (viz výše).

Motýli začali skoro ihned klást vajíčka, a tak bylo potřeba každý den sklenice kontrolovat a přendávat nakladená vajíčka do Petriho misek na navlhčený filtrační papír. Petriho misky byly popsány zkratkou identifikující konkrétní samičku, od které byla vajíčka odebrána, datem odebrání vajíček a počtem vajíček. Aby se vajíčka nepoškodila, bylo zapotřebí je přendávat pomocí jemného štětečku. Zhruba od 1. června 2015 se začaly z vajíček líhnout housenky (Příloha 3). Housenky prvního instaru byly podle počtu vylíhnutí v daný den umístovány většinou v počtu 5 – 6 kusů na jednu rostlinu kostřavy červené (Tabulka č. 2). Housenky byly přemístovány pomocí tenkého namočeného štětečku. Poslední housenky byly na kostřavy přesunuty dne 8. června 2015.

Tabulka č. 2: Tabulka ukazuje čtyři populace kostřav s počtem vysazených housenek na jednotlivé kostřavy. ID je číslo klonu pro určitou kostřavu dané populace.

| ID klonu | Původ rostliny (populace) | Počet vysazených housenek | Počet housenek přežívajících do posledního instaru (odečteno 13. 7. 2015) | ID klonu | Původ rostliny (populace) | Počet vysazených housenek | Počet housenek přežívajících do posledního instaru (odečteno 13. 7. 2015) |
|----------|---------------------------|---------------------------|---|----------|---------------------------|---------------------------|---|
| 653 | Fauske | 6 | 5 | 542 | Ulvehaugen | 5 | 3 |
| 654 | Fauske | 6 | 6 | 543 | Ulvehaugen | 6 | 3 |
| 656 | Fauske | 5 | 4 | 549 | Ulvehaugen | 3 | 3 |
| 657 | Fauske | 5 | 0 | 550 | Ulvehaugen | 6 | 6 |
| 658 | Fauske | 5 | 0 | 551 | Ulvehaugen | 5 | 1 |
| 663 | Fauske | 6 | 2 | 552 | Ulvehaugen | 5 | 4 |
| 672 | Fauske | 6 | 0 | 553 | Ulvehaugen | 5 | 3 |
| 677 | Fauske | 5 | 2 | 556 | Ulvehaugen | 6 | 1 |
| 678 | Fauske | 5 | 0 | 557 | Ulvehaugen | 5 | 1 |
| 680 | Fauske | 6 | 2 | 558 | Ulvehaugen | 6 | 1 |
| 681 | Fauske | 5 | 0 | 560 | Ulvehaugen | 6 | 5 |
| 682 | Fauske | 5 | 2 | 573 | Ulvehaugen | 4 | 0 |
| 683 | Fauske | 6 | 3 | 574 | Ulvehaugen | 5 | 1 |
| 684 | Fauske | 6 | 1 | 576 | Ulvehaugen | 5 | 0 |
| 685 | Fauske | 5 | 3 | 579 | Ulvehaugen | 5 | 3 |
| 686 | Fauske | 5 | 1 | 580 | Ulvehaugen | 5 | 3 |
| 687 | Fauske | 6 | 1 | 581 | Ulvehaugen | 5 | 1 |
| 688 | Fauske | 5 | 0 | 582 | Ulvehaugen | 5 | 4 |
| 691 | Fauske | 4 | 2 | 583 | Ulvehaugen | 5 | 4 |
| 693 | Fauske | 5 | 0 | 584 | Ulvehaugen | 6 | 4 |
| 694 | Fauske | 5 | 0 | 586 | Ulvehaugen | 5 | 5 |
| 704 | Fauske | 5 | 1 | 587 | Ulvehaugen | 6 | 5 |
| 705 | Fauske | 5 | 4 | 588 | Ulvehaugen | 5 | 5 |
| 708 | Fauske | 4 | 0 | 589 | Ulvehaugen | 4 | 4 |
| 710 | Fauske | 5 | 5 | 590 | Ulvehaugen | 5 | 4 |
| 409 | Ovstedal | 6 | 0 | 289 | Skjellingahaugen | 6 | 2 |
| 410 | Ovstedal | 5 | 3 | 291 | Skjellingahaugen | 5 | 3 |
| 411 | Ovstedal | 5 | 0 | 292 | Skjellingahaugen | 5 | 5 |
| 413 | Ovstedal | 6 | 1 | 294 | Skjellingahaugen | 6 | 6 |
| 415 | Ovstedal | 6 | 0 | 296 | Skjellingahaugen | 5 | 1 |
| 416 | Ovstedal | 5 | 0 | 297 | Skjellingahaugen | 5 | 3 |
| 418 | Ovstedal | 5 | 3 | 298 | Skjellingahaugen | 6 | 3 |
| 422 | Ovstedal | 5 | 1 | 299 | Skjellingahaugen | 5 | 3 |
| 424 | Ovstedal | 5 | 0 | 300 | Skjellingahaugen | 6 | 3 |
| 425 | Ovstedal | 5 | 1 | 301 | Skjellingahaugen | 3 | 1 |

| | | | | | | | |
|-----|----------|---|---|-----|------------------|---|---|
| 426 | Ovstedal | 5 | 2 | 306 | Skjellingahaugen | 5 | 4 |
| 427 | Ovstedal | 6 | 0 | 307 | Skjellingahaugen | 6 | 5 |
| 428 | Ovstedal | 6 | 1 | 308 | Skjellingahaugen | 5 | 1 |
| 430 | Ovstedal | 5 | 1 | 310 | Skjellingahaugen | 5 | 5 |
| 431 | Ovstedal | 5 | 0 | 312 | Skjellingahaugen | 6 | 6 |
| 432 | Ovstedal | 5 | 0 | 314 | Skjellingahaugen | 5 | 4 |
| 433 | Ovstedal | 6 | 1 | 315 | Skjellingahaugen | 5 | 2 |
| 436 | Ovstedal | 5 | 0 | 316 | Skjellingahaugen | 3 | 3 |
| 437 | Ovstedal | 5 | 0 | 317 | Skjellingahaugen | 5 | 5 |
| 438 | Ovstedal | 5 | 2 | 318 | Skjellingahaugen | 5 | 4 |
| 441 | Ovstedal | 3 | 1 | 319 | Skjellingahaugen | 5 | 5 |
| 443 | Ovstedal | 5 | 1 | 320 | Skjellingahaugen | 5 | 4 |
| 445 | Ovstedal | 6 | 4 | 321 | Skjellingahaugen | 5 | 4 |
| 446 | Ovstedal | 6 | 2 | 322 | Skjellingahaugen | 5 | 5 |
| 447 | Ovstedal | 4 | 4 | 323 | Skjellingahaugen | 5 | 3 |

2.2.3 Interakce mezi rostlinami a herbivory

Před umístěním housenek na kostřavy bylo nutné zajistit, že housenky nebudou sežrány jinými živočichy, že z konkrétních rostlin neutečou nebo nepřelezou na jiné kostřavy, a zároveň, že se ke kostřavám nedostane jiný živočich než naše housenky. Proto byly pro kostřavy vytvořeny z hustého monofilu ochranné obaly, přes které se ke kostřavám nikdo nedostal (viz foto – Obrázek č. 5). Z důvodů zachování stejných podmínek byl monofilový kryt vytvořen i kolem kontrolních rostlin bez housenek. Aby monofil držel tvar a listy kostřav mohly růst směrem vzhůru, byla vytvořena konstrukce z drátů. Konstrukce byla zabodnuta do rohů květináčů s kostřavami a přes ni byl navléknut monofil, který byl u květináče zajištěn gumičkami proti vniknutí cizích živočichů (a úniku housenek okáčů pryč ze studovaných rostlin). Kostřavy s housenkami byly umístěny na venkovní záhon, kde proti vniknutí dalších organismů byly použity ještě sítě kolem záhonu a nad ním (Příloha 4). Zároveň sítě chránily záhon před přímým sluncem. Kvůli vysokým letním teplotám, bylo nutné ráno, kdy ještě nebyl takový žár, záhon lehce pokropit. Následně byly housenky na kostřavách monitorovány, a když dorostly starších instarů, tak byl zaznamenán i jejich přesný počet (viz odečet z 13. 7. 2015 v Tabulce 1). Mladé housenky nebylo možné všechny na rostlinách dohledat a tudíž přesně spočítat.



Obrázek č. 5: Kostřavy v ochranném obalu s konstrukcí z drátu jako ochrana před ostatními živočichy a únikem nasazených housenek.

Po této fázi uběhla delší doba, než se housenky zakuklily. Dne 13. 7. 2015 byly na kostřavách objeveny první dvě kukly okáčů. Trvalo asi ještě týden než se i ostatní housenky začaly kuklit, a tak se s prvním odebíráním kukel začalo až 20. července

2015 (Příloha 5). Každý den byly kukly, které již byly zaschlé a nebyly měkké na dotek odebrány (Příloha 6). Bylo zapotřebí je umístit do plastových průhledných kelímků s víčkem. Do kelímků byl umístěn kus plastové modelíny, do které byla zapíchnuta špejle. Špejle byla tak dlouhá, aby se dal kelímek zavřít a víčko kelímku bylo proděravěno špendlíkem kvůli přívodu čerstvého vzduchu.

Kukly musely být odebírány opatrně, aby nebyly poškozeny. Pomocí vteřinového lepidla byly následně kukly odebrané z rostlin nalepeny na špejle, zhruba do jedné třetiny výšky. V jedné třetině proto, aby se vylíhlý motýl mohl následně dostat výše, kde roztáhne křídla, stejně jako v přírodních podmínkách. V případě, že by neměl prostor, aby křídla roztáhnul, správně by se mu nevypnula a nemohl by létat. Po přilepení kukel, se krabice zavřela a na její víčko se napsalo číslo dané kostřavy, ze které byly odebrány. Poslední kukla byla odebrána dne 3. srpna 2015.

Již při odebírání a lepení kukel se začali líhnout motýli, první motýl se vylíhnul 23. července 2015 (Příloha 7). Vylíhli motýli byli odebráni z krabice a přesunuti do papírového pytlíku. Pytlík byl popsán ID číslem živné rostliny a datem, kdy se vylíhnul daný motýl a následně byl uložen do mrazícího boxu. Poslední motýl se vylíhnul dne 2. srpna 2015.

V listopadu 2015 byli motýli převezeni na Suchdol, kde byli umístěni do sušičky (80 °C po dobu 12 hodin) a poté bylo provedeno vážení a měření (Příloha 8). Pro vážení suché hmotnosti byla použita váha, která vážila s přesností na čtyři desetinná místa (10^{-4} g). Nejdříve byla zvážena celková suchá hmotnost celého jedince. Poté bylo provedeno odstranění křídel, nožiček, tykadel, aby nám zbylo samotné tělíčko, které bylo potom zváženo samostatně. Křídla se musela vyviklat pomocí špendlíku a pinzety aniž by se poškodila a spolu s tělem byla uložena zpět do papírového pytlíku. Poté byly měřeny dva rozměry pravého předního křídla. Měření bylo provedeno pomocí šuplery, která ukazovala v mm a ještě na dvě desetinná místa. Šuplery se umísťovala těsně nad křídlo a muselo se opět dávat pozor, aby se křídlo nepoškodilo. Někdy nebylo pravé křídlo plně rozvinuto, a tak by nemohlo být správně změřeno, a proto se použilo levé křídlo. Jeden rozměr (R1) byl měřen jako délka křídla a druhý rozměr (R2) jako šířka křídla (viz foto – Obrázek č. 6). Nakonec bylo určeno pohlaví motýlů.



Obrázek č. 6: Měření rozměrů křídla R1 a R2 pomocí šuplery.

2.2.4 Analýza dat

Vliv lokality původu živných rostlin na přežívání housenek okáče pohánkového během larválního vývoje byl analyzován pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM). Úspěšnost přežívání byla vyjádřena jako podíl housenek, které na dané rostlině přežily do posledního larválního instaru (odečteno dne 13. 7. 2015), z celkového počtu housenek vysazených na rostliny začátkem června 2015. Jelikož při použití modelu s binomickým rozdělením chyb data vykazovala nadbytečný rozptyl (overdispersion), byl nakonec zvolen model s quasi-binomickým rozdělením chyb (Crawley, 2007) Průkaznost efektu lokality původu rostliny byla následně testována pomocí F-testu. Aby bylo možné odhalit, ze kterých lokalit se rostliny vzájemně průkazně liší ve schopnosti nedovolit herbivorovi úspěšný vývoj, bylo využito post-hoc testování (Tukey HSD test).

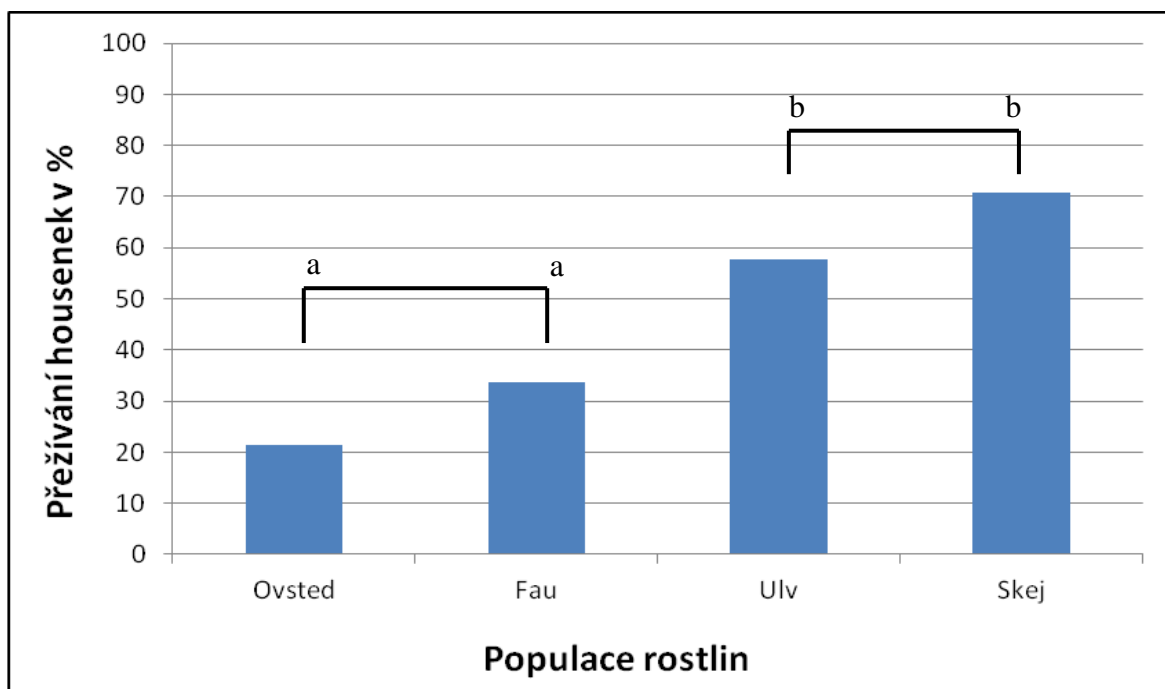
Pro motýly, kteří se úspěšně vykuklili v dospělce, byl analyzován vliv lokality původu živné rostliny na tělesnou velikost a hmotnost dospělců. K tomuto účelu byly použity GLM s gamma rozdělením chyb. Zvlášť byl připraven model pro celkovou suchou hmotnost těla, suchou hmotnost těla bez křídel, délku předního křídla a šířku předního křídla. Jako vysvětlující proměnná v modelu byla použita lokalita původu živné rostliny, pohlaví jedince a interakce mezi lokalitou původu živné rostliny a pohlavím. Průkaznost jednotlivých efektů byla testována pomocí F-testů. Všechny analýzy byly provedeny v programu R verze 3.0.2 (R Core Team, 2013).

3 Výsledky

Z původně nasazených 516 housenek na kostřavách přežilo do posledního instaru 236 housenek. Z těchto přeživších housenek se vylíhlo 59 dospělých motýlů, a to tak, že z populace Fauske pochází devět jedinců, z populace Ovstedal šest jedinců, z populace Ulvehaugen 20 jedinců a z populace Skjellingahaugen 24 jedinců.

3.1 Porovnání přežívání housenek

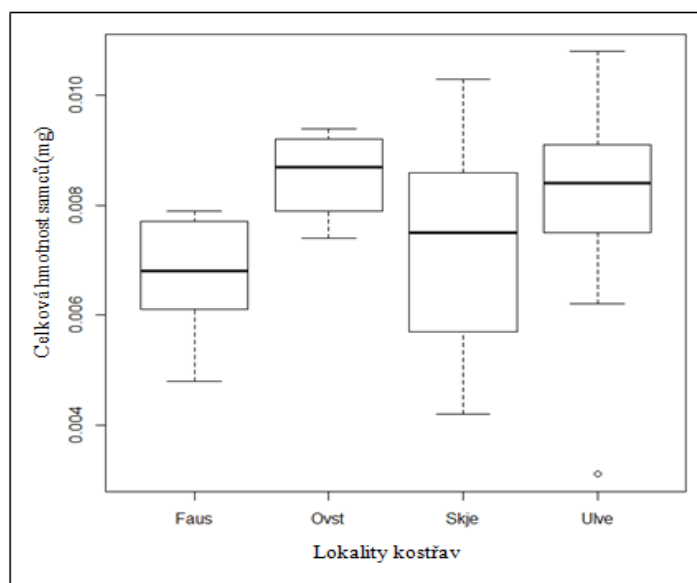
Původ živné rostliny významně ovlivnil přežívání housenek během larválního vývoje (GLM-quasi binomické: $F = 12,18$; $P < 0,001$). Lokality původu živných rostlin lze na základě výsledků post-hoc testů rozdělit do dvou hlavních skupin *a* a *b*. Skupina *a* (populace rostlin z Ovstedal a Fauske) uměla efektivněji zabránit herbivorovi dokončit larvální vývoj, zatímco skupina *b* (populace rostlin z Ulvehaugen a Skjellingahaugen) dovolila úspěšné dokončení larválního vývoje více než polovině housenek (Obrázek č. 7).



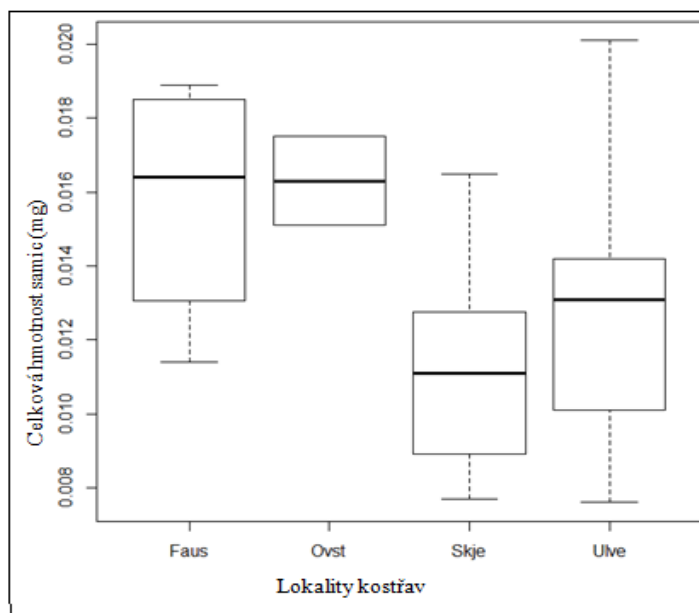
Obrázek č. 7: Procentuální zobrazení přežití housenek na jednotlivých lokalitách.

3.2 Porovnání celkových suchých hmotností těla

Celková hmotnost motýlů se lišila jak mezi populacemi (GLM – gamma: $F = 2,98$; $P = 0,0398$), tak hlavně mezi pohlavími (GLM – gamma: $F = 65,47$; $P < 0,001$). Motýli z lokality Skjellingahaugen mají nižší celkovou hmotnost oproti motýlům z ostatních lokalit. Na první pohled je zřejmé, že samice dosahují vyšších celkových suchých hmotností těla než samci (Obrázky č. 8 a 9).



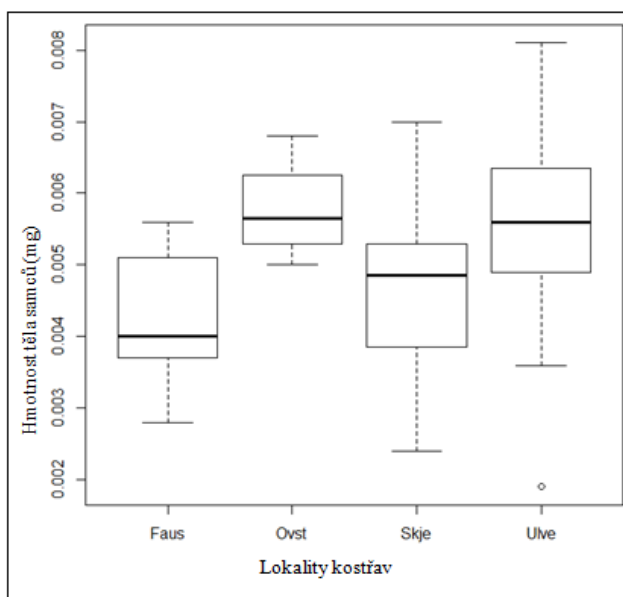
Obrázek č. 8: Celková suchá hmotnost samců na jednotlivých lokalitách.



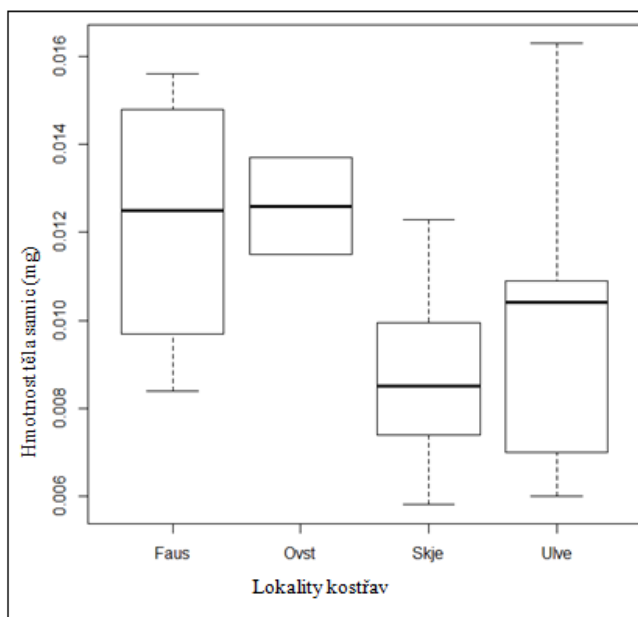
Obrázek č. 9: Celková suchá hmotnost samic na jednotlivých lokalitách.

3.3 Vliv na suchou hmotnost těla bez přívěšků

Suchá hmotnost samotného těla (tj. bez nožiček, tykadel, křídel) se také jako celková hmotnost lišila mezi populacemi (GLM – gamma: $F = 3,49$; $P = 0,022$) a i mezi pohlavím (GLM – gamma: $91,9925$; $P < 0,001$). Zde se opět potvrzuje, že herbivoři z lokality Skjellingahaugen mají oproti ostatním lokalitám menší hmotnost těla. Naopak největší tělesné hmotnosti dosahují herbivoři z lokality Ovstedal. Tělo samic je výrazně těžší než samců (Obrázky č. 10 a 11).



Obrázek č. 10: Suchá hmotnost těla samců na jednotlivých lokalitách.



Obrázek č. 11: Suchá hmotnost těla samic na jednotlivých lokalitách.

3.4 Vliv na délku a šířku křídla

Jednotlivé populace původu živných rostlin neměly vliv na šířku ani délku předního křídla motýlů. Nebyl pozorován ani vliv pohlaví na velikost křídel (Tabulky č. 3 a 4).

Tabulka č. 3: Výsledné parametry GLM modelů pro rozměr R1 (délka křídla).

| | Df | Deviance Res. | Df | Resid.Dev | F | Pr(>F) |
|--------------|----|---------------|----|-----------|--------|---------|
| NULL | | | 53 | 0,41938 | | |
| populace | 3 | 0,030417 | 50 | 0,38896 | 1,4043 | 0,25356 |
| sex | 1 | 0,020933 | 49 | 0,36803 | 2,8994 | 0,09536 |
| populace:sex | 3 | 0,015129 | 46 | 0,3529 | 0,6985 | 0,55777 |

Tabulka č. 4: Výsledné parametry GLM modelů pro rozměr R2 (šířka křídla).

| | Df | Deviance Res. | Df | Resid.Dev | F | Pr(>F) |
|--------------|----|---------------|----|-----------|--------|--------|
| NULL | | | 53 | 0,92626 | | |
| populace | 3 | 0,080197 | 50 | 0,84607 | 1,8584 | 0,1499 |
| sex | 1 | 0,003311 | 49 | 0,84275 | 0,2302 | 0,6337 |
| populace:sex | 3 | 0,069742 | 46 | 0,77301 | 1,6161 | 0,1986 |

4 Diskuse

Z našich dosažených výsledků je viditelné, že populace rostlin z lokalit Fauske a Ovstedal, které pocházejí z nižších nadmořských výšek, se uměly lépe vypořádat s útokem herbivorů a zabránit herbivorům v dokončení jejich vývoje. Naopak populace rostlin z vyšších nadmořských výšek Ulvehaugen a Skjellingahaugen neuměly herbivorům zabránit v dokončení jejich vývoje. Tyto výsledky tak nejsou v rozporu se všeobecným předpokladem, že se tlak herbivorie snižuje se vzrůstající nadmořskou výškou.

Herbivoři hrají v přírodě důležitou roli, jelikož formují strukturu ekosystémů a jejich funkci (Gong et Zhang, 2014). Dá se předpokládat, že čím je lepší kondice rostliny, tím by měla mít lepší obranné schopnosti proti herbivorům. Rostliny mají však nelehký úkol, pokud dojde k útoku herbivora, musí se rozhodnout, zda budou investovat do obnovy pletiv nebo budou raději investovat do obrany proti herbivorům. Rozdílně na obranu reagují herbivoři generalisté a specialisté, což ukazuje i práce, kterou zpracovali Volf et al. (2015), kdy pouze generalisté byli zasaženi celkovou chemickou obranou vybraných rostlin rodu *Salix* a rodu *Populus*.

Teplota a nadmořská výška jsou abiotické faktory, které dle mého názoru, silně ovlivňují úroveň herbivorie a výskyt herbivorů. Teplota může ovlivnit délku vývoje herbivora, zejména pak vývoj vajíčka a kukly (Briscoe et al., 2012). S nadmořskou výškou klesá teplota a měl by klesat i výskyt herbivorů a tím i poškození rostlin. Tento předpoklad potvrzuje mnoho studií a je proto zajímavé, že Altmann a Claros (2015), kteří ve své práci využili strom *Nothofagus macrocarpa* došli k odlišnému výsledku. Z jejich výsledků vyšlo, že s nadmořskou výškou naopak vzrůstá herbivorie, jelikož v nižších nadmořských výškách se změnilo klima a začíná být nevhodné pro výskyt herbivorů. Dle mého názoru se dá časem očekávat, že takovéto výsledky studií, které jsou v rozporu s očekáváním, že s rostoucí nadmořskou výškou bude klesat herbivorie, by se v budoucnu mohly objevovat častěji a to příčinou změny klimatu ve světě. Tedy, že ve vyšších nadmořských výškách nebude o tolik klesat i teplota a naopak v nižších nadmořských výškách by mohlo být až příliš teplo pro výskyt herbivorů. Tento posun již byl u některých herbivorů také prokázán (Konvička et al. 2003).

Jednou částí studie, kterou se zabýval Alonso (1999) byla úmrtnost *Yponomeuta mahalebella* (Lepidoptera) během jeho larválního vývoje na višni turecké. Ve vyšších nadmořských výškách byla úmrtnost během larválního vývoje vyšší. Ve srovnání s naším experimentem je zajímavé, že většina našich herbivorů nedokončila svůj vývoj na rostlinách, které byly z nižších nadmořských výšek. Odlišnost ve výsledcích, je pravděpodobně způsobena tím, že višeň turecká v nižších nadmořských výškách byla více stresovaná abiotickými faktory, a tak se vyskytovala více ve vyšších nadmořských výškách. Herbivoři se tedy podle mne museli přizpůsobit podmínkám, ve kterých se višeň vyskytovala, ale ve vyšších nadmořských výškách je i jiná teplota, která ve vývoji herbivorů hraje významnou roli. U našeho experimentu, jelikož rostliny byly na záhonech, kde měly stejnou teplotu, se dle mého názoru projevila obrana proti herbivorům, než aby herbivory zabila odlišnost teploty. Navíc, teplotní podmínky experimentální zahrady jsou podobné podmínkám zdrojové lokality motýlů. Rostliny z nižších nadmořských výšek se uměly bránit proti herbivorii, jelikož s ní přicházejí častěji do styku než zbylé populace rostliny z vyšších nadmořských výšek.

Z testování jaký je rozdíl v celkové suché hmotnosti a suché hmotnosti v rámci populací a pohlaví výsledky ukazují, že v obou případech jsou samice těžší než samci. Zároveň je zajímavé, že motýli z populace Skjelingahaugen měli pro obě pohlaví nižší hmotnost než motýli z ostatních populací. Zde by bylo zajímavé zjistit úroveň žíru rostliny. A to z důvodu, zdali tato populace kostřav měla v listech nízkou nutriční hodnotu a herbivoři tím pádem byli nuceni zkonzumovat větší množství rostliny a i přes to nebyli schopni dostatečně „přibrat“ na váze. Nebo zda žír kostřavy nebyl tak vysoký z důvodu, že pro herbivory nebyla kostřava chutná, a tak housenky konzumovaly jen minimum, aby přežily. Pravým opakem jsou jedinci z populace Ovstedalen, kteří mají největší hmotnost. Celkově je však nutné poznamenat, že z celkového počtu 516 nasazených housenek do stádia dospělého motýla přežilo pouze 59 motýlů. Značná část jedinců zemřela ve stádiu kukly, přičemž příčina úmrtí kukel není zřejmá. A zrovna jedinců chovaných na populaci kostřav z Ovstedalen bylo dochováno jen šest. Možná tedy s větším množstvím dat by mohly být výsledky analýzy dospělců odlišné od těch, které jsme získali v tomto experimentu.

Nižší hmotnost mohla být způsobena i nedostatkem kostřavy pro housenky. V posledních dnech, kdy ještě byly odebírány housenky, některé kostřavy již nebyly

zelené nebo už hodně sněžené. Z tohoto důvodu je možné, že některé housenky již neměly co jíst nebo tyto kostřavy již neměly v listech potřebné živiny, které housenky vyžadovaly.

Pro lepší pochopení vztahů mezi kostřavami a housenkami by bylo vhodné zanalyzovat vlastnosti kostřav z různých populací. Obsah obranných látek v kostřavách by mohl vysvětlit úmrtnost housenek. Zjištění obsahu živin v kostřavách by mohlo například ukázat, proč byly housenky z populace Skjellingahaugen lehčí než housenky z ostatních populací. Dále míra okusu kostřav a rychlost jejich regenerace to vše by mohlo vysvětlit přežívání housenek mezi populacemi kostřav. Srovnání kostřav s housenkami a kostřav bez housenek by mohlo ukázat, jestli kostřavy změnilly své chování po napadení herbivorem například, jestli produkovaly více obranných látek anebo naopak méně a preferovaly více regeneraci. Vlastnosti kostřav zkoumají pracovnice Z. Munzbergerová, V. Hadincová a kol. z BÚ AV v Průhonicích, a tak budeme zanedlouho vědět více o chování a obraně kostřav před housenkami okáče.

5 Závěr

V této práci byl zkoumán vliv kostřavy červené, která byla dovezena z Norska ze čtyř klimaticky různých lokalit, na okáče pohánkového, který je běžný na území ČR. Předpoklad výsledku této práce byl, že kostřavy z vyšších nadmořských výšek (nižších teplot) se nebudou umět ubránit herbivorům a bude na nich vyšší přežívání housenek než na kostřavách z nižších nadmořských výšek. Po vyhodnocení výsledků byla získaná data v souladu s předpokladem. Na populacích kostřav Ulvehaugen a Skjellingahaugen, které pochází z vyšších nadmořských výšek, bylo vyšší přežití housenek než na populacích kostřav Fauske a Ovstedal, které pochází z nižších nadmořských výšek.

Výsledky GLM modelů s gamma rozdělením chyb, kde byla jako proměnná zvolena lokalita původu živné rostliny, pohlaví jedince a interakce mezi lokalitou původu živné rostliny a pohlavím, ukazují, že celková suchá hmotnost i suchá hmotnost těla bez přívěšků se liší mezi populacemi kostřav a zároveň i mezi pohlavím okáčů. U celkové suché hmotnosti a suché hmotnosti těla bez přívěšků jsou samice okáčů těžší než samci okáčů. Mezi populacemi kostřav byl prokázán vliv na hmotnost okáčů v případě populace z Skjellingahaugen, kde motýli měli nižší hmotnost než okáči z jiných populací kostřav.

Při testování, zda mají jednotlivé populace kostřav vliv na velikost křídla, byl test proveden pro šířku a délku křídla. Výsledky ukazují, že na šířku a délku křídla nemají vliv jednotlivé populace kostřav. Zároveň výsledky ukazují, že ani pohlaví okáčů nemá průkazný vliv na šířku nebo délku křídla.

Tato bakalářská práce splnila svůj cíl a prokázala rozdílnou úroveň herbivorie na rostlinách, které pochází z různých nadmořských výšek. Pro větší vypovídací hodnotu a množství dat o ovlivnění vlastností dospělců (velikost, hmotnost) by bylo zapotřebí zjistit, proč již hotové kukly v krabičkách nedokončily svůj vývoj a nevylíhly se v dospělého motýla. Zároveň bude zajímavé zhodnotit míru okusu na jednotlivých populacích rostlin a srovnat je s kontrolními skupinami kostřav. Na základě tohoto porovnání bude možné ukázat, jak různé populace kostřav reagují na herbivory. Toto srovnání již však nebylo cílem této bakalářské práce.

6 Přehled literatury a použitých zdrojů

Agrawal A. A., Fishbein M., 2006: Plant defense syndromes. *Ecology* 87: 132-149.

Alalouni U., Brandl R., Auge H., Schädler M., 2014: Does insect herbivory on oak depend on the diversity of treestands? *Basic and Applied Ecology* 15: 685-692.

Alonso C., 1999: Variation in herbivory by *Yponomeuta mahalebella* on its only host plant *Prunus mahaleb* along an elevational gradient. *Ecological Entomology* 24: 371-379.

Altmann S. H., Claros S., 2015: Insect abundance and damage on the deciduous *Nothofagus macrocarpa* increase with altitude at a site in the Mediterranean climate zone of Chile. *Austral Entomology* 54: 402-410.

Alves-Silva E., Del-Claro K., 2016: Herbivory-induced stress: Leaf developmental instability is caused by herbivore damage in early stages of leaf development. *Ecological Indicators* 61: 359-365.

Awmack C. S., Leather S. R., 2002: Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47: 817-844.

Bale J. S., Masters G. J., Hodkinson I. D., Awmack C., Bezemer T. M., Brown V. K., Butterfield J., Buse A., Coulson J. C., Farrar J., Good J. E. G., Harrington R., Hartley S., Jones T. H., Lindroth R. L., Press M. C., Symrnioudis I., Watt A. D., Whittaker J. B., 2002: Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8: 1-16.

Barber N. A., Adler L. S., Bernardo H. L., 2011: Effects of above- and belowground herbivory on growth, pollination, and reproduction in cucumber. *Oecologia* 165: 377-386.

Beneš J., Konvička M., 2002: Motýli České republiky: rozšíření a ochrana. = Butterflies of the Czech Republic : distribution and conservation. 1. vyd. Společnost pro ochranu motýlů, Praha.

Bigger D. S., Marvier M. A., 1998: How different would a world without herbivory be? A search for generality in ecology. *Integrative Biology* 1: 60–67.

Blossey B., Hunt-Joshi T. R., 2003: Belowground herbivory by insect: Influence on plants and aboveground herbivores. *Annual Review of Entomology* 48: 521-547.

Briscoe N. J., Porter W. P., Sunnucks P., Kearney M. R., 2012: Stage-dependent physiological responses in a butterfly cause non-additive effects on menology. *Oikos* 121: 1464-1472.

Bruelheide H., Scheidel U., 1999: Slug herbivory as a lifting factor for the geographical range of *Arnica montana*. *Journal of Ecology* 87: 839–848.

Carrasco D., Larsson M. C., Anderson P., 2015: Insect host plant selection in complex environments. *Current Opinion in Insect Science* 8: 1-7.

Carrillo J., McDermott D., Siemann E., 2014: Loss of specificity: native but not invasive populations of *Triadica sebifera* vary in tolerance to different herbivores. *Oecologia* 174: 863-871.

Carson W. P., Root R. B., 2000: Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monograph* 70: 73-99.

Carter D. J., 2006: Motýli. 2. vyd. Knižní klub, Praha.

Castillo G., Cruz L. L., Hernández-Cumplido J., Oyama K., Flores-Ortiz C. M., Fornoni J., Valverde P. L., Núñez-Farfán J., 2013: Geographic association and temporal variation of chemical and physical defense and leaf damage in *Datura stramonium*. *Ecological Research* 28: 663-672.

Crawley M. J., 1985: Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature* 314: 163-164.

Crawley M. J., 1988: Herbivores and plant population dynamics. In: Davy A. J., Hutchings M. J., Watkinson A. R. (eds): *Plant population biology*. Blackwell UK, Oxford: 45-71.

Crawley M. J., 1989: Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology* 34: 531–564.

Crawley M. J., 1997: Plant Ecology. Second Edition. Blackwell Science Ltd., Oxford.

Crawley M. J., 2007: The R book. Chichester: John Wiley.

De Oliveira E. F., Pallini A., Janssen A., 2016: Herbivores with similar feeding modes interact through the induction of different plant responses. *Oecologia* 180: 1-10.

Feeny P., 1976: Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry* 10: 1–40.

Fürstenberg-Hägg J., Zagrobelny M., Bak S., 2013: Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 10242-10297.

Gong B., Zhang G., 2014: Interactions between plants and herbivores: A review of plant defense. *Acta Ecologica Sinica* 34: 325-336.

Grulich V., 2012: *Festuca rubra L.* - kostřava červená / kostrava červená. Online: <http://botany.cz/cs/festuca-rubra/>, cit. 10.3. 2016.

Herms D. A., Mattson W. J., 1992: The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.

Hjältén J. and Price P. W., 1997: Can plants gain protection from herbivory by association with unpalatable neighbours?: a field experiment in a willow-sawfly system. *Oikos* 78: 317-322.

Hjälten J., Danell K., Lundberg P., 1993: Herbivore avoidance by association: vole and hare utilization of woody plants. *Oikos* 68: 125-131.

Hülber K., Haider J. A., Hager T. E., Dullinger S., Fiedler K., 2015: Insect herbivory in alpine grasslands is constrained by community and host traits. *Journal of Vegetation Science* 26: 663-673.

Janovský Z., Janovská M., Weiser M., Horčíčková E., Říhová D., Münzbergová Z., 2015: Surrounding vegetation mediates frequency of plant-herbivore interactions in leaf-feeders but not in other herbivore groups. *Basic and Applied Ecology*.

Jing J., Raaijmakers C., Kostenko O., Kos M., Mulder P. P. J., Bezemer T. M., 2015: Interactive effects of above- and belowground herbivory and plant competition on plant growth and defence. *Basic and Applied Ecology* 16: 500-509.

Jormalainen V., Koivikko R., Ossipov V., Lindqvist M., 2011: Quantifying variation and chemical correlates of bladderwrack quality – herbivore population makes a difference. *Functional Ecology* 25: 900-909.

Konvička M., Maradova M., Beneš J., Fric Z., Kepka P. (2003): Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecol. Biogeography* 12: 403-410.

Kozlov M. V., Lanta V., Zverev V., Zvereva E. L., 2015: Background losses of woody plant foliage to insects show variable relationships with plant functional traits across the globe. *Journal of Ecology* 103: 1519-1528.

Lawton J. H., McNeil S., 1979: Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. In: Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R. (eds.): *Population dynamics*. Blackwell UK, Oxford: 233-244.

Lehndal L., Ågren J., 2015: Herbivory differentially affects plant fitness in three populations of the perennial herb *Lythrum salicaria* along a latitudinal gradient. *PLoS ONE* 10: 1-13.

Maron J. L., Crone E., 2006: Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2575-2584.

Meineri E., Spindelböck J., Vandvik V., 2013: Seedling emergence responds to both seed source and recruitment site climates: a climate change experiment combining transplant and gradient approaches. *Plant Ecology* 214: 607-619.

Meineri E., Skarpaas O., Spindelböck J., Bargmann T., Vandvik V., 2014: Direct and size-dependent effects of climate on flowering performance in alpine and lowland herbaceous species. *Journal of Vegetation Science* 25: 275-286.

Meloni F., Lopes N. P., Varanda E. M., 2012: The relationship between leaf nitrogen, nitrogen metabolites and herbivory in two species of Nyctaginaceae from the Brazilian Cerrado. *Environmental and Experimental Botany* 75: 268-276.

Mortensen B., (2013): Plant resistance against herbivory. *Nature Education Knowledge* 4: 5.

R Core Team, 2013: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rasmann S., Pellissier L., Defosse E., Jactel H., Kunstler G., 2014: Climate-driven change in plant–insect interactions along elevation gradients. *Functional Ecology* 28: 46-54.

Schardl C. L., 2002: Plant defences against herbivore and insect attack. eLS.

Skálová H., Pecháčková S., Suzuki J., Herben T., Hara T., Hadincová V., Krahulec F., 1997: Within population genetic differentiation in traits affecting clonal growth: *Festuca rubra* in a mountain grassland. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 383-406.

Steigerová H., 2008: Mechanismy adaptačních a aklimačních reakcí rostlin na herbivorii. Nepublikováno. Bakalářská práce. Dep: Přírodovědecká fakulta MU, Brno.

Stevens A. N. P., 2010: Predation, herbivory, and parasitism. *Nature Education Knowledge* 3: 36.

Strauss S. Y., Agrawal A. A., 1999: The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Tree* 14: 179-185.

Su T., Adams J. M., Wappler T., Huang Y. J., Jacques F. M. B., Liu Y. S., Zhou Z. K., 2015: Resilience of plant-insect interactions in an oak lineage through Quaternary climate change. *Paleobiology* 41: 174-186.

Suzuki S., 1998: Leaf phenology, seasonal changes in leaf quality and herbivory pattern of *Sanguisorba tenuifolia* at different altitudes. *Oecologia* 117: 169-176.

Valverde P. L., Fornoni J., Núñez-Farfán J., 2001: Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 424–432.

Volf M., Hrcek J., Julkunen-Tiitto R., Novotny V., 2015: To each its own: differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal of Animal Ecology* 84: 1123-1132.

Wallace J. B., O'Hop J., 1985: Life on fast pad: Waterlily leaf beetle impact on water lilies. *Ecology* 66: 1534-1544.

War A. R., Paulraj M. G., Ahmad T., Buhroo A. A., Hussain B., Ignacimuthu S., Sharma H. C., 2012: Mechanisms of plant defence against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior* 7: 1306-1320.

Yamawo A., Suzuki N., Tagawa J., Hada Y., 2012: Leaf ageing promotes the shift in defence tactics in *Mallotus japonicus* from direct to indirect defence. *Journal of Ecology* 100: 802-809.

Zidorn C., 2010: Altitudinal variation of secondary metabolites in flowering heads of the Asteraceae: trends and causes. *Phytochemistry Reviews* 9: 197-203.

7 Přílohy

Seznam příloh

Příloha 1: Chytání motýlů Milovice.

Příloha 2: Nachytané samice ve sklenicích.

Příloha 3: Čerstvě vylíhlé housenky z vajíček.

Příloha 4: Venkovní záhon.

Příloha 5: Odebraná kukla připravená k lepení.

Příloha 6: Kontrola kukel na venkovním záhoně.

Příloha 7: Čerstvě vylíhlý motýl.

Příloha 8: Vážení motýlů pomocí váhy.



Příloha 1: Chytání motýlů Milovice.



Příloha 2: Nachytané samice ve sklenicích.



Příloha 3: Čerstvě vylíhlé housenky z vajíček.



Příloha 4: Venkovní záhon.



Příloha 5: Odebraná kukla připravená k lepení.



Příloha 6: Kontrola kukel na venkovním záhoně



Příloha 7: Čerstvě vylíhlý motýl.



Příloha 8: Vážení motýlů pomocí váhy.