

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Interakce herbivorního hmyzu a poloparazitických rostlin na
druhově bohatých loukách Bílých Karpat**

Diplomová práce

Bc. Markéta Tahadlová

Školitel: RNDr. Jakub Těšitel PhD.

České Budějovice 2017

Tahadlová M. (2017): Interakce herbivorního hmyzu a poloparazitických rostlin na druhově bohatých loukách Bílých Karpat. [Interaction between herbivorous insects with hemiparasitic plants in diversity rich grasslands of White Carpathians. Mgr. Thesis, in Czech]. – 77pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

Insect, soil and vegetation sampling was carried out to determine processes driving insect and plant diversity in species rich grasslands in the White Carpathian Mountains Protected Landscape Area in the Czech Republic. At the same time, the occurrence specialized insects was detected for *Melampyrum nemorosum* and *Rhinanthus spp.* (Orobanchaceae).

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně, pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě Přírodovědeckou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 13. 12. 2017

Markéta Tahadlová

Ráda bych v první řadě poděkovala svému školiteli RNDr. Jakubovi Těšitelovi Ph.D., za jeho rady a pomoc při zpracování dat, absolventských prací, jakož i odborných studií. Na druhém místě chci poděkovat Mgr. Kateřině Sam Ph.D., za její konzultace a pomoc při zpracování diplomové práce. Velký dík patří týmu PROF. DR. DR. H.C. Norbertu Hölzelovi a jeho týmu z Institut für Landschaftsökologie na Wilhelms Westfälische Universität, za umožnění spolupráce a zaškolení po dobu mé pracovní stáže v Münsteru. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Igorovi Malenovskému, Ph.D., Mgr. Martinovi Vašíčkovi a Mgr. Stanislavu Radovi za pomoc při sběru a za určení hmyzích vzorků. Další poděkování bude směřovat k Ing. Aleši Bezděkovi Ph.D. za odborné konzultace při zpracování vzorků s hmyzem a také Ing. Josefu Jarošovi za determinaci dochovaných druhů zavíječů. Také bych chtěla poděkovat dalším lidem, kteří se svým úsilím podíleli na výsledcích mé práce. Mgr. Pavlovi Fibichovi Ph.D. a všem brigádníkům za pomoc se sběrem dat. Na závěr můj největší dík patří všem mým přátelům za podporu, mé rodině a Michalovi za velkou podporu a také finanční pomoc během mých studií.

Obsah

1 Úvod.....	1
1.1 Druhově bohaté travní porosty	1
1.2 Kvalita potravy a její vliv na fytofágní hmyz.....	2
1.3 Specializace.....	4
1.3.1 Funkční skupiny herbivorního hmyzu.....	4
1.4 Parazitické rostliny	5
1.4.1 Vztah kořenového poloparazita a jeho hostitele.....	6
1.4.2 Poloparazitické rostliny a okolní společenstva	7
1.4.3 Interakce kořenových poloparazitů s herbivorním hmyzem	8
2 Cíle práce	10
3 Metody	11
3.1 Uspořádání studie.....	11
3.2 Sběr dat a určování bezobratlých	11
3.3 Analýza dat.....	15
3.3.1 Analýzy půdních a vegetačních vlastností	15
3.3.2 Analýzy skladby hmyzích společenstev na poloparazitech.....	15
3.3.2.1 Analýzy na úrovni řádů herbivorního hmyzu.....	15
3.3.2.2 Analýzy na úrovni druhů herbivorního hmyzu	16
3.3.2.3 Beta diverzita druhů herbivorního hmyzu v sezoně	17
4 Výsledky	18
4.1 Vegetace a půdní charakteristiky	18
4.2 Skladba společenstev hmyzu na poloparazitech	23
4.3 Analýzy na úrovni druhů herbivorního hmyzu	26
5 Diskuse.....	29
5.1 Skladba společenstev hmyzu na poloparazitech	30
5.2 Sezonalita	31
6 Závěr	33
7 Použitá literatura	34
8 Rukopis článku.....	42
8 Přílohy	59

1 Úvod

Původ druhové diverzity je předmětem mnoha současných studií. V Palearktu jsou těžištěm diverzity trvalé travní porosty, kde dochází ke kumulaci druhů na malé prostorové škále. Bohatost těchto stanovišť je ovlivněna mozaikou abiotických a biotických činitelů, jejich biogeografickou historií, a proto je v zájmu ochrany přírody tyto ekosystémy poznávat a pečovat o ně.

1.1 Druhově bohaté travní porosty

Trvalé travní porosty pokrývají 35-40 % zemského povrchu (Sala, 2001). Převažuje zde kontinentální klima s vlhkými jary, slunečnými horkými léty a chladnými zimami. (Prach *et al.* 2009). Jsou charakteristické dominancí tzv. „graminoidů“ (zástupci čeledí *Cyperaceae*, *Juncaceae* a *Poaceae*) společně s výskytem dvouděložných bylin (dvouděložné byliny tvoří až 80 % diverzity; Knap *et al.*, 1998) a zároveň úplnou nebo částečnou absencí stromů a křovin. Počátky tohoto biomu se datují do doby miocénu, avšak s nástupem dob meziledových a později postglaciálu začal ustupovat rozšiřujícím se lesům (Prach *et al.* 2009).

V palearktické oblasti existují čtyři typy travních porostů: arkticko-alpínské trávníky, azonální a extrazonální přirozené travní porosty, stepi a druhotné travní porosty, vzniklé na území původních lesů a udržované lidskou činností (Hejcman *et al.*, 2013). Sekundární antropogenní bezlesí, vzniklé buď pastvou, orbou nebo sečením se v České Republice vyskytuje v podobě mezofilních luk a pastvin, smilkových trávníků, suchých trávníků, trávníků písčin a mělkých půd a slanisek (Chytrý *et al.*, 2010). Za druhově nejbohatší biotopy jsou považovány kalcifilní trávníky mezofilních luk a pastvin. Přesto, že je jejich existence podmíněna lidskou činností, řadí se tyto biotopy celosvětově druhově nejbohatší na malých prostorových škálách (Wilson *et al.*, 2012, Chytrý *et al.* 2015). Příkladem takto druhově bohaté lokality je například CHKO Bílé Karpaty, kde dle recentních studií (Merunková *et al.*, 2012, Chytrý *et al.*, 2015) můžeme běžně nalézt až 60 druhů cévnatých rostlin na m² a kde je zaznamenán i světový rekord v počtu rostlinných druhů 109 druhů na 16 m² (Chytrý *et al.*, 2015).

Zásadní ekologickou otázkou je vztah mezi ekologickým produktivitou společenstva a diverzitou (Grime *et al.*, 2001, Tilman *et al.*, 1997). Nejvyšší počet druhů rostlin je zaznamenán při produktivitě mezi 200 a 300 g m⁻² (Ma *et al.*, 2010, Fraser *et al.* 2015) a při produktivitě více než 500 g m⁻² druhová bohatost naopak klesá (Grace 1999, Crawley *et al.*, 2005, Fraser *et al.*

2015). Obecně přijímanou charakteristikou produktivity prostředí v lučních společenstvech bývá obsah vody a živin v půdě. Většina ekosystémů je limitována zejména nedostatkem dusíku (Davidson *et al.*, 2004; LeBauer & Treseder 2008) a fosforu (Vitousek *et al.*, 2010), přičemž dostupnost těchto dvou prvků a jejich poměr, jsou unimodálně závislé na půdním pH a vlhkosti půdy (Chytrý *et al.*, 2007; Merunková and Chytrý, 2012).

Důležitou složkou druhově bohatých trávníků jsou disturbance, zamezující expanzi lesa. Takovou disturbance je kromě jiných i herbivorie, která na rostliny vytváří selekční tlak. Čímž ovlivňuje rostlinnou fitness a fyziologii (Marvier 1998), ale i podobu společenstev a sukcesí (del Val and Crawley 2004). Herbivorie se tak stala interakcí, která je jednou z esenciálních složek pro fungování a podobu terestrických ekosystémů (Ehrlich a Raven, 1964; Janz 2011).

1.2 Kvalita potravy a její vliv na fytofágní hmyz

Hmyz, jako heterotrofní organismus, potřebuje potravu pro získání materiálu na tvorbu tělní hmoty a jako zdroj energie. Primárním zdrojem energie je organický uhlík, který je poměrně dobře dostupný v rostlinné potravě. Ovšem základním stavebním prvkem hmyzího těla a integumentu vajíčka jsou proteiny (Elser *et al.*, 2000; Schoonhoven *et al.*, 2005; Boswell *et al.*, 2008), což vyžaduje značný příjem dusíku. Neméně důležitý je pro funkci hmyzího organismu i fosfor, jehož koncentrace v potravě ovlivňuje například fitness (velikost těla a délku života, počet, velikost a životnost nakladených vajíček). Visanuvimo a Bertram (2010) například ukázali, že přidávání fosforu, který je v prostředí zpravidla 10-20 krát méně koncentrovaný v rostlinné tkáni než ve tkáních hmyzu, do potravy cvrčka domácího (*Acheta domestica*) vedlo ke zvýšení chuti krmít se, lepšímu váhovému přírůstku a lepší kondici v době dospívání.) samic cvrčka domácího (*Acheta domestica*; Visanuvimo & Bertram, 2010). Kromě výše zmíněných makroprvků jsou pro hmyz důležité i draslík, hořčík a vápník, ty ve hmyzím těle fungují jako neurotransmitery, udržují homeostázu v hemolymfě a také slouží (zejména vápník) jako stavební jednotky pro inkrustaci vnější kostry (Clark 1951). Na rozdíl od hmyzí tkáně, rostlinné tkáně jsou však bohaté zejména na karbohydráty v podobě celulózy, hemicelulózy, ligninu a v případě trav i na křemík (Schoonhoven *et al.*, 2005). Kromě chemického složení potravy jsou pro herbivorní hmyz důležité při výběru rostlinné potravy i fyzikální vlastnosti listu jako specifická velikost listové plochy (SLA), obsah vody (Scriber & Feeny, 1979), hustota rostlinných pletiv (LDMC), stáří listů (Coley, 1980), který je důležitý pro rychlost růstu hmyzího těla (Scriber & Feeny, 1979), Neméně důležité pro růst hustota rostlinných pletiv

(LDMC), stáří listů (Coley, 1980). Herbivorní interakci mezi rostlinami a vývoj herbivorního hmyzu jsou i obranným hmyzem výrazně ovlivňují obrannými mechanismy rostlin (Loranger *et al.*, 2012, Schoonhoven *et al.*, 2005 Coley, 2006), které můžeme rozlišit na kvantitativní a kvalitativní.

Látky kvantitativní obrany jsou rostlinou syntetizovány v hojném množství. Slouží převážně jako výztuha rostlinných pletiv a jsou proto rostlinou syntetizovány v hojném množství. Pro živočichy se ale vyznačují špatnou stravitelností. Mezi tyto sloučeniny patří například celulóza a hemicelulóza, epikutikulární vosky, lignin, ale i taniny (Schoonhoven *et al.*, 2005), které efektivně snižují stravitelnost přijaté potravy, a tak znesnadňují extrakci živin z potravy (Roslin & Salminen 2008). Mezi typy kvantitativní obrany zahrnujeme i trichomy, jenž mohou obsahovat allelochemikálie a zároveň také mechanicky brání žíru, pohybu a ovipozici hmyzu (Schoonhoven *et al.* 2005). Látky kvantitativní obrany nejsou sice tak účinné jako látky kvalitativní, je však těžké se a na ně přizpůsobit, a proto fungují jak proti generalistům, tak i proti specializovaným herbivorům (Feeny, 1970).

Kvalitativní obranné mechanismy představují sekundárních metabolity odvozené zejména z aminokyselin a acetyl-koenzymu A. Jejich syntéza je pro rostlinu energeticky náročná, za to však velmi efektivně účinkuje proti nesespecializovaným druhům hmyzu (Schoonhoven *et al.*, 2005). Nejvýznamnější skupinou těchto látek jsou alkaloidy, přítomné až u 20 % všech krytosemenných rostlin. Stejně významné jsou nízkomolekulární, často aromatické látky (např. methyl-jasmonát), které jsou díky své taxonomické specifitě zásadní pro atraktanci k herbivorii (Visser & Ave 1978), či pro atraktanci predátorů nebo parazitoidů na rostlině žeroucího herbivorního hmyzu (Turlings *et al.*, 1995).

Kvalita listů, tedy jejich chemické složení a další funkční vlastnosti, se během sezony mění. Zatímco mladé listy jsou měkké, bohaté na živiny a vodu, ale také na kvalitativní obranné látky, dospělé listy získávají kvantitativní obranu a obsah živin, vody, ale i kvalitativní obranných látek klesá (Murakami *et al.*, 2005; Feeny, 1970; Basset, 1991). Tento trend u hmyzích společenstev reflektují abundance individuů a jejich druhová skladba, které jsou během sezony variabilní (Coley, 1980).

Herbivorní hmyz se tedy jako konzument prvního řádu musí potýkat se zhoršenou kvalitou potravy, jakou rostliny poskytují. Musí při jejím získání vynaložit větší úsilí (Murakami *et al.*, 2005) a je schopen ji strávit podstatně méně efektivně (40-50 %) než jeho predátor (80 %, Slansky a Scriber, 1985). Společnou koevolucí během stovek milionů let se však fytofágní

hmyz dokázal nízké kvalitě potravy přizpůsobit, čelit obranným mechanismům rostlin, a dokonce z ní těžit skrze specializaci na některé z nich.

1.3 Specializace

Specializovaní herbivoři jsou schopní poměrně efektivně využít chemické obrany rostliny, na kterou se specializovali, pro obranu vlastního těla (Pasteels et al., 1983), to lze pozorovat např. u mandelinky bramborové (*Leptinotarsa decemlineata*). Specializace přináší také výhodu rychlejšího růstu, protože se hmyz nemusí vyrovnávat s chemickými obranami rostlin. Rychlost růstu je důležitá, protože zmenšuje pravděpodobnost predace, jíž je hmyz vystaven (Rank et al., 1998; Coley et al., 2006). Specializace se ale zároveň stává nevýhodnou strategií v okamžiku, kdy je živná rostlina vzácná, či na jednotlivce působí silná vnitrodruhová kompetice (Bernays, 1997). Naopak benevolence ve výběru živných rostlin umožňuje herbivorům využívat větší spektrum živných rostlin, což je v případě druhově bohatých stanovišť výhodnější strategie, protože hmyz netráví tolik času hledáním vhodné rostliny (Hadad et al. 2009, 2011).

1.3.1 Funkční skupiny herbivorního hmyzu

Kromě rozdělení na specialisty a generalisty, Podle toho, jakou část rostlin herbivorní hmyz požívá a kde se na rostlině vyskytuje, ho můžeme rozdělit na druhy živící se podzemní nebo nadzemní biomasou a na druhy žijící na povrchu rostliny nebo uvnitř. Tato práce se zaměřuje pouze na bezobratlé poškozující nadzemní biomasu vně rostliny, proto budou dále popsány jen tyto skupiny.

Nejvýznamnější a druhově nejbohatší funkční skupinou je okusující hmyz tzv. „chewers“. Mezi ty řadíme housenky motýlů, housenice pilatek, larvy i dospělce brouků a rovnokřídlý hmyz (Schoonhoven et al., 2005). Larvální stadia bývají obvykle, kvůli omezené mobilitě, těsněji vázána na určitý druh či taxon než jejich dospělci a rovnokřídlý hmyz (Novotný et al., 2010). Tato skupina je díky způsobu konzumace nejvíce ovlivněna chemickým složením a morfologií rostlinných tkání a musí se potýkat se zpracováním velkého množství biomasy, která obrušuje mandibuly, což může vést k vysoké mortalitě u juvenilních stadií (Larsson et al., 1988, Coley et al., 2006).

Naproti tomu, další významná skupina – sající hmyz = „sap suckers“ , se vyznačuje sáním rostlinných tekutin, je oprostěna od zpracování velkého množství nestravitelné rostlinné biomasy a toxinů, což je ovšem vykoupeno menší koncentrací dusíku ve floémové a xylémové tekutině oproti pletivu listů (Schoonhoven *et al.* 2005). Do této skupiny patří většina zástupců z řádu polokřídých a třásnokřídých. V rámci řádu polokřídí můžeme ještě rozlišit další tři hlavní skupiny, hmyz sající buď floémovou, parenchymatickou nebo xylémovou tekutinu (Schoonhoven *et al.*, 2005), ty se liší rozdílným poměrem poskytovaných živin. Se zajímavým poznáním přišel Novotný *et al.*, (2010): na rozdíl od hmyzu okusujícího a sajícího floémovou tekutinu, je hmyz živící se mízou z xylému nebo parenchymu daleko více hostitelsky specializovaný.

Funkční skupinou, zásadní pro reprodukční úspěch rostlin, je hmyz požírající semena, tzv. „seed predators“. Sem můžeme zařadit brouky, housenky, larvy much, plošnice a blanokřídý hmyz. Larvální stadia bývají často úzce specializovaná na konkrétní druh rostliny.

1.4 Parazitické rostliny

Přestože jsou rostliny vnímány jako autotrofní organismy, najdeme mezi nimi linie, které si v průběhu evoluce vyvinuly heterotrofní způsob obživy skrze parazitismus (Těšitel, 2011). Parazitické rostliny se vyznačují získáváním zdrojů z tkání hostitelské rostliny specializovanými orgány – haustorii (Riopel a Timko, 1995), napojenými na vodivá pletiva stonku či kořene hostitele (Musselman a Press, 1995; Irving a Cameron, 2009). Tímto způsobem parazit získává nejen velké množství vody, ale také minerální a organické látky (Hibberd a Jeschke, 2001, Jiang *et al.*, 2005). Způsob připojení na hostitele dělí parazitické rostliny na kořenové, stonkové a endoparazity. Stonkoví a kořenoví parazité pak mohou být podle schopnosti fotosyntetizovat rozděleni na holo a poloparazity (Musselman & Press, 1995; Irving & Cameron, 2009).

Parazitismus se vyvinul v průběhu evoluce nezávisle ve dvanácti liniích (Barkman *et al.*, 2007), přičemž dvě největší monofyletické skupiny tvoří společně s řádem Santalales čeledi Orobanchaceae, která zahrnuje kořenové poloparazity i holoparazity. Kořenoví poloparaziti se napojují na xylém hostitele a vyznačují se funkčním fotosyntetickým aparátem a s tím spojenou schopností autotrofního zisku uhlíku. Část uhlíku však získávají i heterotrofně od hostitele (Těšitel *et al.* 2011), který poloparazitům poskytuje prakticky veškerou vodu a minerální živiny

(Ehleringer & Marshall 1995; Těšitel *et al.*, 2011). Extrakce živin z hostitele probíhá na základě sníženého vodního potenciálu poloparazita, který způsoben kumulací osmoticky aktivních látek, zejména cukerných alkoholů (Irving a Cameron, 2005). U některých zástupců (např. rody *Rhinanthus* a *Striga*) je vodní potenciál dále snižován (a sací síla zvyšována) téměř nepřetržitou transpirací poloparazita, který prakticky nezavírá průduchy (Press *et al.*, 1988)

1.4.1 Vztah kořenového poloparazita a jeho hostitele

Zatímco pod zemí se tyto rostliny chovají jako parazité, nad zemí jsou vystaveni stejné kompetici o světlo s přilehlou vegetací, jako jejich hostitel (Seel *et al.* 1993). Tento fenomén je patrný obzvláště u kořenových poloparazitů, kteří jsou schopni vyklíčit a vyrůst bez přítomnosti hostitelské rostliny. Bez napojení na hostitele však prakticky vždy velmi špatně rostou a často nedokážou vykvést (Seel *et al.* 1993). Naproti tomu, při úspěšné penetraci hostitele poloparazit navyšuje nejen přírůstek vlastní biomasy, ale i schopnost asimilovat CO₂, skrze posílení vlastního fotosyntetického aparátu (Phoenix & Press 2005).

Přestože kořnoví poloparazité nejsou zvlášť hostitelsky specifictí, ukazuje se, že na některých rostlinách prospívají lépe (Press 1998, Rowntree 2014). Pro *R. minor* sehodnými hostiteli ukázaly rostliny z čeledi Fabaceae (Seel & Press 1993, Rowntree 2014, Holá *et al.* 2017), rostliny se snadno napadnutelným kořenovým systémem, jakými jsou například trávy (Kelly *et al.* 1988) a také vytrvalé rostliny, které pro vytrvalé poloparazity, jako je např. *Bartsia alpina*, poskytují stabilnější zdroj živin (Kelly *et al.* 1988). Holá *et al.* (2017) objevily, že druh *M. nemorosum* preferuje nejvíce dvouděložné byliny z čeledí Rosaceae a Asteraceae. Zároveň jsou ale i druhy, které se dokáží vůči parazitaci bránit, takovým druhem je například jitrocel kopinatý *Plantago lanceolata* nebo hadinec obecný *Echium vulgare* (Rowntree 2014, Seel *et al.* 1993). Proto infekce více hostitelů najednou zajistí kořenovému poloparazitovi efektivnější zisk živin, sníží pravděpodobnost neúspěšného připojení, ale poskytne i širší spektrum repelentních látek vůči herbivorům (Marvier 1996, Marko and Stermiz 1997, Phoenix & Press, 2004, Rowntree 2014).

Úspěšné připojení kořenového poloparazita má několikanásobný vliv na jeho hostitele. Skrze odebrání až 20 % hostitelem získaných živin (Jiang *et al.* 2003; Hibberd *et al.* 1999) je kořenový parazit schopen významně redukovat hostitelovu fotosyntetickou aktivitu a následně tedy další asimilaci CO₂ na organický uhlík (Cameron *et al.* 2005). Následkem toho hostitel hůř

a má sníženou schopnost kompetice, co zhoršuje i jeho fitness. V krajním případě může infekce poloparazitem hostitele i zahubit (Veenendaal 1996; Press & Phoenix 2005; Těšitel et al. 2015).

1.4.2 Poloparazitické rostliny a okolní společenstva

Poloparazitické rostliny označovány jako tzv. „ecosystem engineers“, což je pojem označující takové druhy, jejichž přítomnost významně ovlivňuje druhovou skladbu a fungování společenstev (Bardgett et al. 2006; Declerck et al. 2013). Jejich význam spočívá ve výše zmíněném oslabení hostitelských druhů, tak, že dojde k posouvání kompetiční rovnováhy ve společenstvu a snižování produktivity (Phoenix & Press 2005; Demey et al. 2015; Lepš & Těšitel 2015; Těšitel et al. 2015).

Vliv poloparazitických rostlin na diverzitu rostlinných společenstev závisí na podmínkách prostředí a ekologickému kontextu. Na extrémnějším a méně ekologicky stabilních stanovištích, jako jsou mokřiny nebo písčné duny, kokrhel (*Rhinanthus* spp.) přednostně napadá méně zastoupené druhy, čímž může snižovat druhovou bohatost (Gibson & Watkinson 1992). V lučních společenstvech naopak kokrhel (*Rhinanthus* spp.) přednostně napadá dominantní trávy, čímž uvolní z kompetice méně dominantní dvouděložné byliny (Davies et al. 1997, Press, 1998). To může zvyšovat druhovou bohatost (Pywel et al. 2004).

Zároveň, díky neefektivnímu využívání zdrojů příp. jejich přímému plýtvání (zejm. vodou a minerálními živinami; Seel & Press 1994), může přítomnost poloparazita vyvolat významný pokles v celkové produktivitě biomasy společenstva (Westbury & Dunnet 2000). Je známo, že celková produktivita společenstva negativně ovlivňuje jeho druhovou bohatost na živinově bohatých loukách (zejména při produktivitě více než 500 gm⁻² suché biomasy; (Grace 1999; Crawley et al. 2005; Fraser et al. 2015), a proto zde poloparaziti mohou podpořit druhovou bohatost potlačením celkové produktivity (Pywel et al. 2004).

Kromě potlačení dominant a redukce celkové biomasy společenstva, poloparazitické rostliny disponují vyšší koncentrací živin v listech než jejich hostitelé (Pate, 1995), a to dva až čtyři krát vyšší, nejen pro koncentrace dusíku a fosforu, ale i důležitých stopových prvků, jako draslík, hořčík, či sodík (Quested et al., 2002, 2003 a,b). Množství živin navíc zůstává nadále zachováno i v opadu po odumření rostliny (Quested et al., 2003b). Na živiny bohatý a snadno rozložitelný opad tak poskytuje velice přístupný zdroj živin pro ostatní blízce přítomné rostlinné druhy, a tak prokazatelně zvyšuje jejich růst biomasy a produkci semen (Demey et al. 2014, Quested et

al. 2003a, Spasojevic & Suding 2011, Watson et al. 2011). Rostlinný parazitismus ovlivňuje skrze výše zmíněné procesy nejen rostliny, ale i vyšší trofické úrovně (Hartley et al. 2015).

1.4.3 Interakce kořenových poloparazitů s herbivorním hmyzem

Ekologické vztahy poloparazitických rostlin a herbivorního hmyzu existují na několika úrovních a můžeme je rozdělit na přímé a nepřímé. Nejužší přímou interakcí je poškozování tkání poloparazita herbivorií. Díky převážně heterotrofnímu způsobu obživy také obsazuje stejnou niku jako herbivorní hmyz (Penning & Callaway 2002), a tudíž si s ním kompetuje o zdroje získané od hostitelských rostlin. V neposlední řadě pak redukcí biomasy hostitelských rostlin a indukci změn v rostlinném společenstvu, upravuje prostředí pro zde přítomné bezobratlé (Hartley et al. 2015).

Skrze změny ve vlastnostech vegetace (redukce „graminoidů“, složení rostlinných druhů atd.), zjistili Hartley et al. (2015) vliv *Rhinanthus minor* na abundanci a složení jak fytofágního hmyzu, tak jeho predátorů a parazitoidů. Svoji přítomností *R. minor* zvýšil abundance fytofágních polokřídělých o třetinu, housenek a brouků z čeledi nosatcovití (Curculionidae) až na dvojnásobek. Zároveň ale také o polovinu zvýšil abundance pavouků (Aranea), sekáčů (Opilionidae), kteří jsou významnými predátory těchto skupin, a parazitických blanokřídělých (Hymenoptera) na téměř dvojnásobek jejich původní abundance, ve srovnání s plochami, kde se *R. minor* nevyskytoval. Nezvýšily se však jen abundance počet druhů u nosatcovitých, pavouků a sekáčů, na kterých se *R. minor* vyskytoval. Průkazný vliv přítomnosti poloparazita podporuje i skutečnost, že se po senescenci *R. minor* předchozí změny ve složení bezobratlých společenstev už nepřetržovaly (Hartley et al. 2015).

Ekologickou podobností mezi poloparazitickými rostlinami a herbivorním hmyzem se zabývali Penning & Callaway (2002). I když jsou poloparaziti hostitelsky nespecifičtí a mohou využívat výhod směsi zdrojů živin, podobně jako velká část hmyzu, hlavní rozdíl mezi těmito skupinami je v mobilitě. Rostliny jako sedentární organismy musí za zdrojem živin dorůst a na konkrétní živné rostlině jsou závislé (Marvier 1996), zatímco hmyz jen přežije, či přeletí. Hmyz tedy není tolik omezen prostorem výběru hostitelských druhů a také může selektivně nacházet živné rostliny. S tím souvisí i pravděpodobnost, že se v okolí semenáčku poloparazita bude vyskytovat druh, který není kvalitním hostitelem nebo se parazitaci dokáže efektivně bránit (Seel et al. 1993). Naproti tomu, jakmile se jednou poloparazit napojí, přenáší živiny

kontinuálně, na rozdíl například od „leaf chewers“, kteří se musí potýkat, díky odlišným nárokům na složení potravy, s velkým množstvím odpadních a toxických látek v biomase (Shoornhoven et al. 2005).

Efektem poloparazitických rostlin na herbivorní hmyz, skrze hostitelské rostliny, se doposud zabývalo jen několik experimentálních studií, které však nepotvrdily jednoznačný vliv napojení poloparazita na bezobratlé vyskytující se na hostiteli (Bass et al. 2010, Ewald et al. 2011, Puustinen & Mutikainen 2001). Zatímco Bass et al. (2010) zjistili, že kokrhel menší (*Rhinanthus minor*) odebráním až poloviny syntetizovaných aminokyselin lipnicí roční (*Poa annua*), které jsou esenciálním zdrojem pro xylém sající pěnodějku *Neophilaenus lineatus*, může být příčinou až dvojnásobné mortality tohoto hmyzu. Naopak Ewald et al. (2010), kteří srovnávali vliv *R. minor* skrze medyněk vlnatý (*Holcus lanatus*) na tři funkční skupiny hmyzu, zjistili, že abundance „sap suckers“ pěnodějky *N. lineatus* a mšice *Sitobion avenae* je dokonce vyšší na parazitovaném medyněku, přičemž „leaf chewer“ saranče *Chortipus bruneus* nevykazovala preferenci mezi parazitovanými a neparazitovanými rostlinami. Vliv parazitace by tedy mohla do jisté míry pufrovat identita a schopnost živné rostliny se vypořádat se stresem.

Potlačením hostitele a zároveň příznivými vlastnostmi a složením svých tkání, představují poloparazité poměrně atraktivní zdroj potravy (Pate, 1995). Nicméně i v tomto případě hraje velkou roli na palatabilitu poloparazita identita a skladba hostitelských rostlin, protože kromě živin kořenoví poloparazité extrahují i hostitelské obranné látky (Adler 2000, 2002, 2003, Barham 2010, Marvier 1998, Rowntree et al. 2014, Shädler et al. 2005). To potvrzuje i studie Rowntree et al. (2014), kteří v terénním pokusu potvrdili lepší růst biomasy *R. minor* na rostlinách z čeledi Fabaceae a travách a menší pak na ostatních bylinách. Nicméně mšice bavlníková (*Aphis gossypii*) na *R. minor* však vykazovala vyšší průměrné abundance na jedincích napojených na hostitele z čeledi Fabaceae a na ostatních bylinách, ve srovnání s travami. Což ale neplatilo v případě štírovníku růžkatého (*Lotus corniculatus*). Ten byl sice nejvhodnějším hostitelem pro *R. minor*, zároveň byla ale abundance *A. gossypii* na *R. minor* nejnižší napříč všemi jeho hostiteli (Rowntree et al. 2014).

2 Cíle práce

1. Zjistit a porovnat vliv půdních charakteristik, nadmořské výšky a okolní vegetace na hmyzí společenstva vybraných druhů poloparazitů z čeledi Orobanchaceae.
2. Porovnat složení vegetace lokalit, na kterých se vyskytovaly jednotlivé druhy poloparazitů
3. Porovnat strukturu a sezonalitu výskytu herbivorního hmyzu na poloparazitických rostlinách vybraných druhů

3 Metody

3.1 Uspořádání studie

Magisterská práce je rozdělena do dvou samostatných částí. První observační studie zkoumá sezónní dynamiku a diverzitu herbivorních společenstev na poloparazitických rostlinách. Druhá studie se zabývá vlivem různých funkčních vlastností rostlin na okus hmyzu a je zpracována v rukopisu článku v příloze. Obě dvě části práce vznikaly na stejných lokalitách na druhově bohatých loukách v Bílých Karpatech.

3.2 Sběr dat a určování bezobratlých

Výzkum probíhal na 26 lokalitách v CHKO Bílé Karpaty v České Republice (Obr. 1). Na každé z vybraných lokalit se hojně vyskytoval jeden ze čtyř cílových druhů (Tab. 2) poloparazitických rostlin z čeledi Orobanchaceae – černýš hajní (*Melampyrum nemorosum*), kokrhel luštinec (*Rhinanthus alectrolophus*), kokrhel menší (*Rhinanthus minor*) a kokrhel větší (*Rhinanthus major*).

Kromě veškerého hmyzu jsme ze všech přítomných jedinců poloparazitů rozhodli sbírat i chvostoskoky, kteří se na poloparazitech taktéž hojně vyskytovali. Hmyz společně s chvostoskoky, hmyzenkami (Protura) a vidličnatkami (Diplura) patří do podkmenu šestinozí (Hexapoda). V mém datasetu se však vyskytují jen dvě ze čtyř těchto tříd a použití názvu šestinozí by bylo v tom to případě matoucí, rozhodla jsem se, že pro tuto studii vymezím třídu „Insecta sensu lato“, tedy hmyz, rozšířený o chvostoskoky, a z praktických důvodů je budu nadále ve své práci označovat jako „hmyz“.

Všechn hmyz jsme z poloparazitických rostlin sbírali ručně nebo pomocí exhaustoru a následně přemístili do mikrozskumavek s čistým ethanolem nebo v případě housenek jsme vždy ty, které jsme považovaly za morfotypově nové, přemístili do krabiček na dochov. Dochov probíhal nejprve na biomase spolu sebraných poloparazitů a dále jsme housenky krmili běžně dostupnými druhy, které se běžně vyskytují i v Bílých Karpatech (např. jitrocelem kopinatým – *Plantago lanceolata*). Ke standardizaci počtu sebraných jedinců byl použit čas strávený sběrem na lokalitě, konkrétně 2 osobohodiny (tj. např. půlhodinový sběr prováděný čtyřmi sběrači). Vždy se snahou posbírat hmyz ze všech přítomných poloparazitů. Sběr dat proběhl na konci měsíců dubna, května a června v roce 2016. Vzhledem k různé pokročilosti fenologického vývoje poloparazitických rostlin na některých lokalitách, se nám kompletní data ze všech ploch povedlo sebrat pouze v květnu. V dubnu se na některých plochách nepodařilo

najít buď žádný hmyz nebo/ani žádné mladé poloparazity. Chybějící data v červnu jsou naopak z důvodu dřívějšího kosení na některých lokalitách.

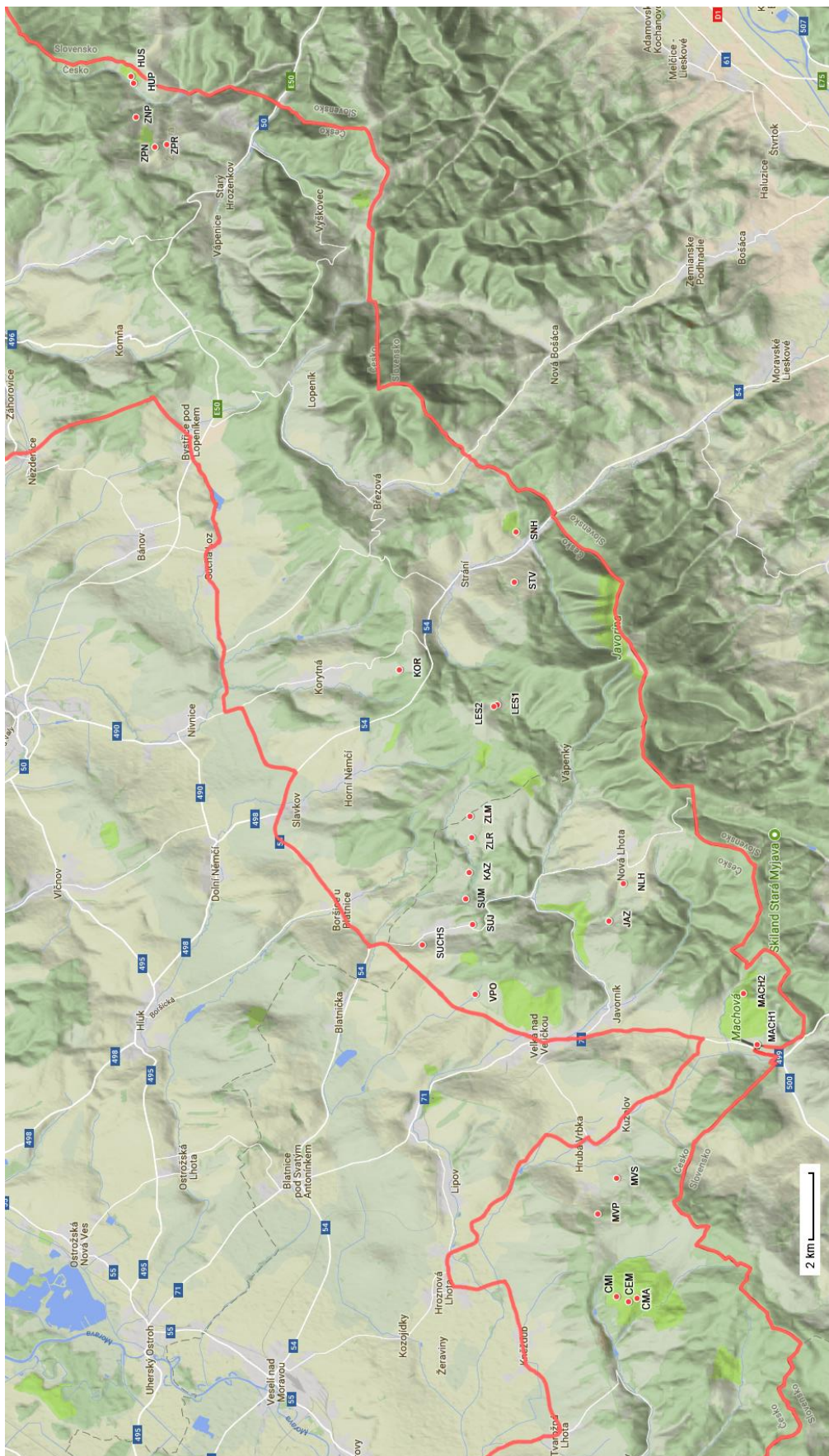
Tab. I: Seznam zkoumaných lokalit, jejich zeměpisná poloha a nadmořská výška (m) a výskyt jednotlivých poloparazitických druhů rostlin na nich. a přehledem počtu sběrů během sezony.

Lokalita	Zkratka	Počet sběrů	Poloparazit	Z. šířka	Z. délka	Elevace
NPR Čertoryje	CEM	3	M. nemorosum	48°51.53200'	17°24.80900'	372
	CMA	2	R. major	48°51.40100'	17°24.87800'	396
	CMI	2	R. minor	48°51.71800'	17°24.92000'	387
PR Hutě - prameniště	HUP	2	R. major	48°59.39200'	17°54.29700'	446
PR Hutě - sad	HUS	2	R. major	48°59.44700'	17°54.42800'	255
NPR Jazevčí	JAZ	3	M. nemorosum	48° 51.842'	17° 34.010'	403
Kazivec	KAZ	3	R.minor	48°54.07433'	17°35.17253'	202
Korytná	KOR	3	R. alectorolophus	48°55.18823'	17°40.10880'	538
Lesná - na kopci	LS1	3	R. alectorolophus	48°53.61882'	17°39.25253'	263
Lesná - po kopcem	LS2	2	R.minor	48°53.67012'	17°39.21277'	263
PR Machová - u žel. Stanice	MACH1	3	M. nemorosum	48°49.47900'	17°31.02100	367
PR Machová - sever	MACH2	3	M. nemorosum	48°49.70500'	17°32.26300'	429
Malá Vrbka - Pomníček	MVP	2	R.minor	48°52.03000'	17°26.91833'	245
Malá Vrbka - sad	MVS	2	R.minor	48°51.72825'	17°27.78842'	259
Nová lhota	NLH	2	R.minor	48° 51.619'	17° 34.918'	508
Strání - PR Nová hora	SNH	3	R. alectorolophus	48°53.32447'	17°43.40880'	550
Strání - u vodárky	STV	3	R. alectorolophus	48°53.34713'	17°42.21798'	550
Suchov sever	SUCHS	2	R. alectorolophus	48°54.81667'	17°33.42000'	255
Suchov jih	SUJ	1	R.minor	48°54.02102'	17°33.93547'	258
Šumárník	SUM	2	R.minor	48°54.12250'	17°34.53798'	207
Velká - Podsedky	VPO	2	R. major	48°53.98572'	17°32.23232'	250
Zadní louky	ZLM	3	M. nemorosum	48°54.04708'	17°36.54922'	259
Zadní louky	ZLR	1	R.minor	48°54.01800'	17°36.03900'	456
Žitková- Nad pasekami	ZNP	2	R.minor	48°59.37667'	17°53.46833'	255
Žitková - PR pod Žit. Vrchem	ZPN	3	M. nemorosum	48°59.07167'	17°52.71833'	571
Žitková - PR pod Žit. Vrchem	ZPR	2	R.minor	48°58.87600'	17°52.79300'	617

Veškerý sesbíraný hmyz jsem rozdělila podle jednotlivých řádů a rozeslala k determinaci. Rovnokřídlý hmyz určil Stanislav Rada (Univerzita Palackého v Olomouci), některé nymfy byly na determinaci příliš malé a neměl dostatečně vyvinuté rozlišitelné znaky, proto jsou určeny pouze do čeledi. Polokřídlé určil Martin Vašíček (Masarykova Univerzita). O určení brouků, blanokřídlého a dvoukřídlého hmyzu, chvostoskoků, mšic, pěnodějek a třásněnek se postaral Igor Malenovský (Masarykova Univerzita). Problematictí jedinci byli odesláni na dourčení ke specialistům na dané skupiny. Dochov housenek se nám povedl pouze u jedinců z čeledi Tortricidae, jejichž imaga určil Josef Jaroš (EntÚ, AV ČR). Ostatní, nedochované housenky uchované v lihu jsme se na základě dostupných zdrojů (www.lepiforum.cz) pokusili určit společně s Igorem Malenovským. Podle J. Jaroše (osobní komunikace) je určování housenek čeledi Tortricidae velmi problematické, proto jsme do druhů určili jen bezpečně poznatelné housenky a ostatní roztrídili do morfodruhů. Pro jednotlivé sesbírané hmyzí druhy jsme v literatuře vyhledali anebo od specialistů vyzjistili jejich potravní specialize. Na determinaci mšic a třásněnek se nadále pracuje, proto je v analýzách zahrnuta pouze informace o jejich počtech. Pro statistické analýzy byly použity abundance jednotlivých býložravých řádů hmyzu, které byly buď polyfágní nebo oligofágní druhy pro čeleď *Orobanchaceae*.

Při sběrech na konci května 2016 na každé lokalitě jsme odečetli fytoocenologické snímky na Braun-Blanquetově stupnici na ploše 4 x 4 m a zavedli do matice pokryvností.

Na všech lokalitách jsme dále odebrali půdní sondu o průměru 5 cm a hloubce 15 cm, jejíž obsah jsme zamrazili. Zmrazené půdní vzorky jsme odeslali na chemické analýzy do analytické laboratoře Botanického Ústavu Akademie Věd v Třeboni, kde byly zjišťovány koncentrace fosforu (PMehl3, fosfor dostupný pro rostliny extrahovaný dle protokolu Mehlich III), celkového dusíku, koncentrace draslíku, hořčíku, sodíku a vápníku v půdě, také ztrátu žíháním (v analýzách jako LOI – vyjadřuje množství organické hmoty v půdě) a pH (půdní vody). Hodnoty zjištěné pro každou lokalitu (Příloha1) jsme použili v analýzách jako proměnné vysvětlující rozdíly mezi poloparazity a složení vegetace.



Obr. 1: Mapa zkoumaných lokalit na území CHKO Bílé Karpaty. Kódy jednotlivých lokalit odpovídají názvům v Tabulce 1, kde je uvedena i jejich přesná poloha a nadmořská

3.3 Analýza dat

Všechny analýzy byly provedeny v programu R (R Core Team, 2013). Pro výpočet ordinačních analýz byl použit R balíček Vegan (Jari Oksanen 2008-2013)

3.3.1 Analýzy půdních a vegetačních vlastností

Pro zjištění a vizualizaci vzájemné korelační struktury vlastností půdy v závislosti na identitě lokality byla použita analýza hlavních komponent (PCA). Jelikož se jedná o vlastnosti prostředí, které nejsou měřeny ve stejných jednotkách, bylo je třeba před vnesením do analýzy vycentrovat odečtením jejich průměru a standardizovat vydělením směrodatnou odchylkou.

Pro analýzu vegetačních dat bylo třeba nejprve upravit druhovou matici, z té byla odstraněna data o poloparazitech, jelikož je tato informace již zanesena k identitě lokality a došlo by tak k dokazování kruhem.

Pro analýzu nepodobnosti vegetace mezi jednotlivými lokalitami se zanesením identity poloparazita, byla použita metoda nemetrického mnohorozměrného škálování (NMDS, balíček Vegan), která byla počítána pro 3 ordinační osy. Robustnost analýzy bylo třeba potvrdit výpočtem tzv. „minimum global stres“ výsledné konfigurace diagramu.

Druhová matice pokryvností byla upravena odmocninnou transformací a vliv abiotických proměnných a identity druhu poloparazita na složení vegetace byl studován pomocí kanonické korespondenční analýzy (CCA; Šmilauer & Lepš 2014). Před výpočtem odhadu parametrů závislosti druhové bohatosti rostlin na měřených charakteristikách prostředí byly nejprve otestovány samostatné (marginální) efekty jednotlivých charakteristik půdy a následně vybrány nejlepší z nich, pomocí metody postupného výběru prediktorů na základě maximální parsimonie (úspornosti) modelu skrze Akaike information criterion (AIC, Akaike, 1978).

3.3.2 Analýzy skladby hmyzích společenstev na poloparazitech

3.3.2.1 Analýzy na úrovni řádů herbivorního hmyzu

Složení hmyzích společenstev na úrovni řádů bylo spočteno jako suma všech druhů, do níž nebyly zahrnuti predátoři a herbivoři specializovaní na jiné skupiny rostlin, než je čeled' Orobanchaceae (tj. náhodně nalezené na poloparazitické rostlině, ale nežeroucí ji). Pomocí

NDMS byla pro 3 ordinační osy vizualizována nepodobnost ve skladbě hmyzu během sezony s promítnutím identity lokality a poloparazita.

K analýze sezónní dynamiky řádů hmyzu byla použita parciální kanonická korespondenční analýza (pCCA). Zde bylo užito času (early spring-brzy z jara, midspring – vrchol jara, late spring – přechod mezi jarem a létem) jako kontinuálního prediktoru, s identitou lokality jako kovariátou. Pro otestování průkaznosti vlivu vysvětlujících proměnných byl použit Monte-Carlo permutační test (s použitím 999 permutací). Vzorky byly permutovány v rámci jednotlivých bloků, definovaných identitou lokality.

Rozdíly ve složení řádů hmyzu na jednotlivých druzích poloparazitů byly testovány kanonickou korespondenční analýzou (CCA), sečtením transformovaných abundancí hmyzu přes všechny sběry během sezony, s identitou poloparazita vystupujícím jako kategoriální prediktor. Průkaznost všech kanonických os byla testována Monte-Carlo permutačním testem (999 náhodných permutací).

3.3.2.2 Analýzy na úrovni druhů herbivorního hmyzu

Stejně jako v analýzách na úrovni řádů, byly i z druhové matice výskytů vyřazeni predátoři a herbivoři úzce specializovaní na jiné rostlinné skupiny, než je čeled' Orobanchaceae (tj. náhodně nalezené na poloparazitické rostlině, ale nežeroucí ji). Mnohorozměrné analýzy byly provedeny jednak na matici s počty jednotlivých druhů upravených odmocninnou transformací, jednak na kvalitativních datech obsahujících pouze informaci o výskytu a absenci. Obě analýzy vyšly prakticky stejně, proto jsou prezentovány pouze výsledky založené na kvantitativních datech.

Druhové složení herbivorního hmyzu bylo analyzováno pomocí reverzní kanonické korespondenční analýzy s postupným výběrem prediktorů. Dále byla provedena analýza závislosti nepodobností hmyzích společenstev na identitě poloparazitů a složení okolního rostlinného společenstva. To bylo provedeno pomocí metody mnohonásobné regrese na distančních maticích (Lichstein, 2007).

Pro analýzu diverzity (gama diverzita přes všechny sběry v sezóně) byly spočteny tři indexy diverzity: 1. Druhová bohatost (= počet druhů), 2. Shannonův index diverzity:

$$. H' = - \sum p_i \ln (p_i)$$

Vyrovnanost dle Pielou (Pielou's evenness):

$$e = H' / \ln(\text{počet druhů}).$$

Závislost těchto tří indexů na identitě poloparazita, vlastnostech vegetace a chemickém složení půdy byla studována pomocí obecných lineárních modelů. Prediktory modelů byly vybírány pomocí postupného výběru (*forward selection*). Souvislost mezi druhovým složením vegetace a diverzitou byla analyzována pomocí reverzní CCA, tj. CCA se složením vegetace jako odpovědí a daným diverzitním indexem jako prediktorem.

3.3.2.3 Beta diverzita druhů herbivorního hmyzu v sezoně

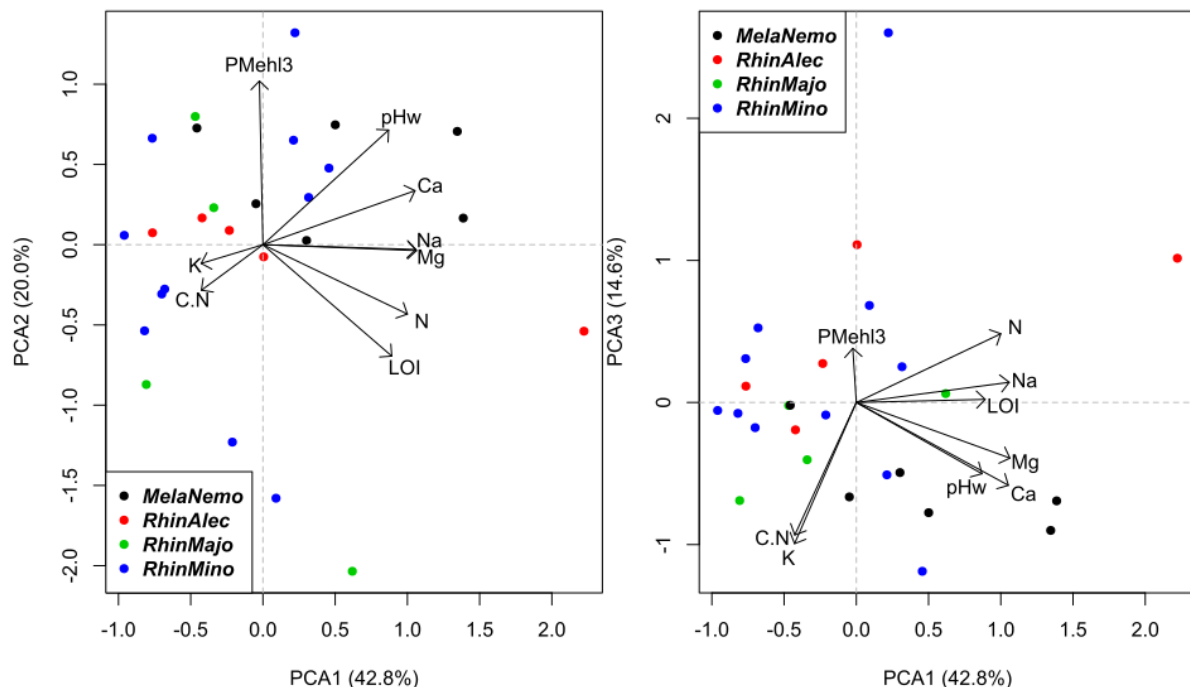
Beta diverzita herbivorního hmyzu na poloparazitech byla spočtena jako průměrná vzdálenost od mediánu druhového složení hmyzu na jednotlivých poloparazitech pomocí funkce *betadisper* v balíčku *Vegan*. Vzdálenost je založená na analýze hlavních koordinát matice Bray-Curtisových nepodobností mezi soubory hmyzu na jednotlivých poloparazitech v čase. Protože dvě z lokalit (SUJ, ZLR) obsahovaly pouze jeden sběr, jejich betadiverzita se rovnala nule. Z dalších analýz tedy byly vyřazeny. Následně byla modelována závislost betadiverzity na vlastnostech vegetace a podmínkách prostředí pomocí lineárních modelů.

4 Výsledky

4.1 Vegetace a půdní charakteristiky

Na všech 26 lokalitách bylo zaznamenáno celkem 232 druhů vyšších rostlin. Na druhy nejbohatší lokalita byla NPR Čertoryje (70 druhů/ snímek), společně s Podsedky (68 druhů/snímek) a PR Machová (65, resp. 67 druhů/snímek). Kromě běžných druhů se na lokalitách vyskytovalo podle Červeného seznamu ČR (Grulich, 2012) 7 druhů vyžadujících pozornost (C4a), 15 druhů ohrožených (C3), 4 druhy silně ohrožené (C2) a jeden druh kriticky ohrožený (C1, Příloha 2).

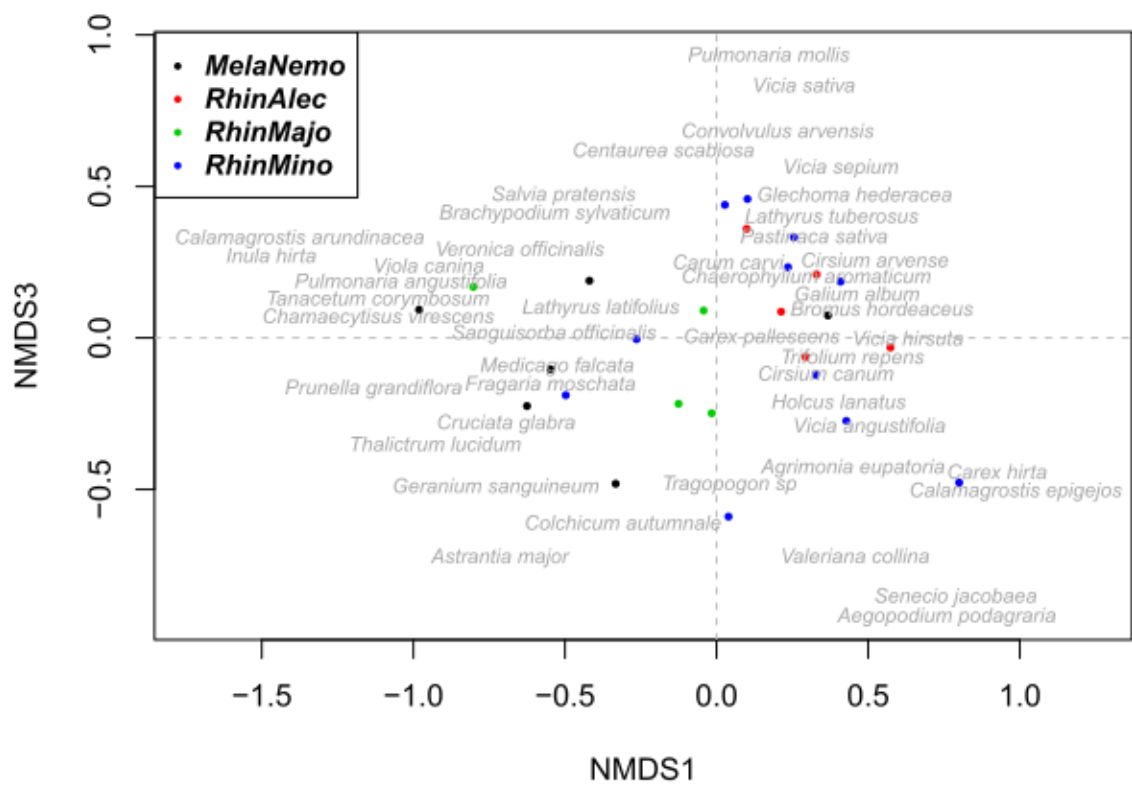
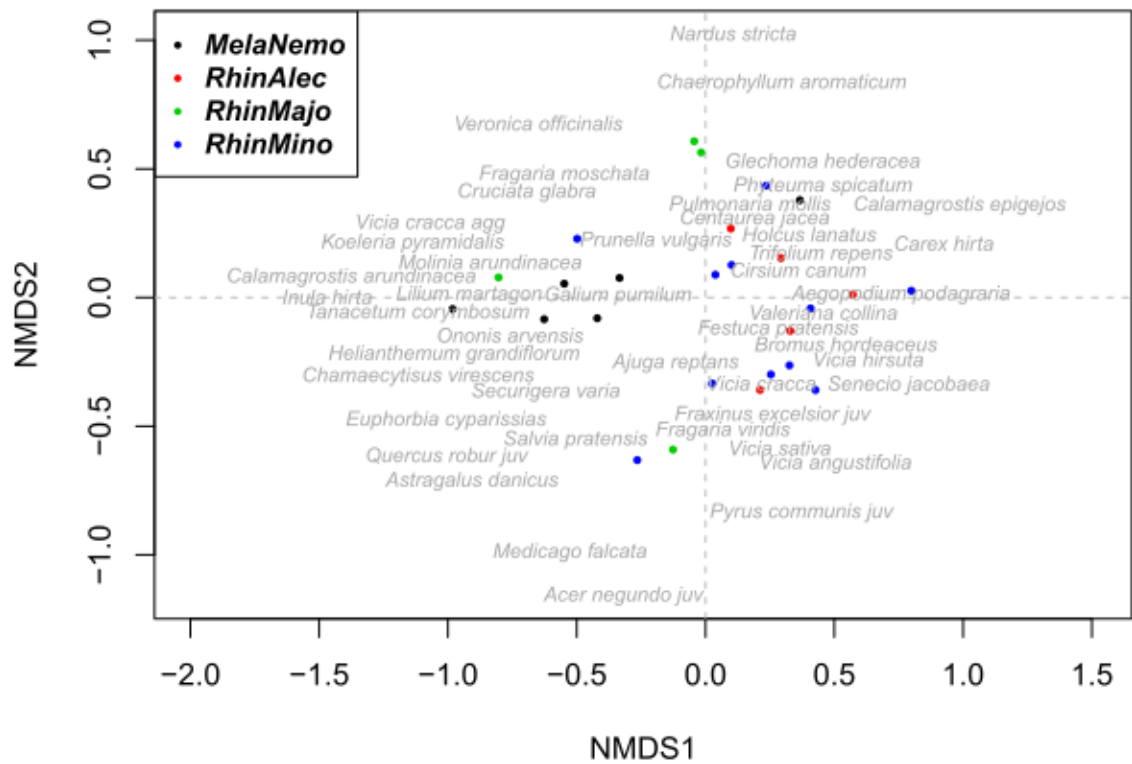
Na ordinačním diagramu analýzy hlavních komponent (Obr. 2) je zobrazen vztah charakteristik půdy (centrovaných a standardizovaných) a jednotlivých lokalit v kontextu identity poloparazitů. Z obrázku je vidět rozdíl charakteristik půdy mezi skupinami lokalit se společným výskytem poloparazita: Zatímco lokality, na nichž se vyskytují *R. alectorolophus* společně s *R. minor* jsou bohatší na dostupný fosfor (PMeh13) a dusík. Lokality s výskytem *M. nemorosum* mají vyšší pH v souvislosti s vyšším obsahem vápníku a hořčíku. Na pomezí těchto dvou skupin rozdílných charakteristik půdy se vyskytuje *R. major*.



Obr. 2: Analýza hlavních komponent (PCA) pro půdní charakteristiky zkoumaných luk, v kontextu identity poloparazita. První ordinační osa je korelována s koncentrací kationtů (Ca, Mg,) a pozitivní pH, s druhou osou korelovaný dostupný fosfor (PMeh13), s třetí potom podíl

C:N a draslík organické hmoty. Body představují jednotlivé lokality a jsou barevně rozlišeny podle identity poloparazita. Šipkami jsou vyznačeny charakteristiky půdy (Ca=vápník; C.N= poměr uhlíku a dusíku; K=draslík; LOI=ztráta žíháním ~ podíl organické hmoty; Mg=hořčík; N=dusík; Na=sodík; PMehl3= fosfor dostupný pro rostliny).

NMDS diagram pro zobrazení rozdílů ve vegetaci s promítnutím identity poloparazita ukazuje nepodobnosti mezi společenstev mezi jednotlivými druhy poloparazitů (Obr. 3). Výsledný minimální globální stres byl 0.132, což indikuje validní ordinační analýzu adekvátně ilustrující nepodobnost mezi daty. Na obou diagramech jsou opět patrné dva hlavní shluky poukazující na rozdíly v druhovém složení mezi skupinou *R. alectorolophus* + *R. minor*, kde se společně s trávami ukazují převážně běžné dvouděložné rostliny, a *M. nemorosum* + *R. major*, jenž se vyskytují kromě běžných druhů i s druhy dvouděložných rostlin, které jsou dle Červeného seznamu ČR (Grulich 2012) řazeny do kategorie druhů vyžadujících pozornost (C4a, např. *Lilium martagon*), druhů ohrožených (C3, např. *Ononis arvensis*) a také kriticky ohrožených (C1r, *Helianthemum grandiflorum*).



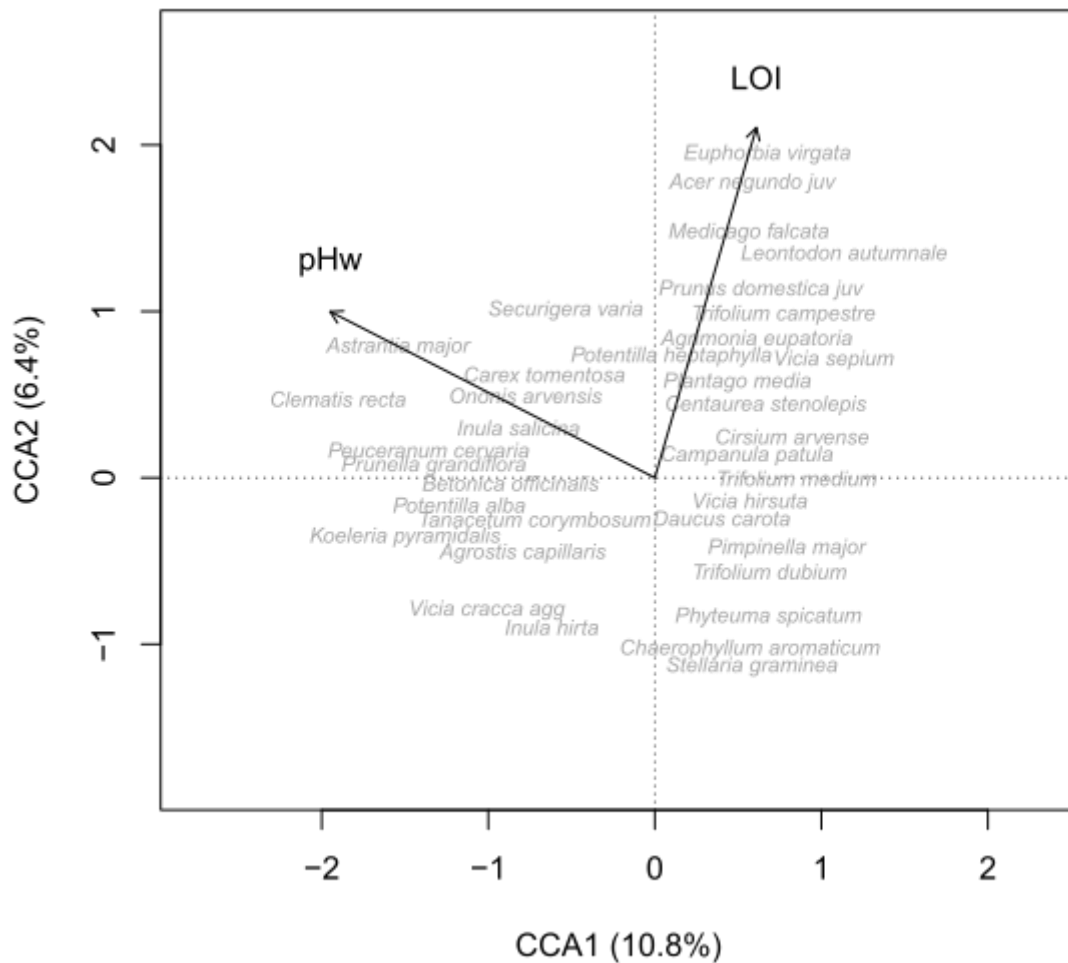
Obr. 3: NMDS ordinační diagram, navržený pro 3 osy, s promítnutím druhů rostlin zkoumaných luk (vyznačených tečkami) v kontextu poloparazita (barevné rozlišení).

Jako průkazné vysvětlující půdní charakteristiky v testu marginálních efektů v CCA vyšly identita poloparazita, pH (H₂O), dostupný fosfor, podíl veškeré organické hmoty(LOI), dusík(N) a vápník (Ca), výsledek této analýzy je shrnut v tabulce (Tab. 3). Postupným výběrem byly z těchto proměnných vybrány pH (H₂O) a podíl veškeré organické hmoty (LOI) jako nejlépe vysvětlující druhové složení vegetace v minimálním adekvátním CCA modelu (Obr. 4).

Tab. III: Porovnání marginálních efektů charakteristik půdy na druhové složení vegetace. Průkazné vysvětlující proměnné jsou vyznačeny červeně.

Vysvětlující proměnná	Df	F	p
Identita poloparazita	3	1.297	0.050
Nadm. Výška	1	1.086	0.375
pH(vody)	1	1.785	0.010
PMehl3	1	1.712	0.005
C:N	1	1.108	0.295
LOI	1	2.644	0.005
Ca	1	1.530	0.025
N	1	1.871	0.010
Mg	1	1.144	0.255
K	1	1.311	0.120
Na	1	0.832	0.735

Distribuce druhů jasně rozlišuje dvě skupiny rostlin na gradientech dvou půdních charakteristik. Na vzrůstající pH (H₂O) pozitivně reagují bazifilní druhy (jako např. *Clematis recta*), zatímco na vzrůstající podíl organické hmoty(LOI) a klesající pH (H₂O) v půdě pozitivně reagují druhy vázané na živiny (*Campanula patula*).



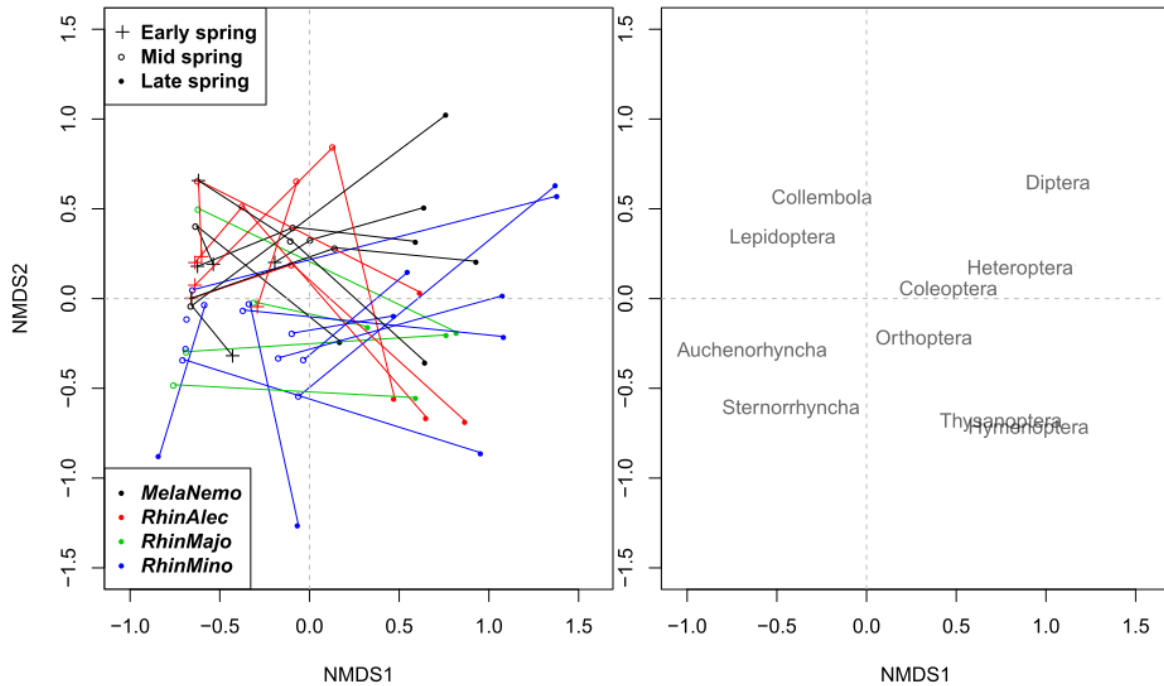
Obr. 4: Kanonická korespondenční analýza (CCA) vztahu skladby vegetace s charakteristikami půdy, vybranými postupným výběrem. První osa a vysvětluje 10,8 % z celkové variability, druhá osa pak 6,4 % z celkové variability. Průkaznost obou kanonických os: $F=2.4213$, $p < 0.001$ (Monte-Carlo permutační test, 999 permutací)

4.2 Skladba společenstev hmyzu na poloparazitech

Celkem bylo na poloparazitech napříč lokalitami nasbíráno 2720 jedinců hmyzu. Největší absolutní zastoupení 848 jedinců tvořili křísi (Auchenorrhyncha) a 864 mšice (Sternorrhyncha). Po odstranění abundancí mšic (Sternorrhyncha) a třásněnek (Thysanoptera), bylo do analýz diverzity zahrnuto 1749 jedinců hmyzu, představující 116 druhů hmyzu. Z celkového počtu sebraných druhů hmyzu je sice méně než polovina, tj. 53 druhů polyfágních nebo specializovaných v rámci čeledi Orobanchaceae (tj. méně než polovina sebraných druhů vstoupila do analýz), avšak tyto druhy činily více než 92 % (1615) z celkového počtu sebraných jedinců.

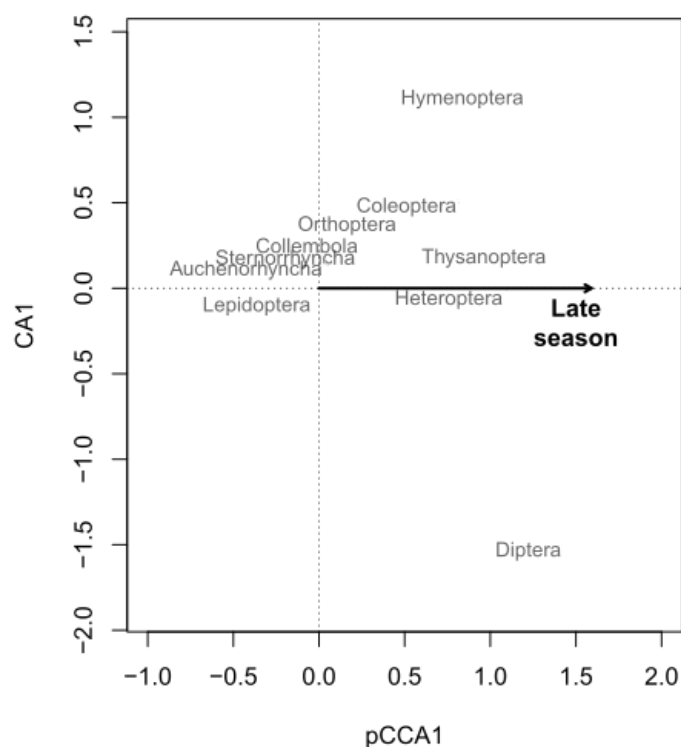
Nejabundantnějšími druhy byly zejména široce polyfágní druhy *Cnephasia asseclana* (365 jedinců), *Philaenus spumarius* (816 jedinců), *Plagiognathus chrysanthemi* (128 j.). Z druhů uváděných jako specializovaných na poloparazity byli nejabundantnější dvoukřílí (Diptera) *Phytomyza flavofemorata* (23 j.), *Phytomyza varipes* (18 j.), *Rhopalomyia cristaegalli* (56 j.).

NMDS diagram pro zobrazení rozdílů ve výskytu řádů hmyzu na poloparazitech během sezony poloparazitech (Obr. 5). Výsledný minimální globální stres byl 0.123, což opět indikuje validní ordinační analýzu adekvátně ilustrující nepodobnost mezi daty. Na dvojici diagramů je vidět rozdíl mezi jednotlivými sběry a které je možné na rozdělít do dvou skupin. Zatímco první a druhý sběr na začátku sezony se vzájemně podobají ve složení hmyzích řádů napříč poloparazity (dominancí chvostoskoků - Collembola a housenek - Lepidoptera). Poslední sběr byl na rozdíl od prvních dvou sběrů hojný na dvoukřídlý hmyz (Diptera), ploštice (Heteroptera) a třásněnky (Thysanoptera).



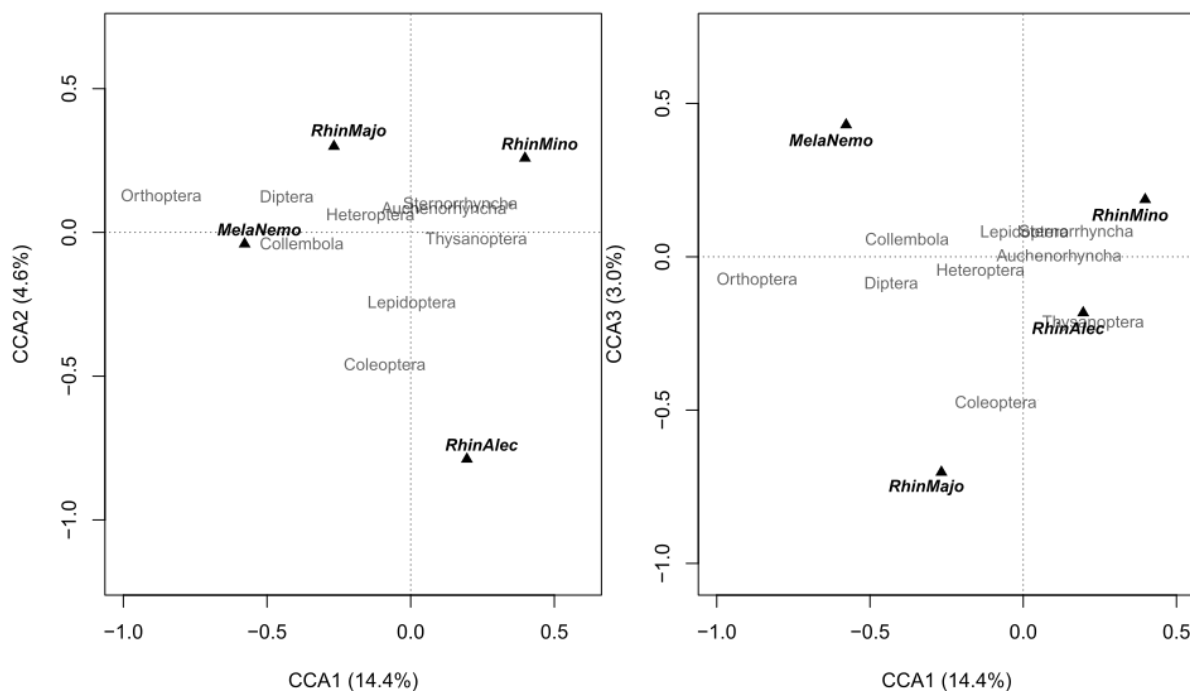
Obr. 5: NMDS ordinační diagram zobrazuje jednotlivé sběry herbivorního hmyzu (rozlišené na úroveň řádů) z rostlinných poloparazitů během jejich vegetační sezony. Čas sběru je rozlišen pomocí různých tvarů bodů, druh poloparazita pak barvami. Sběry během sezony jsou propojeny čarami, které značí příslušnost ke stejné lokalitě. Skóre jednotlivých hmyzích řádů jsou promítnuta na vedlejším diagramu.

Diagram pro parciální CCA (Obr. 6), jejíž první osa odpovídá postupnosti času v sezoně s identitou lokality jako kovariátou, ukazuje průkazný vliv sezonality na výskyt hmyzu podle jednotlivých řádů.



Obr. 6: Diagram parciální kanonická korespondenční analýzy ukazující průkazný efekt sezony na společenstva herbivorního hmyzu, vyskytujícího se na poloparazitech. Průkaznost kanonické osy: $F_{1,35}=15.2$, $p = 0.001$ (Monte-Carlo permutační test, 999 permutací)

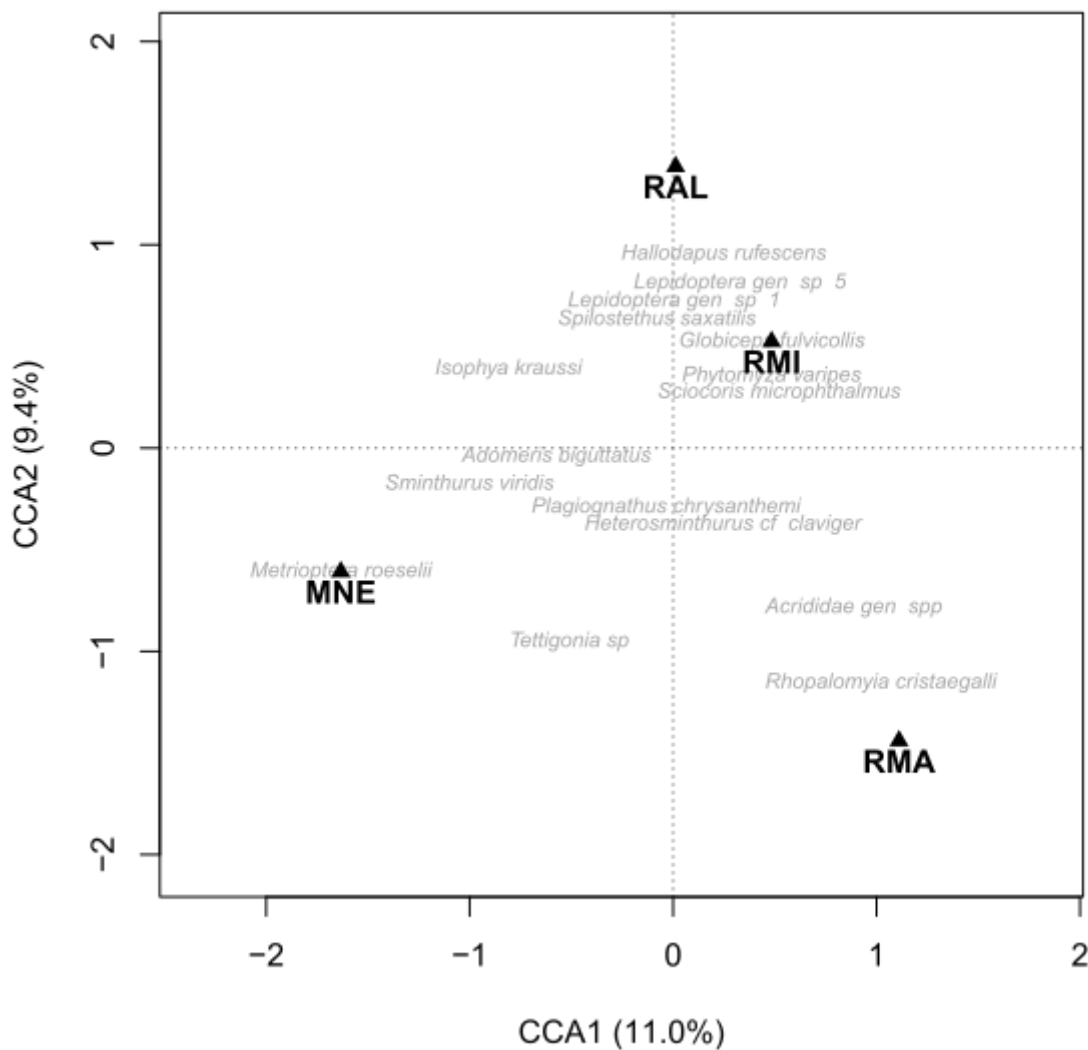
CCA ukázala průkazný vliv identity rostlinného poloparazita pro preference jednotlivými hmyzími řády. Tři sy vysvětlily dohromady 21.6 % z celkové variability. Z obou diagramů CCA je patrné rozdělení výskytu řádů podle skupin *R. alectorolophus* + *R. minor*, kde jsou abundantnější brouci, křísi, motýli a třásněnky, na *M. nemorosum* + *R. major* pak dvoukřídlí, chvostokoci a rovnokřídlí.



Obr. 7: Digram kanonické korespondenční analýzy zobrazující rozdíly mezi složením hmyzích společenstev (šedě) na jednotlivých druzích poloparazitických rostlin (MelaNemo - *M. nemorosum*, RhinAlec - *R. alectorolophus*, RhinMajo - *R. major*, RhinMino - *R. Minor*, zobrazené pro první a druhou, a první a třetí osu. Průkaznost obou kanonických os: $F_{3,22} = 2.9$, $p = 0.001$ (Monte-Carlo permutační test, 999 permutací).

4.3 Analýzy na úrovni druhů herbivorního hmyzu

Složení společenstev herbivorního hmyzu bylo analyzováno nejprve pomocí CCA, která ukázala průkazný vliv identity poloparazita (Obr. 8). První a druhá osa společně vysvětlují 20.4 % z celkové variability. Druhy, zejména polyfágních ploštic, preferujících spíše ruderální společenstva s výskytem buď *R. alectorolophus* nebo *R. minor* jsou zobrazeny v pravé horní části diagramu (Obr. 8). Naopak v levé spodní části diagramu (Obr. 8) se nacházejí druhy, které se vyskytovaly především ve vegetaci s velkým množstvím vzácných druhů rostlin, vyskytujících se společně s *M. nemorosum* nebo *R. major*, což byly polyfágní kobyly a bejlmorka *Rhopalomyia cristaegalli*, specializovaná na rod *Rhinanthus*.



Obr. 8: Diagram CCA znázorňující vztah mezi složením společenstva hmyzích herbivorů a identitou poloparazitických rostlinných druhů, (MNE - *M. nemorosum*, RAL - *R. alectorolophus*, RMA - *R. major*, RMI - *R. Minor*). Průkaznost třech kanonických os: $F_{3,22}=2.12$, $p=0.001$ (Monte-Carlo permutační test, 999 permutací).

Následná analýza závislosti nepodobností hmyzích společenstev na identitě poloparazitů a složení okolního rostlinného společenstva, provedená pomocí metody mnohonásobné regrese na distančních maticích, prokázala kladný vliv obou vysvětlujících proměnných ($r^2 = 0.12$, $F = 21.5$, $p = 0.001$ pro celkový model; $p = 0.001$ pro identitu poloparazita a $p = 0.013$ pro nepodobnost vegetace) na složení společenstva herbivorního hmyzu.

Velikost sezónní betadiverzity hmyzu na jednotlivých lokalitách byla dle lineárního modelu průkazně ovlivněna identitou poloparazitické rostliny a obsahem draslíku v půdě (celkový model $F_{4,19} = 6.108$, $p = 0.002$, $r^2 = 0.56$). Efekt identity poloparazita byl způsoben významně vyšší betadiverzitou u druhu *R. minor* ($t = 2.623$, $p = 0.017$) než u ostatních druhů sledovaných rostlin. Vliv obsahu draslíku v půdě měl pouze marginálně průkazný ($t = 2.105$, $p = 0.0488$) vliv na betadiverzitu hmyzu.

5 Diskuse

V této práci byl posuzován vliv poloparazitických rostlin z čeledi Orobanchaceae v kontextu charakteristik půdy na složení okolní vegetace a sezónní dynamiku a složení společenstev herbivorního hmyzu na druhově bohatých loukách v CHKO Bílé Karpaty. I přes obecnou všudypřítomnost kořenových poloparazitických rostlin v přírodě je podobně jako z práce Těšitel *et al.* (2015) i z této studie patrné, že u těchto rostlin existují podmínky prostředí, které tyto rostliny preferují pro svůj výskyt. Významnými činiteli průkazně ovlivňujícími možnou distribuci poloparazitických druhů v přírodě a složení druhů na druhově bohatých loukách, jsou (1) dostupnost fosforu, (2) dostupnost organické hmoty v půdě a (3) pH půdy, které je úzce korelované s přítomností bazických kationtů (Ca, Mg). Tento výsledek naznačuje, že v námi pozorovaných druhově bohatých loukách nejsou limitujícími živinami dusičnany, jak bylo pozorováno pro většinu ekosystémů (LeBauer a Treseder, 2008), např. pro tropický deštný les (Davidson *et al.* 2004). Důležitější se zdají být pro rostliny fosforečnany, jak potvrdili pro vysokostébelné trávníky Hejman *et al.*, (2007), Klaus *et al.*, (2011) pro různě obhospodařované louky v Německu, ale také Lisner (2017), který prokázal korelaci mezi obsahem fosforu v půdě a produktivitou nadzemní biomasy na oligotrofní vlhké louce.

Na přítomnost dostupného fosforu v půdě pozitivně reagoval v naší studii *R. alectorolophus*, ten byl také studií Těšitel *et al.* (2017) označen za semi-ruderální druh, vyskytující se převážně na jemně živinově bohatém substrátu. Společně s *R. alectorolophus* reagoval v naší studii na dostupný fosfor i *R. minor*, který má relativně širokou ekologickou valenci a rovněž dobře snáší i úživnější stanoviště (Těšitel *et al.*, 2015). Naproti tomu, opačný trend vykazovali *R. major* a *M. nemorosum*. *R. major* je druhem typickým spíše na oligotrofních vlhkých stanovištích, zatímco *M. nemorosum* je typické pro bazifilní trávníky. Těšitel *et al.* (2015) nicméně tvrdí, že tento druh spíše než na samotné pH reaguje na složení vegetace a omezení v prostředí (např. špatná dostupnost živin), která s vysokým pH souvisejí.

Tento aspekt potvrzují i ordinační diagram CCA (Obr. 4) jehož výběr nejlépe fitovaných druhů odpovídá složení vegetace v kontextu s druhem poloparazita v diagramech NDMS (Obr. 3). V přítomnosti *R. alectorolophus* a *R. minor* se vyskytují druhy spíše ruderální, vyžadující na organickou hmotu bohatší substrát, zatímco na lokalitách s *M. nemorosum* se vyskytují převážně druhy typické pro bazifilní vegetaci, odpovídající na zvyšující se pH v půdě. Mezi druhy reagujícími na vysoké pH v půdě byly na námi zkoumaných loukách například *Helianthemum grandiflorum*, *Chamaecytisus virescens*, *Inula hirta*, *Ononis arvensis* nebo

Thalictrum lucidum. Tyto druhy jsou uvedeny v Červeném seznamu (Grulich, 2012) a vyžadují pozornost a nebo jsou až kriticky ohrožené v České republice. Nadmořská výška je považována za významný prediktor složení bioty. Přestože se naměřené hodnoty nadmořských výšek mezi lokalitami lišily až o 400 metrů (Tab I.), vliv nadmořské výšky na složení vegetace vyšel neprůkazně. Naše výsledky se tak shodují s prací autorského kolektivu Roleček *et al.* (2014), kteří zkoumali složení vegetace extrémně druhově bohatých luk napříč střední a východní Evropou a došli k závěru, že ačkoli se jedná o geograficky vzdálené lokality v různých nadmořských výškách, složení vegetace zůstává konzistentní. Naopak, jiná studie poukázala na průkazné změny v druhové početnosti a složení neobhospodářovaných lučních společenstev s měnící se nadmořskou výškou (Csergo *et al.* 2013) podél 580 m dlouhého gradientu v Karpatech.

5.1 Skladba společenstev hmyzu na poloparazitech

Z celkového počtu hmyzu sesbíraného z poloparazitických rostlin bylo více než 92 % (1615) jedinců identifikováno jako jejich potenciální konzumenti, tedy jako hmyzí druhy polyfágní (nespecializované) či specializované na rody *Melampyrum* či *Rhinanthus*. Z celkového počtu 53 druhů relevantních pro poloparazity, pak specialisté tvořili pouze 5 druhů a zbylých 48 druhů byli polyfágové. Velmi nízká specializace hmyzu na zkoumané druhy nasvědčuje tomu, že ani jeden druh z námi zkoumané skupiny není vybaven obrannými mechanismy, na které by se bylo třeba adaptovat nějakou specializací. Pro čeled' Orobanchaceae jsou sice zjištěny jako sekundární metabolity iridoidní glykosidy, především aukubin, pro *R. minor* rhinantin (Westbury 2004). Nicméně vzhledem k námi zjištěné velmi nízké specializaci hmyzu na tyto rostliny můžeme spekulovat, že se v rostlině vyskytují v nízkých koncentracích, na které možná není potřeba specializace, tato problematika však není doposud u poloparazitických rostlin studována.

Dalším možným důvodem pro nízkou míru specializace herbivorního hmyzu na poloparazitické rostliny je jejich populační dynamika. Tu studovali Mudrák *et al.* (2014) na poloparazitech *R. alectorolophus*, *R. major* a *R. minor*. Zjistili, že schopnost uchycení semenáčků, je velmi ovlivněná produktivitou vegetace, jejím složením a také případným managementem lokality (Mudrák *et al.* 2014). Ve slabých rocích, kdy je poloparazitických rostlin málo, by jejich hmyzí specialisti byli odsouzeni hledat jiné alternativy nebo zemřít (Bernays, 1997). Zajímavým úkazem je proto výhradná specializace píďalky (*Perizoma albulata*) a vrtalek (*Phytomyza*

flavofemorata a *Phytomyza varipes*), jejichž larvy jsou ve všech třech případech „seed predators“. A právě problém s populační dynamikou živné rostliny rodu *Rhinanthus* může vysvětlovat vzácnost druhu *Perizoma albulata*, ta je podle IUCN vedena jako „Endangered“. Naproti tomu, malé mušky jako jsou vrtalky, se velmi špatně chytají a jejich larvy i kukly postrádají jakékoliv typické znaky, proto se dá předpokládat, že potravní preference larev u tohoto hmyzu nejsou dokonale prozkoumány a je možné, že jejich hostitelská specifita nebude takto úzká.

5.2 Sezonalita

Ve skladbě a výskytu hmyzích populací během sezony se projevuje fenologie poloparazitických rostlin. Na začátku vegetační sezony poloparazitů se na rostlinách vyskytovali zejména chvostokoci, jejichž abundance jsou největší brzy z jara a v pozdním létě (Komonen a Katajaho chybí rok), dále pak hlavně motýli (Lepidoptera), křísi (Auchenorrhyncha) a mšice (Sternorrhyncha). Podobně jako popisuje Schoonhoven *et al.* (2005) nebo Coley (1980), je i z těchto výsledků je patrné, že „Leaf chewers“ a „sap suckers“ přizpůsobují svůj výskyt na dobu mladých, tedy na dusík bohatších a měkčích tkání. V červnu, kdy poloparaziti kvetou a plodí, se vyskytovali zejména dvoukřídlí (Diptera), ploštice (Heteroptera) a třásněnky (Thysanoptera). Odůvodnění pro pozdější výskyt ploštic (Heteroptera) se bohužel nepodařilo v literatuře dohledat. Třásněnky se začaly hojně vyskytovat až v době, kdy poloparaziti plně kvetli, což by mohlo poukazovat na jejich potravní preferenci pro květních částí poloparazitů, což je úkaz, který byl námi v terénu reálně pozorován. Převážný výskyt dvoukřídlého hmyzu na konci vegetační sezony poloparazitů vysvětluje skutečnost, že se jednalo o larvy, které jsou specializované jako „seed predators“. Jedinou hmyzí skupinou, která adekvátně nereflektovala sezónní změny v kvalitě poloparazitických rostlin byli rovnokřídlí (Orthoptera), jejichž nymfy se líhnou zpravidla déle v sezoně (květen, červen), a proto nemohou postihnout celou vegetační sezonu poloparazitů.

Výsledek, že druhově bohaté louky budou podporovat více polyfágy, než monofágy potvrzuje kromě této práce i Haddad *et al.* (2009, 2011). Polyfágové těží z možnosti tzv. „mixed diet feeding“ (Meyer *et al.*, 2017), tedy možnosti živit se střídavě na více druzích a vybírat nejvhodnější živné rostliny, kterými jsou například druhy z čeledi Fabaceae (Loranger *et al.*, 2014). Perner *et al.* (2005) také tvrdí, že spíše než vlastní druhová bohatost, ovlivňuje složení herbivorního hmyzu konkrétní druhové složení vegetace. To prokazuje i tato práce, která

odhalila průkazné rozdíly ve složení vegetace pro skupinu poloparazitů v úživnějším prostředí, (tedy podle Chytrý *et al.* 2010 s přítomností vysokých trav) pro *R. alectorolophus* + *R. minor* a skupinu typicky vlhčích bazofilních trávníků pro *M. nemorosum* + *R. major*. Haddad *et al.* (2011) shodně s touto prací zjistili, že ve vysokostébelné vegetaci se později v sezóně (červnu) vyskytovalo více ploštic (v našem případě např. *Hallodapus rufescens*, *Spilostethus saxatilis*, Obr. 8) a mšic než v měsících dřívějších (duben, květen).

Na betadiverzitu hmyzu měly během sezony průkazný vliv identita druhu *R. minor* a obsah draslíku v půdě. Neobjevila jsem však žádnou studii, která by se zabývala vlivem charakteristik půdy na betadiverzitu. Z poloparazitů měl tedy jako jediný *R. minor* průkazně variabilní složení herbivorního společenstva v čase. Vizuálně to dokládá i NMDS diagram pro srovnání výskytu řádů na poloparazitech během sezony. Důvodem pro tento úkaz, může být dřívější fenologie *R. minor*. Tu může nepřímo prokázat i tabulka shrnující počty sběrů na lokalitách (Tab. I), kde je záznam o úspěšném provedení všech tří sběrů, které se např. u *R. major* nepodařily v případě prvního sběru, protože v tuto dobu ještě nerostl.

6 Závěr

Tato diplomová práce porovnávala vliv půdních charakteristik a nadmořské výšky na vegetaci, a vliv těchto charakteristik a vegetace samotné na hmyzí společenstva čtyřvybraných druhů kořenových poloparasitů z čeledi Orobanchaceae, černýše hajního (*Melampyrum nemorosum*), kokrhele luštince (*Rhinanthus alectorolophus*), kokrhele většího (*Rhinanthus major*) a kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*). Zaměřila se také na vegetaci, v níž se jednotlivé druhy nacházejí a zjistila další souvislosti s charakteristikami půdy. V práci jsme dále porovnali strukturu a sezonalitu výskytu herbivorního hmyzu na poloparazitech a beta diverzitu hmyzu mezi jednotlivými lokalitami.

Výsledky této studie ukazují, že významnými charakteristikami půdy ovlivňujícími výskyt kořenových poloparasitů jsou fosfor dostupný v půdě a pH, které jsou úzce korelované s přítomností bazických kationtů (Ca, Mg). Organická hmota společně s pH jsou potom faktory ovlivňující složení druhů na druhově bohatých loukách. *R. alectorolophus* a *R. minor* se objevují více ve vegetaci, která preferuje větší množství živin v půdě a naopak výskyt *M. nemorosum* a *R. major* korespondují s výskytem vegetace typické pro Bílé Karpaty – tedy bazifilními trávníky. Bazifilní druhově bohaté trávníky jsou také místem výskytu velkého množství dalších chráněných až ohrožených druhů rostlin. *M. nemorosum* a *R. major* se tak zdají být vhodnými indikátory lokalit se vzácnějšími druhy rostlin v druhově bohatých loukách Bílých Karpat.

Na druhově bohatých loukách se na poloparazitech vyskytují zejména polyfágní druhy hmyzu, které se mezi skupinami liší jak v abundancích v průběhu sezony, tak mezi jednotlivými poloparazity, což bylo průkazně ovlivněno nejen identitou poloparazita, ale také složením vegetace, ve které se vyskytoval. Nejvíce zastoupenými druhy, vyskytujícími se na téměř všech lokalitách (tedy na všech poloparazitech) byli obaleč *Cnephasia asseclana*, a pěnodějka *Philaenus spumarius*. Nejvariabilnější společenstvo hmyzu hostí v průběhu času druh *R. minor*, což je způsobeno s největší pravděpodobností jeho dřívějším nástupem v sezoně.

7 Použitá literatura

- Adler L.S. (2000) Alkaloid Uptake Increases Fitness in a Hemiparasitic Plant via Reduced Herbivory and Increased Pollination. *Am Nat* 156:92–99.
- Adler L.S. (2002) Host effects on herbivory and pollination in a hemiparasitic plant. *Ecology* 83:2700–2710.
- Adler L.S. (2003) Host species affects herbivory, pollination, and reproduction in experiments with parasitic Castilleja. *Ecology* 84: 2083-2091
- Bardgett, R.D., Smith, R.S., Shiel, R.S., Peacock, S., Simkin, J.M., Quirk, H. & Hobbs, P.J. (2006) Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. *Nature*, 439, 969–972
- Barham F.D. (2010) The ecological interactions of the hemiparasite *Rhinanthus minor* and its invertebrate herbivores. PhD dissertation, Department of Philosophy, University of Sussex
- Bass K a., John E a., Ewald NC, Hartley SE (2010) Insect herbivore mortality is increased by competition with a hemiparasitic plant. *Funct Ecol* 24:1228–1233.
- Basset, Y. (1991). Influence of Leaf Traits on the Spatial-Distribution of Insect Herbivores Associated With an Overstory Rain-Forest Tree. *Oecologia*, 87, 388–393.
- Bernays E.A., Barbehenn R. (1987). Nutritional ecology of grass foliage-chewing insects. See Ref. 143a, pp. 147-75
- Bernays EA (1997) Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *E Ent* 22 (1): 121-123
- Boswell, A. W., Provin, T., & Behmer, S. T. (2008). The relationship between body mass and elemental composition in nymphs of the grasshopper *Schistocerca americana*. *Journal of Orthoptera Research*, 17(2), 307–313.

- Cameron D.D., Hwangbo J.K., Keith a M, et al (2005) Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its hosts : From the cell to the ecosystem. 217–229.
- Coley, P. D. (1980). Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*.
- Coley D., P., L. Bateman, M. and A. Kursar, T. (2006), The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos*, 115: 219–228.
- Crawley, A.E. Johnston, J. Silvertown, M. Dodd, C. de Mazancourt, M.S. Heard, D.F. Henman, G.R. Edwards. Determinants of species richness in the Park Grass Experiment. *Am. Nat.*, 165 (2005), pp. 179-192”
- Davies DM, Graves JD, Elias CO, Williams PJ (1997) The impact of *Rhinanthus* spp. On sward productivity and composition: Implications for the restoration of species-rich grasslands. *Biol Conserv* 82:87–93.
- Davidson, E. A., Reis de Carvalho, C. J., Vieira, I. C., Figueiredo, R. D. O., Moutinho, P., Yoko Ishida, F., ... & Tuma Sabá, R. (2004). Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications*, 14, 150-163.
- Decleer, K., Bonte, D. & Van Diggelen, R. 2013. The hemipara- site *Pedicularis palustris*: “Ecosystem engineer” for fen-mea- dowrestoration. *Journal for Nature Conservation* 21: 65–71.
- Demey, A., De Frenne, P., Baeten, L., Verstraeten, G., Hermy, M., Boeckx, P. & Verheyen, K. 2015. The effects of hemipar- asitic plant removal on community structure and seedling establishment in semi-natural grasslands. *Journal of Vegeta- tion Science* 26: 409–420.
- Ehleringer J.R. & Marshall J.D. (1995) Water relations. In Press M.C. & Graves J.D.: *Par pl* Chapman & Hall London 125-140.
- Ehrlich, P. R. and Raven, P. H. (1964), BUTTERFLIES AND PLANTS: A STUDY IN COEVOLUTION. *Evolution*, 18: 586–608.

- Elser, J. J., Fagan, W. F., Denno, R. F., Dobberfuhl, D. R., Folarin, A., Huberty, A., ... Sterner, R. W. (2000). Nutritional Constraints in Terrestrial and Freshwater Food Webs. *Nature*, 408(November 30, 2000), 578–580.
- Ewald NC, John E a., Hartley SE (2011) Responses of insect herbivores to sharing a host plant with a hemiparasite: Impacts on preference and performance differ with feeding guild. *Ecol Entomol* 36:596–604.
- Feeny P. (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51:565–&. doi: 10.2307/1934037
- Foord S.H., Ferguson J.W.H., Van Jaarsveld A.S. (2003). Coleopteran assemblages in afro-montane grasslands reflect fine-scale variation in vegetation. *Environ. Entomol.* 32:797–806
- Grace, J.B., (1999). The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2, 1–28
- Gibson CC, Watkinson AR (1992) The Role of the Hemiparasitic Annual *Rhinanthus-Minor* in Determining Grassland Community Structure. *Oecologia* 89:62–68.
- Grulich V. (2012): Red list of vascular plants of the Czech Republic: 3rd edition. – *Preslia* 84: 631–645.
- Haddad N.M., Tilman D., Haarstad J., Ritchie M., Knops J.M.H. (2001). Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *Am. Nat.* 158:17–35
- Hartley S. E., Green J. P., Massey F. P., Press M. C. P., Stewart A. J. A. & John E. A. 2015: Hemiparasitic plant impacts animal and plant communities across four trophic levels. *Ecology* 96(9): 2408–2416.
- Hejcman, M., Hejcmanová, P., Pavlů, V. and Beneš, J. (2013), Origin and history of grasslands in Central Europe – a review. *Grass Forage Sci*, 68: 345–363.
- Hibberd JM, Quick WP, Press MC, et al (1999) Solute fluxes from tobacco to the parasitic angiosperm *Orobancha cernua* and the influence of infection on host carbon and nitrogen relations. *Plant, Cell Environ* 22:937–947.

- Chytrý M., Kučera T., Kočí M., Grulich V. & Lustyk P. (eds.) (2010): Katalog biotopů České republiky. Ed. 2. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Chytrý M., Dražil T., Hájek M., Kalníková V., Preislerová Z. (2015): The most species-rich plant communities in the Czech Republic and Slovakia (with new world records). *Preslia* 87: 217–278.
- Irving L.J. & Cameron D.D. (2009) You are what you eat: interactions between root parasitic plants and their hosts. *Adv Bot Res* 50: 87-138. Hibberd J.M., Jeschke W.D. (2001) Solute flux into parasitic plants. *J Exp Bot* 52:2043–2049.
- Janz N. (2011) Ehrlich and Raven Revisited: Mechanisms Underlying Codiversification of Plants and Enemies. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42:71–89. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102710-145024
- Jiang F., Jeschke W.D., Hartung W (2003) Water flows in the parasitic association *Rhinanthus minor* - *Hordeum vulgare*. *J Exp*
- Knapp A.K., Briggs J.M., Hartnett D.C., Collins SL, eds. (1998). *Grassland Dynamics: Long-Term Ecological Research in Tallgrass Prairie*. New York, NY: Oxford Univ. Press. 364 pp.
- Larsson, S., & Csiro, C. P. O. (1988). Leaf age and larval performance of the leaf beetle *Paropsis atomaria*. *Ecological Entomology*, 13(1), 19–24.
- LeBauer, D. S. and Treseder, K. K. (2008), Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89: 371–379.
- Lepš, J. and Těšitel, J. (2015), Root hemiparasites in productive communities should attack competitive host, and harm them to make regeneration gaps. *J Veg Sci*, 26: 407–408.
- Loranger, J., Meyer, S. T., Shipley, B., Kattge, J., Loranger, H., Roscher, C. and Weisser, W. W. (2012), Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures. *Ecology*, 93: 2674–2682.

- Ma, W., He, J.S., Yang, Y., Wang, X., Liang, C., Anwar, M., Zeng, H., Jang, J., Schmid, B., (2010). Environmental factors covary with plant diversity–productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecol. Biogeogr.* 19, 233–243
- Marko, M.D. & Stermitz, F.R. (1997) Transfer of alkaloids from *Delphinium* to *Castilleja* via root parasitism. Norditer- penoid alkaloid analysis by electrospray mass spectrometry. *Biochemical Systematics and Ecology*, 25, 279–285.
- Marvier M. (1998) A mixed diet improves performance and herbivore resistance of a parasitic plant. *Ecology* 79:1272–1280.
- Merunková K., Preislerová Z. & Chytrý M. (2012): White Carpathian grasslands: can local ecological factors explain their extraordinary species richness? *Preslia* 84: 311–325
- Murakami M., Yoshida K., Hara H., Toda M.J. (2005) Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: The importance of leaf quality. *Ecol Entomol* 30:521–531. doi: 10.1111/j.0307-6946.2005.00724.x
- Musselman, L. J., and M. C. Press. 1995. Introduction to parasitic plants. Pages 1–13 in M. C. Press and J. D. Graves, editors. *Parasitic plants*. Chapman & Hall, London, UK.
- Novotny V., Miller S.E., Baje L., Balagawi S., Basset Y., Cizek L., Weiblen G.D. (2010) Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant–herbivore food webs from a tropical forest. *J An Eco* 79(6): 1193-1203
- Pate JS. 1995. Mineral relationships of parasites and their hosts. In: Press, MC, Graves, JD, eds. *Par Pla* London UK: Chapman & Hall 80–102.
- Pasteels J.M., Rowell-Rahier M., Braekman J.C., Dupont A. (1983) Salicin From Host Plant As Precursor Of Salicylaldehyde In Defensive Secretion Of Chrysomeline Larvae. *Phys Ent* 8: 307-314.
- Pennings S.C., Callaway R.M. (2002). Parasitic plants: Parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia* 131: 479–489.”
- Phoenix G.K., Press M.C. (2005) Linking physiological traits to impacts on community structure and function: The role of root hemiparasitic *Orobanchaceae* (ex *Scrophulariaceae*). *J Ecol* 93:67–78.

- Prach K., Štech M. A Říha P.. Ekologie a rozšíření biomů na Zemi. Praha: Scientia, 2009, 151 s., [36] s. barev. obr. příl. Biologie dnes.
- Pywell R.F., Bullock J.M., Walker K.J., et al (2004) Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *J Appl Ecol* 41:880–887.
- Press M.C., Graves J.D., Stewart GR (1988) Transpiration and carbon acquisition in root hemiparasitic angiosperms. *J. Exp. Bot.* 39:1009–1014.
- Quested HM, Press MC, Callaghan T V, Cornelissen JHC (2002) The hemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities. *Oecologia* 130:88–95.
- Quested HM, Cornelissen JHC, Press MC, et al (2003) Decomposition of sub-arctic plants with differing nitrogen economies: A functional role for hemiparasites. *Ecology* 84:3209–3221.
- Rank N.E., Köpf A., Julkunen-Tiitto R, Tahvanainen J. (1998) Host preference and larval performance of the salicylate-using leaf beetle *Phratora vitellinae*. *Ecology* 79:618–631.
- Riopel JL & Timko M.P. (1995) Haustorial initiation and differentiation. Par Pla (eds MC Press & JD Graves) 39–79. Chapman & Hall, London.
- Rowntree J.K., Fisher Barham D., Stewart A.J. a, Hartley SE (2014) The effect of multiple host species on a keystone parasitic plant and its aphid herbivores. *Funct Ecol* 28:829–836.
- Sala O. (2001). Temperate grasslands. In *Global Biodiversity in a Changing Environment: Scenarios for the 21st Century*, ed. F Chapin, O Sala, EHuber-Sannvald, pp. 121–37. New York: Springer
- Seel W.E., Press M.C. (1993) Influence of the host on 3 sub-arctic annual facultative root hemiparasites. 1. Growth, mineral accumulation and aboveground dry-matter partitioning. *New Phytol* 125:131–138.

- Schädler, M., Roeder, M., Brandl, R., & Matthies, D. (2005). Is palatability of a root-hemiparasitic plant influenced by its host species? *Oecologia*, 146(2), 227–233.
- Schaffers A.P., Raemakers I.P., Sykora KV, Ter Braak CJF. (2008). Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology* 89:782–94
- Schoonhoven, L. M. (1982), Biological aspects of antifeedants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31: 57–69.
- Schoonhoven, L. M., Loon, J. J. a. Van, & Dicke, M. (2005). *Insect-Plant Biology*, 421.
- Slansky F & Scriber JM (1985) Food consumption and utilization. In *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology* (eds GA Kerkut & LI Gilbert). 4: 87- 163 Pergamon, New York
- Smith D. (2000). The population dynamics and community ecology of root hemiparasitic plants. *American Naturalist* 155: 13–23.
- Těšitel J., Lepš J., Vráblová M., Cameron D.D. (2011) The role of heterotrophic carbon acquisition by the hemiparasitic plant *Rhinanthus alectorolophus* in seedling establishment in natural communities: A physiological perspective. *New Phytol* 192:188–199.
- Těšitel, J., Těšitelová, T., Fisher, J. P., Lepš, J., & Cameron, D. D. (2015). Integrating ecology and physiology of root-hemiparasitic interaction: Interactive effects of abiotic resources shape the interplay between parasitism and autotrophy. *New Phytologist*, 205(1), 350–360.
- Těšitel J., Mládek J., Fajmon K., Blažek P., Mudrák O.(2017). Reversing expansion of *Calamagrostis epigejos* in a grassland biodiversity hotspot: hemiparasitic *Rhinanthus major* does better job than increased mowing intensity. *ARP Journal of Engineering and Applied Sciences*, 12(10), 3218–3221
- Tilman, D., Lehman, C.L., Thomson, K.T., (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 94, 1857–1861.
- Turlings T.C.J., Loughrin J.H., McCall P.J., Rose U.S.R., Lewis W.J., Tumlinson J.H. (1995) How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc Nat AcSci USA* 92: 4169–4174

- Visanuvimol, L., & Bertram, S. M. (2010). Dietary phosphorus availability influences female cricket lifetime reproductive effort. *Ecological Entomology*, 35(3), 386–395.
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z. and Chadwick, O. A. (2010), Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20: 5–15. doi:10.1890/08-0127.1
- Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J., & Pärtel, M. (2012). Plant species richness: The world records. *Journal of Vegetation Science*, 23(4), 796–802.

8 Rukopis článku

Leaf-chewer herbivory in a species-rich grassland: can herbivore selectivity be explained by leaf traits?

Jakub Těšitel^{1,2} & Markéta Tahadlová¹

¹ Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 1760, České Budějovice 370 05, Czech Republic

² Department of Botany and Zoology, Masaryk University, Kotlářská 267/2, 611 37 Brno, Czech Republic

Abstract

Herbivory is one of the principal ecological interactions in nature, which underlies energy and mass flow between primary producers and consumers. Herbivore pressure has a significant impact on plant communities while plants can conversely affect performance of herbivores through their functional traits. Classic studies relating herbivory and plant traits relied an artificial environment (cafeteria experiments) and or biodiversity-experiment setups. Field studies with real community context were only conducted in tropical rain forests.

To fill this gap, we conducted a comparative study assessing herbivory of 24 plant species co-occurring in a species-rich semi-natural grassland in White Carpathians, Czech Republic. We measured leaf damage caused by leaf chewing insects and analyzed leaf traits of young and mature leaves of the set of selected species. Redundancy analysis and phylogenetically informed regression identified that Ca concentration, C:N ratio, lignin, acid detergent fibre, and neutral detergent fibre significantly correlated with herbivore selectivity. Traits were rather tightly intercorrelated between young and mature tissue of the same species but traits of young leaves showed slightly tighter correlation with herbivory. Although differences in herbivory between plant species can partly be attributed to their functional traits, unique combinations of traits and/or special adaptations as well as unique events in deep phylogeny (graminoids vs. “forbs”) may play important roles in determining the herbivory pattern in natural communities.

Introduction

Herbivory is an ecological interaction between plants, the primary producers, and their animal consumers. Among the animal consumers, insect herbivores contribute substantially to global biodiversity given their enormous biomass and taxonomic diversity. Insect-plant coevolution promoted herbivory as an important selective factor inducing changes in plant physiology and fitness (Loranger et al. 2012; Deraison et al. 2015), plant community composition, succession and evolution (Deraison et al. 2015).

Energy flows between primary producers and consumers in foodwebs are primarily constrained by differential ratios of primary macronutrients (C: N: P) in plant and animal biomass, which limits growth-efficiency of herbivores (Elser et al. 2000). Furthermore, herbivores in grasslands may be limited by deficiency of other nutrients such as K, Na, and Mg (Joern et al. 2012). However, palatability of plant biomass for herbivores is related also to other properties than just nutrient concentration. In particular, leaf functional traits, such as leaf dry matter content (LDMC), specific leaf area (SLA), leaf longevity, and content of lignin and chemical defense compounds showed significant correlations with herbivory (Schädler et al. 2005; Whitfeld et al. 2012). Leaf chemical composition and other functional traits may vary with the leaf age, which may affect herbivore selectivity (Basset 1991; Sankaran & McNaughton 2003). For example, young leaves of trees, like Oak *Quercus robur* or Black Booyong *Argyrodendron actinophyllum* are richer in nutrients and display higher water content and lower toughness than mature leaves (Feeny 1970; Basset 1991).

The interaction between insect herbivores and plants may be approached from various perspectives. Analyses relating vegetation properties and herbivore community density, species composition, and diversity focus on the broader ecosystem scale (Deraison et al. 2015); while quantification of the interaction between individual plant species and the herbivore community may provide insight into the underlying mechanisms. Herbivore preference for particular plant species may be studied in experiments where individual insect species are given choice to feed on a pool of plant species (cafeteria experiment; e.g. (Pálková & Lepš 2008; Le Gall & Behmer 2014)). This approach provides an exact comparison of preferences of given herbivore species

but its artificial controlled-condition context may hamper scaling up the results to processes in real communities. Another option is to quantify leaf damage inflicted to individual plant species by the herbivore community in the context of real ecosystem. The resulting variable called herbivore selectivity integrates not only direct effects of the traits of given species but also other community properties and processes (e.g. plant community composition and abundance of individual plant species, composition and long-term diet requirements of local herbivore community). The resulting species-specific values of selectivity based on either approach may be subsequently related to plant functional traits to identify which of these characteristics are associated with significant quantitative patterns in herbivory. Recent literature is dominated either by experiments conducted in controlled environment (e.g. laboratory) or herbivore community analyses either in natural ecosystems (Joern et al. 2012) or mono/polyspecific patches in plant diversity experiments (Loranger et al. 2013; Loranger et al. 2014). Field studies quantifying herbivory in natural ecosystems mostly focused on tropical forests (Basset 1991; Whitfeld et al. 2012), but are largely missing in species-rich temperate grasslands.

Here, we quantified herbivore selectivity of insect leaf-chewer community in a species-rich semi-natural grassland. Leaf chewer selectivity should be rather tightly associated with the leaf properties as they consume the whole biomass and do not select only some components such as sap suckers (Coley et al. 2006). Placing the study in a species rich grassland allowed us to conduct a comparative study relating species specific-selectivity of herbivores with species traits for which reasonably high number of species is required. We tested the following hypotheses: i. Feeding selectivity of herbivore community differs between individual plant species. ii. Herbivore selectivity depends on leaf physical and chemical traits and iii. Leaf chemical traits differ between juvenile and mature leaves, which may be significant for herbivory prediction.

Materials and Methods

Study site

The study was conducted in the Čertoryje National Nature Reserve, White Carpathians (Bílé Karpaty) Protected Landscape Area, Czech Republic. The Reserve is mainly formed by regularly mown dry to mesic meadows with a mosaic occurrence of single or grouped trees or

small forests (Jongepierová 2008). As the one of the most valuable grassland reserves in the Czech Republic, White Carpathians keep the record the high species richness at small spatial scale with occurrence of many rare and protected plant and arthropod species.

Field sampling and herbivory measurement

Leaf material was sampled in the 47 randomly chosen 0.3 m x 0.3 m quadrats located within a homogeneous meadow patch (COORDINATES?) in late May 2016. The leaves were sorted into species in the field and were stored in plastic bags with a piece of humid filter paper. Consumption of whole leaves by herbivores was noted in the field and used in quantification of herbivory (see below). First, fresh leaf mass was weighted immediately after the transport of the samples to laboratory. Large samples were subsequently reduced in size by random selection of leaves, and these subsamples were weighted again to identify fraction of the subsample within the whole sample. Mass of entirely consumed leaves was estimated as a mean leaf mass of another subsample of intact leaves of the same species in given quadrat. Secondly, we scanned the fresh leaf (sub)samples on a flat-bed scanner at 600 dpi resolution to determine leaf area, dried them at 80°C and weighted them to determine dry mass.

Scanned leaf area was subsequently processed in Adobe Elements 2.0, where we retouched only that parts of leaves which were evaluated as obviously damaged by insect chewers. Later, both – original and reconstructed leaf area (in mm²) - were quantified from the raster images in R program (CITACE). Quantified leaf area served for computing herbivory damage rate (=biomass eaten) and together with fresh leaf weight, served also for computing specific leaf area (SLA).

Functional leaf traits

Additional leaf material was collected for leaf chemical trait analysis from plants occurring in the whole meadow patch where the herbivory samples were taken. Two leaves were collected from each of at least 10 individuals per plant species. The leaf samples were collected in mid-May 2017, i.e. in the growth season following the herbivory quantification. This allowed us to capture the characteristics of both young and mature leaf tissues since leaves of both ages are available in mid-May time. Young leaves of most species were not available at the time of

herbivory sampling (i.e. late May). We presumed young leaf traits to be important since the herbivory occurs predominantly on young tissue, while being best manifested on mature leaves.

The leaf samples were dried at 80°C and grinded on Mixer Mill MM 400 (Retch, Germany) and stored in desiccator to be used in subsequent nutrient analyses. We used Near Infrared Spectroscopy (NIRS) to determine content of following components in leaf biomass: carbon (C), calcium (Ca), magnesium (Mg), nitrogen (N), neutral detergent fibres (NDF), acid detergent lignin (ADL) and acid detergent fibres (ADF). Spectra analysis of samples were carried out on SpectraStar NIR spectrometer (Unity Scientific, USA) at the Institute of Landscape Ecology, Westfälische Universität Münster, Germany. To develop robust calibration models, applicable to a wide range of samples, we used the diverse spectral calibrating sets (composed by laboratory-archived analyses based on both NIRS and chemical digestion).

Data analysis

Trait values collected from young and mature leaves were analyzed by a series of paired t-tests. These tested null hypotheses that there is no difference in mean trait value between young and mature leaves.

We converted the data on leaf area to leaf biomass by dividing the area by SLA of the corresponding sample. This was done to keep comparable scales for leaf amounts (total and eaten by herbivores) and the chemical traits of leaves which were determined as concentrations per dry leaf biomass unit. We computed sums of leaf biomass eaten by herbivores and total leaf biomass for each species across all sampling quadrats. Sums of eaten biomass were subsequently used in a linear model testing the relationship between these two variables.

Selectivity of herbivore community for plant species (hereafter herbivore selectivity) were computed for each plant species at each quadrat as a differences between measured amount of eaten biomass and its value expected if the selectivity of herbivores were equivalent between

species (i.e. amount of eaten biomass was only dependent on biomass of given species at a given plot)

We computed expected value of herbivory for species i at plot j as:

$$Hexp_{i,j} = \text{biomass total}_{i,j} \times \text{biomass eaten}_j / \text{total biomass}_j ,$$

where $Hexp$ is expected herbivory, $\text{biomass total}_{i,j}$ is total leaf biomass of species i at plot j (corresponding to reconstructed leaf area), biomass eaten_j is the sum of leaf biomass eaten at plot j and total biomass_j is total leaf biomass of studied species at plot j (corresponding to reconstructed leaf area).

Herbivore selectivity ($Hsel_{i,j}$) was computed as:

$$Hsel_{i,j} = \text{biomass eaten}_{i,j} - Hexp_{i,j}$$

Means and confidence intervals of herbivore selectivity were computed for each species across all sampling plots. The mean values were subsequently used a predictor in a redundancy analysis with leaf functional traits as a multivariate response. This reverse approach (analogous to a discriminant analysis) allows testing the relationship between a single continuous variable and a set of possibly intercorrelated variables, i.e. herbivory selectivity and leaf traits, respectively. Overall significance of the relationship between selectivity and traits was tested by a Monte-Carlo permutation test of the single constrained RDA axis. Subsequently, we performed pairwise tests between herbivory selectivity and leaf traits using a series of generalized least square models with selectivity as a response and individual traits as predictors. Two types of models were fitted – ordinary GLS models assuming independent errors and phylogenetically informed GLS considering phylogenetic relationships among species. The underlying phylogenetic tree containing exclusively the studied plant species was extracted from a large phylogeny of Central European plants (Durka & Michalski 2012) adapted for Czech flora (Lososová et al. 2015). The resulting p-values were adjusted by false discovery rate approach (Benjamini & Hochberg 1995) due to multiple parallel testing,

Results

Paired t-tests identified pronounced significant increase of Ca and Mg concentration between young and mature leaves, while concentrations of ADF, NDF, C and N were significantly higher in mature than in young leaves (Table 1). No significant differences were found in other traits (Table 1). Values of all chemical leaf traits were significantly positively correlated between the young and mature leaves. Very tight correlations ($r^2 > 0.8$) were identified for Ca, NDF and ADL. By contrast, the correlations were rather moderate ($r^2 \sim 0.5$) in nitrogen related traits (N, C:N ratio).

Table 1. Mean values of functional traits (in percent biomass) in young (Y) and mature (M) tissue. Paired t-tests comparing the Y vs. M trait values and Pearson correlation between Y and M values are presented.

Trait	Mean Y	Mean M	paired-t	p	M-Y	Rel.diff (%)	r ²	p
ADF	22.35	20.33	-4.09	< 0.001	-2.03	-9.07	0.49	< 0.001
ADL	7.56	7.34	-1.51	0.144	-0.23	-3.03	0.81	< 0.001
C	45.39	44.80	-2.87	0.009	-0.59	-1.31	0.74	< 0.001
Ca	1.25	1.38	5.19	< 0.001	0.13	10.55	0.91	< 0.001
Mg	0.27	0.32	4.18	< 0.001	0.05	17.44	0.65	< 0.001
NDF	39.25	35.64	-4.05	< 0.001	-3.61	-9.19	0.89	< 0.001
N	2.74	2.46	-2.13	0.045	-0.28	-10.20	0.54	< 0.001
C:N	18.09	18.94	1.17	0.254	0.85	4.68	0.53	< 0.001

The amount of species leaf biomass consumed across all sampling plots was positively dependent on the total leaf biomass of respective species (Fig. 1). However, this dependence was not very tight, explaining only *ca* 20% of herbivory. There were significant differences in herbivore selectivity among species. Significantly positive selectivity was detected for *Chamaecytisus virescens*, *Inula salicina*, *Plantago lanceolata*, *Potentilla alba* and *Rhinanthus major* (Fig. 2). In contrast, *Bromus erectus*, *Carex montana*, *Elymus hispidus* and *Molinia arundinacea* were significantly avoided by herbivores (Fig. 2).

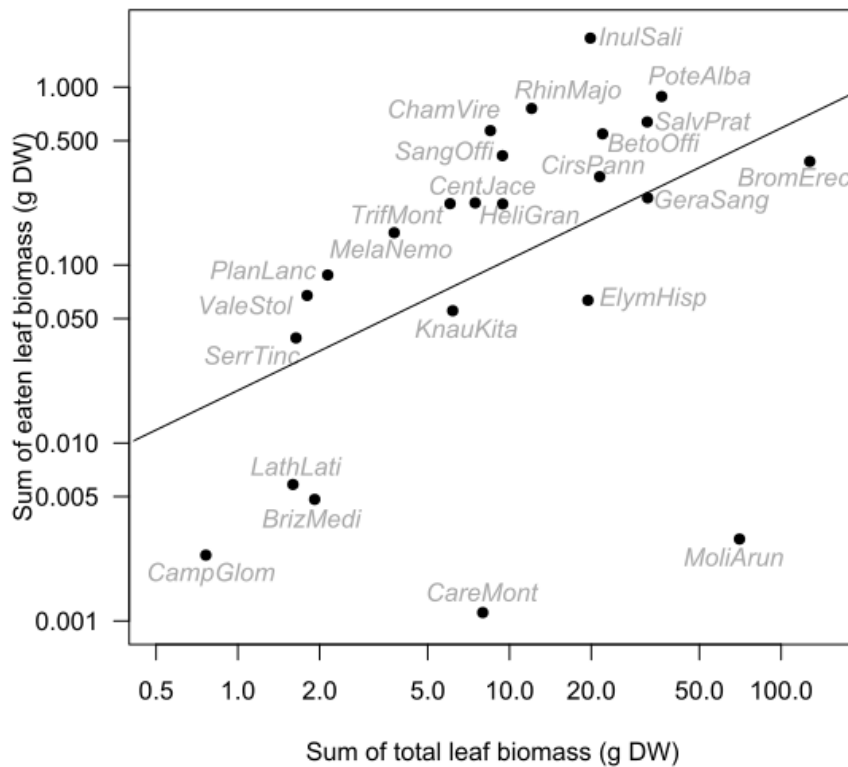


Fig. 1. Scatterplot displaying the dependence of leaf biomass eaten by leaf-chewer herbivores on total leaf biomass summed by species across all sampling plots. The regression line is based on a linear regression model: $r^2 = 0.178$, $F_{1,22} = 5.97$, $p = 0.023$. Note the log scale of both axes.

Herbivore selectivity was significantly associated with leaf traits of plant species (Fig. 3). There was a tight association with a group of inter-correlated traits containing Ca concentration and leaf fibre composition parameters. Of these, Ca and ADL were positively associated with herbivore selectivity, while NDF and ADF were associated negatively. Young-leaf parameters (CaY, ADLY, NDFY) displayed significant correlations in both model types, while the others (CaM, ADLM, NDFM, ADFM but also ADFY) were only significant if phylogeny was ignored. Nitrogen concentration-related parameters were the other set of traits displaying significant, albeit less distinct, association with herbivore selectivity. The C:N ratio in young leaves (CNY) was negatively associated in the non-phylogenetic model. N concentration and C:N ratio in mature leaves (CNM) were significantly positively and negatively correlated with herbivory selectivity in the phylogenetic model, respectively.

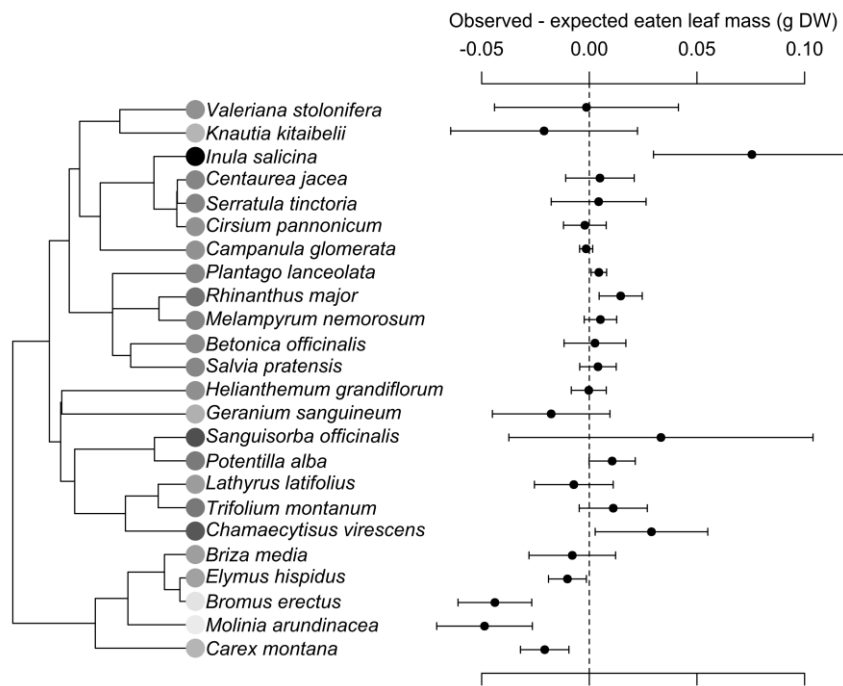


Fig. 2. Phylogeny of plant species under study and their corresponding herbivore selectivity (difference between observed and expected herbivory under the expectation of biomass-proportional herbivory). Grey-gradient (light grey less than expected, dark grey more than expected) symbols on the tree tips correspond to the mean selectivity values presented by points on the right side of the figure. Error bars indicate 95%-confidence intervals. Dashed line indicates the zero-expectation that consumed leaf biomass is proportional to leaf biomass of given species.

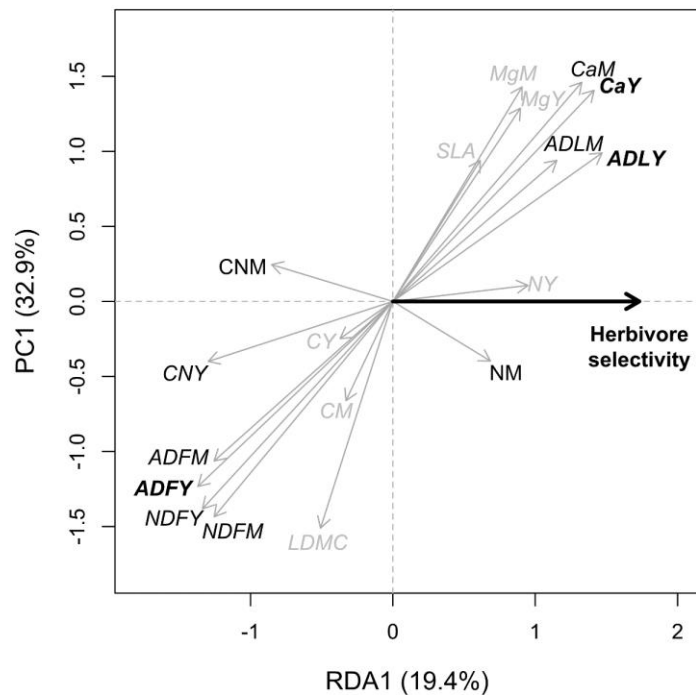


Fig 3. Redundancy analysis ordination plot displaying relationship between herbivore selectivity and leaf functional traits (including their inter-correlations). Monte-Carlo permutation test of the constrained axis: pseudo- $F_{1,22} = 5.28$; $P = 0.002$). Significant pairwise correlation between traits and herbivore selectivity is indicated by black fonts. Italic, plain and bold italic indicate significant correlation ($P < 0.05$ with FDR P -value adjustment) in models ignoring phylogeny, considering phylogeny and both model types, respectively. Traits displayed in grey did not display significant pairwise correlation with herbivore selectivity.

Discussion

We identified significant correlates of leaf-chewer herbivore selectivity for individual plant species. The most tightly correlated trait was calcium concentration and fibre parameters tightly intercorrelated with herbivore damage. Calcium concentration was itself identified as a predictor of leaf tissue palatability in a few studies (Joern et al. 2012) and is associated with leaf pH, which was also suggested as a determinant of leaf palatability (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). The RDA analysis (Fig. 3) identified a strong correlation between calcium and magnesium content pointing indeed to the role of pH to which tissue concentrations of these cations largely contribute. Apart from this, Ca and Mg concentrations displayed correlations with other traits usually recognized over broad datasets, i.e. positive correlation with SLA and

negative correlation with C:N ratio and LDMC (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Ca and Mg concentrations were also strongly correlated with fibre components. From this perspective, it is remarkable that ADL, i.e. lignin concentration was significantly positively associated with herbivory. However, the lignin content is comparatively low in the current dataset (Gilhaus et al. 2014). In addition, lignin tends to display low concentration in grasses (Gilhaus et al. 2014) which were generally avoided by the leaf chewers (Fig. 2). Finally, the RDA also identified a negative correlation between herbivore selectivity and C:N ratio in leaf biomass, a pattern observed quite frequently in other studies (usually quantified by simple nitrogen concentration; Joern et al. 2012; Loranger et al. 2012). Interestingly, correlation between herbivore selectivity and SLA and LDMC, traits frequently used for large-scale prediction of herbivore preference or abundance in communities (Pálková & Lepš 2008; Deraison et al. 2015) were not associated with herbivore selectivity at all.

Trait values were moderately to tightly correlated between young and mature leaf tissue. That would suggest using just mature leaf traits as predictors for herbivory since that allows standardized trait recording protocols to be followed (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). It is however remarkable that herbivore selectivity itself was more tightly correlated with young tissue traits. This may reflect the fact the leaf-chewer insects consume young tissue and select their food based on its actual properties.

There is an additional aspect of herbivore selectivity or plant-herbivore interaction in general; beyond that attributable to plant functional traits. The amount of leaf biomass eaten by herbivores is distributed very unevenly among plant species. *Inula salicina* itself provides almost 25% of food to leaf-chewer herbivores in the community despite not being a dominant species. Although the high selectivity for this species is reflected in the functional trait analyses, the single species has just made one point in the analysis. Therefore, its significance as the dominant food for the leaf-chewer herbivore community is unlikely to be fully acknowledged. The high quality of *Inula salicina* leaf tissue is probably based on a combination of several aspects – it certainly has favourable biomass chemistry but also it is a fast growing prominent species easily recognizable e.g. by ovipositing insects. It is also clonal (Klimešová & de Bello 2009) with multiple shoots providing abundant resource for herbivores at one place. Finally, it regrows rather well after meadow mowing, which means that it is available for the herbivores for most of the growth season. However, significance of such combination of traits cannot be tested formally as it is a rather singular phenomenon. Another singularity present in the current dataset is represented by the contrast between graminoids, which largely differ from “forbs”

(i.e. non-graminoid plants) in herbivore selectivity and also functional traits. Graminoids evolved only once in the angiosperm evolution and while the phylogenetic relationships themselves cannot explain the pattern of herbivore selectivity (that would render the phylogenetic GLS models relating herbivore selectivity with traits non-significant), it is clear that the functional traits are strongly structured phylogenetically. Another interesting pattern can be identified in the difference between two hemiparasitic species in the dataset. *Rhinanthus major* belongs among the most selected species as would be expected for a hemiparasite with nutrient-rich and easily digestible leaf biomass (Quested et al. 2003; Schädler et al. 2005). By contrast, closely related *Melampyrum nemorosum* with similar traits was largely avoided. That may be caused by frequent visitation of the flowering *M. nemorosum* specimens by ants which showed aggressive behavior towards the herbivores such as caterpillars (own field observation).

In summary, herbivory seems to be influenced by many aspects ranging from community structure (dominance of individual species) and functional traits of plants which determine food quality to singular events (both evolutionary and ecological) effects of which is difficult to quantify. The effects of these singularities are likely rather pronounced. In comparative studies such as this presented here, they can be at least partly identified and interpreted. However, recent use of community aggregated trait metrics (Ibanez et al. 2013; Deraison et al. 2015) hinders their identification. As a result, results of such studies may produce conclusions lacking universal applications as the identified patterns may be produced by a single species.

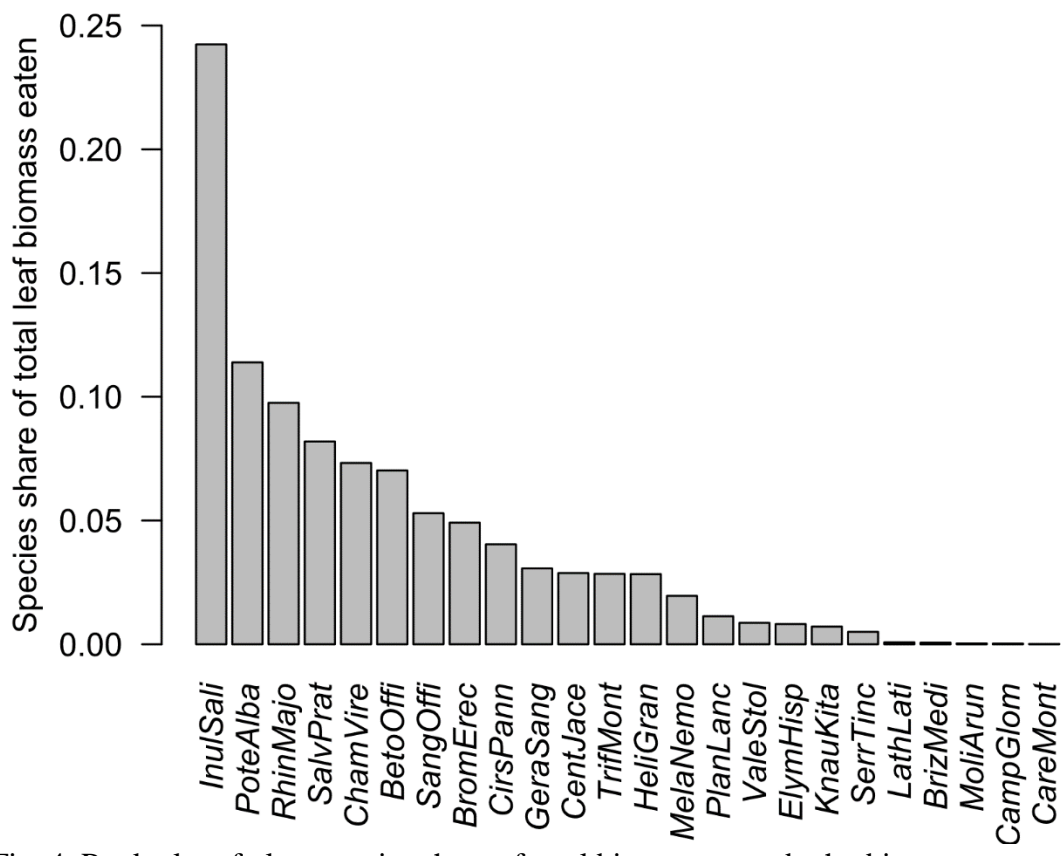


Fig. 4. Rank plot of plant species share of total biomass eaten by herbivores across all sampling plots. Full names of the plant species are shown in Fig. 2.

Acknowledgements

We thank Pavel Fibich for help with quantification of herbivory based on raster images. We are grateful to Norbert Hölzel and his colleagues at the Münster University for help with functional trait analyses and for valuable discussions on the manuscript. Petr Blažek and other colleagues helped in the field. The study was permitted by Bílé Karpaty Protected Landscape Area administration.

References

- Basset, Y. 1991. Influence of Leaf Traits on the Spatial Distribution of Insect Herbivores Associated with an Overstorey Rainforest Tree. *Oecologia* 87: 388–393.
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. 1995. Controlling the False Discovery Rate : A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 57: 289–300.
- Coley, P.D., Bateman, M.L., & Kursar, T.A. 2006. The Effects of Plant Quality on Caterpillar Growth and Defense against Natural Enemies on caterpillar and defense of plant The effects growth quality against enemies natural. *Oikos* 115: 219–228.
- Deraison, H., Badenhäusser, I., Loeuille, N., Scherber, C., & Gross, N. 2015. Functional trait diversity across trophic levels determines herbivore impact on plant community biomass. *Ecology Letters* 18: 1346–1355.
- Durka, W., & Michalski, S.G. 2012. Daphne: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses. *Ecology* 93: 2297.
- Elser, J.J., Fagan, W.F., Denno, R.F., Dobberfuhl, D.R., Folarin, a, Huberty, a, Interlandi, S., Kilham, S.S., McCauley, E., Schulz, K.L., Siemann, E.H., & Sterner, R.W. 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* 408: 578–580.

- 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.
- Le Gall, M., & Behmer, S.T. 2014. Effects of protein and carbohydrate on an insect herbivore: the vista from a fitness landscape. *Integrative and comparative biology* 54: 942–954.
- Gilhaus, K., Stelzner, F., & Hölzel, N. 2014. Cattle foraging habits shape vegetation patterns of alluvial year-round grazing systems. *Plant Ecology* 215: 169–179.
- Ibanez, S., Manneville, O., Miquel, C., Taberlet, P., Valentini, A., Aubert, S., Coissac, E., Colace, M.P., Duparc, Q., Lavorel, S., & Moretti, M. 2013. Plant functional traits reveal the relative contribution of habitat and food preferences to the diet of grasshoppers. *Oecologia* 173: 1459–1470.
- Joern, A., Provin, T., & Behmer, S.T. 2012. Not just the usual suspects: Insect herbivore populations and communities are associated with multiple plant nutrients. *Ecology* 93: 1002–1015.
- Klimešová, J., & de Bello, F. 2009. CLO-PLA: The database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science* 20: 511–516.
- Loranger, J., Meyer, S.T., Shipley, B., Kattge, J., Loranger, H., Roscher, C., & Weisser, W.W. 2012. Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures. *Ecology* 93: 2674–2682.
- Loranger, J., Meyer, S.T., Shipley, B., Kattge, J., Loranger, H., Roscher, C., Wirth, C., & Weisser, W.W. 2013. Predicting invertebrate herbivory from plant traits: Polycultures show strong nonadditive effects. *Ecology* 94: 1499–1509.
- Loranger, H., Weisser, W.W., Ebeling, A., Eggers, T., De Luca, E., Loranger, J., Roscher, C., & Meyer, S.T. 2014. Invertebrate herbivory increases along an experimental gradient of grassland plant diversity. *Oecologia* 174: 183–193.

- Lososová, Z., Šmarda, P., Chytrý, M., Purschke, O., Pyšek, P., Sádlo, J., Tichý, L., & Winter, M. 2015. Phylogenetic structure of plant species pools reflects habitat age on the geological time scale. *Journal of Vegetation Science* 26: 1080–1089.
- Pálková, K., & Lepš, J. 2008. Positive relationship between plant palatability and litter decomposition in meadow plants. *Community Ecology* 9: 17–27.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., De Vos, a. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Ter Steege, H., Van Der Heijden, M.G. a, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, a. C., Aquino, S., & Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Quasted, H.M., Press, M.C., & Callaghan, T. V. 2003. Litter of the hemiparasite *Bartsia alpina* enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. *Oecologia* 135: 606–14.
- Sankaran, M., & McNaughton, S.J. 2003. Terrestrial Plant-Herbivore Interactions: Integrating Across Multiple Determinants and Trophic Levels. In van der Maarel, E. & Franklin, J. (eds.), *Vegetation Ecology*, pp. 233–259. John Wiley & Sons, Chichester.
- Schädler, M., Roeder, M., Brandl, R., & Matthies, D. 2005. Is palatability of a root-hemiparasitic plant influenced by its host species? *Oecologia* 146: 227–33.
- Whitfield, T.J.S., Novotny, V., Miller, S.E., Hreck, J., Klimes, P., & Weiblen, G.D. 2012. Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology* 93: 211–222.

NÁLEŽITOSTI PRO PREZENTACI PUBLIKACE VE STAGU

Bibliografické údaje:

Těšitel J. & Tahadlová M. (2017) Leaf-chewer herbivory in a species-rich grassland: can herbivore selectivity be explained by leaf traits? Mgr. Thesis, in English, – 15p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Stav publikace v procesu vedoucím k publikaci:

Publikace bude odeslána do vědeckého časopisu během jednoho měsíce.

Prohlášení studenta o podílu na publikaci:

Na publikaci jsem se podílela přibližně z 40 %. Měla jsem podíl na sběru dat v terénu a provedení analýz v laboratoři a práci jsem pomáhala svému školiteli a prvoautorovi článku sepsat.

8 Přílohy

Příloha 1: Tabulka charakteristik půdy.

Lokalita	Poloparazit	pH	P-PO4	LOI	N	Ca	Mg	K	Na
CMA	<i>M. nemorosum</i>	5.83	5.513	14.99	4566.695	3125.75	226.50	193.41	9.30
CEM	<i>R. major</i>	5.57	4.129	12.17	2992.517	2166.58	205.95	374.03	4.68
CMI	<i>R. minor</i>	6.01	3.794	21.21	6055.715	4125.75	212.50	122.45	9.61
HUP	<i>R. major</i>	5.95	3.812	12.83	3942.013	2774.50	199.30	184.45	4.40
HUS	<i>R. major</i>	5.97	5.877	9.58	4064.825	1926.67	165.93	190.01	4.18
JAZ	<i>M. nemorosum</i>	6.91	4.791	20.86	6625.153	6144.75	394.76	114.15	17.75
KAZ	<i>R. minor</i>	5.81	17.908	11.2	2934.778	2647.00	167.50	261.99	5.86
KOR	<i>R. alectorolophus</i>	5.91	11.435	11.58	3186.29	2768.50	174.23	156.15	10.26
LES1	<i>R. alectorolophus</i>	7.25	42.147	10.75	3111.946	5802.67	186.13	114.85	6.22
LES2	<i>R. minor</i>	7.27	156.317	11.2	4627.744	4057.67	180.33	101.85	8.54
MACH1	<i>M. nemorosum</i>	6.68	4.365	16.61	4394.5764	3180.50	212.52	143.90	17.86
MACH2	<i>M. nemorosum</i>	6.43	3.257	18.21	6394.201	3288.50	228.55	133.10	9.29
MVP	<i>R. minor</i>	6.74	10.121	13.49	3650.213	4764.00	230.98	406.84	4.57
MVS	<i>R. minor</i>	6.81	9.442	11.03	5737.164	4770.50	271.98	283.76	4.46
NLH	<i>R. minor</i>	6.40	33.276	9.56	2636.945	3151.35	150.07	242.22	3.83
SNH	<i>R. alectorolophus</i>	6.15	11.36	9.36	2663.467	2089.50	133.78	186.26	4.58
STV	<i>R. alectorolophus</i>	6.32	30.169	11.7	3521.607	3472.88	214.73	189.18	7.14
SUCHS	<i>R. alectorolophus</i>	8.09	9.394	12.75	4774.43	11217.50	516.95	115.30	39.41
SUJ	<i>R. minor</i>	7.83	7.557	12.76	2982.12	8840.50	148.10	270.74	5.18
SUM	<i>R. minor</i>	5.76	18.877	9.67	2413.737	2373.00	200.90	277.73	5.60
VPO	<i>R. major</i>	7.55	9.922	16.32	3919.451	7499.50	422.55	384.13	5.76
ZLM	<i>M. nemorosum</i>	6.43	10.564	21.6	7453.63	6415.50	257.95	124.55	24.84
ZLR	<i>R. minor</i>	5.94	9.466	15.08	4974.247	3701.25	213.90	131.40	13.84
ZNP	<i>R. minor</i>	5.68	12.956	8.56	2205.947	1359.38	148.57	170.48	6.03
ZPN	<i>M. nemorosum</i>	5.85	5.45	9.13	3460.365	1822.25	206.05	150.25	6.64
ZPR	<i>R. minor</i>	5.99	10.679	7.34	2537.204	1562.25	119.35	141.60	8.15

Příloha 2: Seznam nalezených druhů Červeného seznamu České Republiky (Grulich 2012).

Druh	Status	Druh	Status
Anthericum ramosum	C4a	Laserpitium latifolium	C3
Astragalus danicus	C3	Lilium martagon	C4a
Carex flava s. str.	C4a	Listera ovata	C4a
Carex montana	C4a	Ononis arvensis	C3
Centaurea triumphetii	C3	Orobanche lutea	C3
Cirsium pannonicum	C3	Peucedanum cervaria	C4a
Clematis recta	C3	Potentilla alba	C3
Crepis praemorsa	C2b	Prunella grandiflora	C3
Dorycnium herbaceum	C3	Pulmonaria mollis	C3
Gladiolus imbricatus	C2b	Rosa gallica	C3
Helianthemum grandiflorum	C1r	Thalictrum lucidum	C3
Chamaecytisus virescens	C3	Thesium linophyllon	C3
Inula hirta	C3	Veronica teucrium	C4a
Knautia kitaibelii	C4a		

Příloha 3: Vysvětlivky k tabulce v příloze 4.

Zkratka	Latinsky	česky
AUCH	Auchenorrhyncha	mšice
COL	Coleoptera	brouci
COLLE	Collembola	chvostokoci
DIP	Diptera	dvoukřídlí
HETE	Heteroptera	ploštice
HYME	Hymenoptera	blanokřídlí
LEP	Lepidoptera	motýli
ORTH	Orthoptera	rovnokřídlí
STE	Sternorrhyncha	křísi
THY	Thysanoptera	třásnokřídlí

Příloha 4: Záznam o abundanci jedinců v jednotlivých hmyzích skupinách.

Locality	AUCH	COLE	COLL	DIP	HETE	HYME	LEPI	ORTHO	STE	THYSA
CEM	15.00	1.00	0.00	8.00	6.00	1.00	42.00	0.00	2.00	1.00
CMA	20.00	2.00	0.00	0.00	10.00	1.00	19.00	2.00	15.00	2.00
CMI	18.00	1.00	0.00	1.00	10.00	0.00	9.00	0.00	32.00	5.00
HUP	1.00	0.00	0.00	6.00	3.00	0.00	9.00	1.00	2.00	13.00
HUS	149.00	3.00	1.00	51.00	4.00	2.00	7.00	2.00	23.00	6.00
JAZ	8.00	2.00	6.00	2.00	27.00	0.00	27.00	2.00	8.00	0.00
KAZ	9.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	24.00	0.00	107.00	0.00
KOR	17.00	6.00	1.00	2.00	5.00	0.00	55.00	1.00	42.00	3.00
LES1	21.00	2.00	3.00	4.00	6.00	0.00	46.00	0.00	124.00	2.00
LES2	324.00	0.00	0.00	1.00	2.00	0.00	7.00	0.00	149.00	3.00
MACH1	42.00	1.00	4.00	0.00	3.00	0.00	12.00	0.00	1.00	0.00
MACH2	17.00	2.00	2.00	7.00	8.00	0.00	23.00	0.00	1.00	2.00
MVP	59.00	3.00	0.00	1.00	4.00	0.00	7.00	0.00	2.00	2.00
MVS	25.00	2.00	0.00	0.00	3.00	0.00	6.00	0.00	12.00	26.00
NLH	41.00	2.00	2.00	0.00	0.00	0.00	9.00	0.00	48.00	0.00
SNH	5.00	1.00	0.00	6.00	5.00	0.00	48.00	0.00	27.00	3.00
STV	15.00	1.00	0.00	2.00	5.00	0.00	26.00	0.00	20.00	14.00
SUCHS	12.00	0.00	1.00	0.00	1.00	0.00	18.00	0.00	1.00	1.00
SUJ	67.00	4.00	2.00	0.00	2.00	0.00	2.00	0.00	9.00	0.00
SUM	31.00	2.00	2.00	0.00	11.00	0.00	6.00	0.00	105.00	5.00
VPO	75.00	12.00	0.00	0.00	52.00	0.00	8.00	1.00	7.00	4.00
ZLM	10.00	1.00	2.00	4.00	11.00	1.00	24.00	6.00	3.00	0.00
ZLR	16.00	0.00	2.00	0.00	1.00	0.00	9.00	0.00	6.00	0.00
ZNP	55.00	0.00	1.00	5.00	18.00	1.00	4.00	1.00	74.00	6.00
ZPN	5.00	1.00	7.00	0.00	8.00	1.00	6.00	1.00	8.00	3.00
ZPR	15.00	5.00	1.00	2.00	6.00	0.00	8.00	0.00	36.00	6.00

Příloha 3: Pokryvnosti rostlin zaznamenané Braun-Blanquetovským škálováním.

Druh	CMA	CME	CMI	HUP	HUS	JAZ	KAZ	KOR	LES1	LES2	MACH1	MACH2	MVP	MVS	NLH	SNH	STV	SUCHS	SUJ	SUM	VPO	ZLM	ZLR	ZNP	ZPN	ZPR
<i>Acer negundo juv</i>																			r		r					
<i>Acer pseudoplatanus juv</i>										r																
<i>Acinos arvensis</i>																			r							
<i>Aegopodium podagraria</i>							1					+														
<i>Agrimonia eupatoria</i>							+											+	+	r	+					
<i>Agrostis capillaris</i>			+		+																					
<i>Achillea millefolium</i>	+	+	r		+		+	+	+	+	+	+	r		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Ajuga reptans</i>				+				+				+	r	1					+		+	+				
<i>Alchemilla sp.</i>					+			+		+												+			+	
<i>Allium scorodoprasum</i>														r												
<i>Alopecurus pratensis</i>			+		r			1	+	+				+			1						+			
<i>Anthericum ramosum</i>	+																									
<i>Anthriscus sylvestris</i>				1	r	r					+		r	r		+									r	r
<i>Antoxantum odoratum</i>	+	+	+	1	+		1			1			+	+	+		+	+				+		2a	2m	2a
<i>Arabis hirsuta</i>		+								r		r	r						+							
<i>Arenaria serpyllifolia</i>																						r				
<i>Arrhenaterum elatior</i>	+	1			+		+	1	+	1	1	1	+	2b	2b	+	+	+	+		2m	+		+	2m	1
<i>Asperula tinctoria</i>												1														
<i>Astragalus danicus</i>	+																			+						
<i>Astragalus glycyphyllos</i>																						r				
<i>Astrantia major</i>						1						+											+			
<i>Avenula pratensis</i>			+	+		1		1	1			+	+	2m		2a	3					1	+	1		2a
<i>Avenula pubescens</i>																			+							
<i>Betonica officinalis</i>	1	1	1								2m	+	+							+	+	2m	1			
<i>Brachypodium pinnatum</i>	1	+	+		+	2a					1	2a	1		1					2b	+	+				
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+	+			1					+	+															
<i>Briza media</i>	+	+		+													2m								+	
<i>Bromus erectus</i>	3	2a	3			2a			1		2m	2b	4	2m	2a				2a	2a		2b	1	2b		

Druh	CMA	CME	CMI	HUP	HUS	JAZ	KAZ	KOR	LES1	LES2	MACH1	MACH2	MVP	MVS	NLH	SNH	STV	SUCHS	SUJ	SUM	VPO	ZLM	ZLR	ZNP	ZPN	ZPR
<i>Bromus hordeus</i>							+		+	1			+								+					
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	+	2m																								
<i>Campanula patula</i>				r						+					r						r			r		
<i>Campanula rapunculoides</i>																			1							
<i>Campanula trachelium</i>														r												
<i>Carduus crispus</i>							+																			
<i>Carex caryophylla</i>	+																				r	+				
<i>Carex flacca</i>																					+					
<i>Carex flava s. str.</i>				+																						
<i>Carex hirta</i>							+	r																		
<i>Carex montana</i>	2a	2b										+			1								+			
<i>Carex pallescens</i>				+	1																				+	
<i>Carex panicea</i>					1																					
<i>Carex pilosa</i>					1																					
<i>Carex sylvatica</i>				+																						
<i>Carex tomentosa</i>				+	r	1						1								+	r	+				
<i>Carlina acaulis</i>					r																					
<i>Carum carvi</i>				r	r					+																
<i>Centaurea jacea</i>	1		1	2a	2a	r	2b	2b			2m	+					2a		+	+	+	1	1	2b		2m
<i>Centaurea scabiosa</i>		r													r											
<i>Centaurea stenolepis</i>									+	1	+															+
<i>Centaurea triumphetii</i>		r																								
<i>Cerastium brachypetalum</i>													+													
<i>Cerastium holosteoides</i>								r		+	r	+	r				+	+						+	+	
<i>Cirsium arvense</i>									1	+			r	+	+	+	r				r					+
<i>Cirsium canum</i>							+	1													r	r				
<i>Cirsium pannonicum</i>	+	+	r								1											+				
<i>Cirsium rivulare</i>				2m																						
<i>Clematis recta</i>			+			r																				

Druh	CMA	CME	CMi	HUP	HUS	JAZ	KAZ	KOR	LES1	LES2	MACH1	MACH2	MVP	MVS	NLH	SNH	STV	SUCHS	SUJ	SUM	VPO	ZLM	ZLR	ZNP	ZPN	ZPR	
<i>Coeloglossum viride</i>							+																				
<i>Colchicum autumnale</i>			+	2b		2a						2a		r							+	2m	1		r		
<i>Convolvulus arvensis</i>											r		1												+	+	
<i>Cornus sanguinea juv</i>																				r		1					
<i>Crataegus sp. Juv</i>	+	+	+		+			+		+	+		+	+				+	+	+	+		r		r	+	
<i>Crepis praemorsa</i>			r																								
<i>Cruciata glabra</i>	+	+	+	+	+	+						+											+				
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>				+																							
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	1	+	+	2m	+	+	1	1	1	+	+	1	1	1	+	1	+	1	2m	1	+	+	1	1	
<i>Daucus carota</i>								+			+		+		+	+	+	+		+			+	r		+	
<i>Dianthus carthusianorum</i>	+	+																									
<i>Dorycnium herbaceum</i>																						+					
<i>Elymus hispidus</i>												+															
<i>Elymus repens</i>						+			r		r				+		+				+						
<i>Equisetum palustre</i>				+																							
<i>Eryngium campestre</i>																					r						
<i>Euphorbia cyparissias</i>	+	+																			+						
<i>Euphorbia esula</i>													+														
<i>Euphorbia virgata</i>																						+					
<i>Festuca pratensis</i>		+	1			1	1	+	1	1	+	+		+	2m	1			2a	1	2a	1		1	1	1	+
<i>Festuca rubra</i>	1	1	1			1		2a		1	1	1	1	1		1			2a	2m	+	1	1	2b	2b	1	2a
<i>Festuca rupicola</i>	+										2m		+	2a					1	1		1					
<i>Filipendula vulgaris</i>	1	+	1	+	+	1				+	+												+	1			
<i>Fragaria moschata</i>					r							+															
<i>Fragaria viridis</i>	+		+				1						1		1					+		3	+			r	
<i>Fraxinus excelsior juv</i>									r												r	+					
<i>Galium album</i>				1			2m	1	1	1	1		+	2m	1	+	2a	2a				+				1	
<i>Galium aparine</i>																										r	
<i>Galium boreale</i>			+			+		1					1									+					

Druh	CMA	CME	CMi	HUP	HUS	JAZ	KAZ	KOR	LES1	LES2	MACH1	MACH2	MVP	MVS	NLH	SNH	STV	SUCHS	SUJ	SUM	VPO	ZLM	ZLR	ZNP	ZPN	ZPR
<i>Galium pumilum</i>	+	+									+					+	+									
<i>Galium verum</i>	+	+				+					1	+		r	1			+	+	+	+	1				
<i>Genista tinctoria</i>	+	+																								
<i>Gentiana cruciata</i>																						+				
<i>Geranium pusillum</i>																										
<i>Geranium sanguineum</i>	+	2m	+			1						1										+	1	+		
<i>Geum urbanum</i>																										
<i>Gladiolus imbricatus</i>																										
<i>Helianthemum grandiflorum</i>	+	+									+	+														
<i>Heracleum sphondylium</i>				+										+			+									r
<i>Hieracium densiflorum</i>	+																									
<i>Holcus lanatus</i>		r	+	1	1	+	2b	2a	+		r	r		r	+	1				+		+		1		+
<i>Hypericum maculatum</i>	+																									
<i>Hypericum perforatum</i>		r						+		+					+	+						+		+		
<i>Chaerophyllum aromaticum</i>				+	2m																			1	1	r
<i>Chamaecytisus virescens</i>	1	+																				+				
<i>Inula hirta</i>	1	+																								
<i>Inula salicina</i>	+		2b			3						2m	1		2m			+		3	2a	3	+			
<i>Juncus inflexus</i>				1																						
<i>Knautia a???</i>																										
<i>Knautia arvensis</i>																										
<i>Knautia arvensis agg</i>																										+
<i>Knautia kitaibelii</i>	+	+									2a	1	+									+				
<i>Koeleria pyramidalis</i>	+		+																							
<i>Laserpitium latifolium</i>												r														
<i>Lathyrus latifolius</i>	+	+							+	+			1													
<i>Lathyrus niger</i>	+	+																								
<i>Lathyrus pratensis</i>				2m	+	+	1	+	1		+	1		1	1	+	+				1	+	+		1	
<i>Lathyrus tuberosus</i>														r			+	+								

Druh	CMA	CME	CMI	HUP	HUS	JAZ	KAZ	KOR	LES1	LES2	MACH1	MACH2	MVP	MVS	NLH	SNH	STV	SUCHS	SUJ	SUM	VPO	ZLM	ZLR	ZNP	ZPN	ZPR	
<i>Leontodon autumnale</i>									+	+									1								
<i>Leontodon hispidus</i>	+	+	+		2a			1	+		1		1	1	2m	2b	1	2m							2b	1	+
<i>Leucanthemum vulgare</i>				+				1	2a	2m	+			1		1	2b		1	+	+	+	+	+	2m	1	
<i>Lilium martagon</i>												r											+				
<i>Linum catharticum</i>				r															r								
<i>Listera ovata</i>			+	r	r							r		r													
<i>Lolium perene</i>										r																	
<i>Lotus corniculatus</i>	1	+	1	+	1	1	+	+	+	1		+		+		+	+	1	1	+	+	+	+	1	1	1	
<i>Luzula campestris</i>	+	+	+	+	+			+		r	+					+								r	+	r	
<i>Lychnis flos-cuculi</i>																					+						
<i>Lysimachia vulgaris</i>				r																							
<i>Medicago lupulina</i>			+	+			2m				+	1			1	+	1	2m	+	2m	1						
<i>Melampyrum nemorosum</i>		1	2m			2m					2a	1											3	r		2a	
<i>Molinia arundinacea</i>		1				1																	2m				
<i>Myosotis arvensis</i>									1	1			+				+	1					+				
<i>Myosotis ramosissima</i>													+														
<i>Myosotis sylvatica</i>										r												+					
<i>Nardus stricta</i>				+	+																				+		
<i>Onobrychis viciifolia</i>															r	+		r				+					
<i>Ononis arvensis</i>											1	r															
<i>Onopordum acanthium</i>																							+				
<i>Origanum vulgare</i>								r															+				
<i>Ornithogalum kochii</i>						r																					
<i>Orobanche lutea</i>																				+							
<i>Pastinaca sativa</i>								+					r				+	+	r	r						r	
<i>Peucedanum cervaria</i>	+	+	1			1					r	+											+				
<i>Phyteuma spicatum</i>				r	+												1	r								1	1
<i>Pimpinella major</i>					+					+															+		
<i>Pimpinella saxifraga</i>													+														

<i>Plantago lanceolata</i>	1	1	1	1	1	1	+	2a	1	1	+	+	+	1	2b	1	+	+	2b	1	r	2m	1	2m	2b
<i>Plantago major</i>			+						r							r						+			
<i>Plantago media</i>			r	+					2b	1			1	1	+	1		+	r		+				
<i>Poa palustris</i>								+																	
<i>Poa pratensis</i>		+	+			1			+	1	+	1	1	1		+	1	+	+	1	+			+	+
<i>Polygonum odoratum</i>											r														
<i>Populus nigra juv.</i>																									+
<i>Potentilla alba</i>	2b	2b	3						2a	3										2b	3				
<i>Potentilla anserina</i>							+																		
<i>Potentilla erecta</i>			+	+																					
<i>Potentilla heptaphylla</i>										r	+														
<i>Potentilla reptans</i>					+												+	1			r	r			
<i>Primula veris</i>		1	+	+	+	1	+	+	+	1		1m		2m	3	+	+					+	+	1	+
<i>Prunella grandiflora</i>	+											+													+
<i>Prunella vulgaris</i>		+	1	1	+	+		r	+	+	+										+		+		
<i>Prunus domestica juv</i>						r								+							1		1		
<i>Pulmonaria angustifolia</i>	r	+									+														+
<i>Pulmonaria mollis</i>								+		1															
<i>Pyrus communis juv</i>																							r	r	
<i>Quercus robur juv</i>	+																				r				
<i>Ranunculus acris</i>			+	+	1	+	1		1	2a	+	r		1	+	1		+			+			1	
<i>Ranunculus auricomus</i>						+	+		+	+		+													+
<i>Ranunculus polyanthemos</i>		r	1	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		1	+	+
<i>Ranunculus repens</i>																	r								
<i>Rhamnus cathartica juv.</i>	r																								
<i>Rhinanthus alectrolophus</i>								2a	3	+							2a	2b	2b						
<i>Rhinanthus major</i>	+	r		2b	2b																			1	
<i>Rhinanthus minor</i>	r		+	r			2b	+	+	1	+			1	2m	1				+	1	1	+		2a
<i>Rosa canina</i>							r																		

Druh	CMA	CME	CMI	HUP	HUS	JAZ	KAZ	KOR	LES1	LES2	MACH1	MACH2	MVP	MVS	NLH	SNH	STV	SUCHS	SUJ	SUM	VPO	ZLM	ZLR	ZNP	
<i>Rosa canina juv</i>	r	r			+			+			r					+	+	+	+		1			r	
<i>Rosa gallica</i>													+												
<i>Rubus caesius</i>																	+		+		1				
<i>Rumex acetosa</i>		+		+	+	+	+	+	r	1	+	r	+		+	+	+				+	+	+	+	
<i>Rumex crispus</i>							r																		
<i>Salix caprea juv.</i>																r									
<i>Salvia pratensis</i>	1	+										+	2a							1					
<i>Sanguisorba minor</i>																				+					
<i>Sanguisorba officinalis</i>		1	+			1		1		+	+	+											+		
<i>Scirpus sylvaticus</i>				1																					
<i>Scorsonera hispanica</i>												r													
<i>Securigera varia</i>						+					r	+								+					
<i>Senecio jacobaea</i>							+															+			
<i>Silene inflata</i>		+																							
<i>Solidago virgata</i>											+														
<i>Stachys sylvatica</i>				+																					
<i>Stellaria graminea</i>					+																r				+
<i>Symphytum -nové</i>																						+			
<i>Symphytum officinale</i>															r										
<i>Tanacetum corymbosum</i>	+	+									+	+													
<i>Tarraxacum officinale</i>		+	+	r	+	+	+	+	1	1			r	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Thalictrum lucidum</i>												+												+	
<i>Thesium linophyllum</i>	1	+									+														
<i>Tragopogon arvensis</i>					+																				
<i>Tragopogon orientalis</i>						+											+								+
<i>Tragopogon sp.</i>											r	r				1								r	
<i>Trifolium ???</i>																					+				
<i>Trifolium alpestre</i>	2m	1								+	r					+									
<i>Trifolium campestre</i>													+	+					+						

Druh	CMA	CME	CFI	HUP	HUS	JAZ	KAZ	KOR	LES1	LES2	MACH1	MACH2	MVP	MVS	NLH	SNH	STV	SUCHS	SUJ	SUM	VPO	ZLM	ZLR
<i>Trifolium dubium</i>		+							r	+							+			+			
<i>Trifolium medium</i>					2a				2m										1				
<i>Trifolium montanum</i>	+	+	1	+	+	+		2b	2m	+	+	+	+				1					+	
<i>Trifolium pratense</i>				2m	+	+	2a		+		+	r	+	2m	+	1	1	1	+	2m		+	1
<i>Trifolium repens</i>				1	2m		2m			2a				+	+	+	+	2m		2m			1
<i>Trifolium rubens</i>		+																					
<i>Trisetum flavescens</i>	+	1	1	2a	2a	1	1		+	2b		1	1	2a	2a	1	1	1		1	+	1	
<i>Valeriana collina</i>						+	2b				+	1			+					r		1	
<i>Veronica arvensis</i>									r	+			r				+	+		r			r
<i>Veronica chamaedrys</i>		+		1	+			1	1	2m	+	+	r	1	2m	1	2b			1	1	1	
<i>Veronica officinalis</i>		+			r																		
<i>Veronica serpyllifolia</i>																	r						
<i>Veronica teucrium</i>											+											1	
<i>Vicia angustifolia</i>															2m			1		2m	r		
<i>Vicia cracca</i>				+										+	+		+	+	+		1		+
<i>Vicia cracca agg.</i>		1	+																				
<i>Vicia sativa</i>													+	1									
<i>Vicia sepium</i>									+	2b							+						
<i>Vicia tenuifolia</i>												+											
<i>Vicia tetrasperma</i>											r												
<i>Viola canina</i>	+	2m	+					r															
<i>Viola hirta</i>	1	2m	+	r							2m	+	+			+			r		+	+	
<i>Viola hirta</i>	1	2m	+	r							2m	+	+			+			r		+	+	

Příloha 4: Abundance sebraného hmyzu se záznamem o poloparazitovi a lokalitě (reference: Tab I. a příloha 3)

Locality	Plant	ALE_LOE	APH_PAL	CEL_LAC	CNE_ASS	CNE_INC	CNE_PAS	PER_ALB	TOR_VIR	XAN_MON	XYL_EXS	LEP_GS1	LEP_GS2	LEP_GS3	LEP_GS5
CEM	M.NEMO	1	0	0	10	0	6	0	2	0	0	0	0	0	0
CMA	R.MAJ	0	0	0	6	0	6	0	0	0	0	0	0	1	0
CMI	R.MIN	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
HUP	R. MAJ	0	0	0	7	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
HUS	R.MAJ	0	2	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
JAZ	M.NEMO	0	0	0	14	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
KAZ	R.MIN	0	0	0	15	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
KOR	R.ALEC	0	0	0	11	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
LES1	R.ALEC	0	0	0	12	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
LES2	R.MIN	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH1	M.NEMO	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH2	M.NEMO	0	0	2	7	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
MVP	R.MIN	0	0	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1
MVS	R.MIN	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
NLH	R.MIN	0	0	0	8	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
SNH	R.ALEC	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
STV	R.ALEC	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
SUM	R.MIN	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VPO	R. MAJ	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
ZLM	M.NEMO	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
ZNP	R.MIN	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
ZPN	M.NEMO	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZPR	R.MIN	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Locality	Plant	PHI_SPU	APH_ALN	LEP_COL	HAN_FLA	VER_ABD	ALL_COM	GRA_VEN	CIC_VIR	AGA_BRA	MEG_SCA	APH_SP	EUS_INC	CER_SAN	NEO_CAM
CEM	M.NEMO	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMA	R.MAJ	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
CMI	R.MIN	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HUP	R. MAJ	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
HUS	R.MAJ	135	4	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
JAZ	M.NEMO	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
KAZ	R.MIN	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
KOR	R.ALEC	9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LES1	R.ALEC	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LES2	R.MIN	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH1	M.NEMO	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
MACH2	M.NEMO	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MVP	R.MIN	57	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MVS	R.MIN	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
NLH	R.MIN	49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SNH	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
STV	R.ALEC	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
SUM	R.MIN	29	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
VPO	R. MAJ	147	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
ZLM	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0
ZNP	R.MIN	48	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
ZPN	M.NEMO	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
ZPR	R.MIN	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Locality	Plant	DOL_BAC	CAP_GOT	PER_STR	PLA_CHR	SPI_SAX	MEG_REC	GLO_FUL	CAR_PUR	ADO_BIG	PAL_PRA	LEP_DOL	DER_RUB	MET_ORI	SCI_MIC
CEM	M.NEMO	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMA	R.MAJ	0	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1
CMI	R.MIN	0	1	1	3	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
HUP	R.MAJ	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
HUS	R.MAJ	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
JAZ	M.NEMO	1	0	0	20	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0
KAZ	R.MIN	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
KOR	R.ALEC	0	0	0	3	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
LES1	R.ALEC	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LES2	R.MIN	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH1	M.NEMO	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
MACH2	M.NEMO	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
MVP	R.MIN	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
MVS	R.MIN	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
NLH	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SNH	R.ALEC	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
STV	R.ALEC	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
SUM	R.MIN	1	0	0	6	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
VPO	R.MAJ	1	2	0	43	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
ZLM	M.NEMO	1	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZNP	R.MIN	1	0	0	12	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
ZPN	M.NEMO	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZPR	R.MIN	2	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Locality	Plant	HAL_AP T	EUR_S P	POL_UN I	HAL_RU F	ORT_RU F	AEL_AC U	STA_GS P	BRU_S P	BRU_LU T	GEN_CA R	STA_AS S	PHY_CR U	GRA_TR I	COR_GI B
CEM	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMA	R.MAJ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMI	R.MIN	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
HUP	R. MAJ	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
HUS	R.MAJ	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
JAZ	M.NEMO	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
KAZ	R.MIN	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
KOR	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2
LES1	R.ALEC	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
LES2	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH1	M.NEMO	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
MACH2	M.NEMO	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MVP	R.MIN	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
MVS	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
NLH	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SNH	R.ALEC	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
STV	R.ALEC	0	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
SUM	R.MIN	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
VPO	R. MAJ	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
ZLM	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZNP	R.MIN	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZPN	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
ZPR	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Locality	Plant	EUS_OVU	LAM_PER	MON_BRE	PHY_HOR	MAL_SP	TRO_HIR	OLI_BIM	SCY_FRO	BRA_AEN	MOR_BRE	MOR_HOL	ANA_FRO	LON_KUT	LON_LUR
CEM	M.NEMO	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMA	R.MAJ	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMI	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HUP	R.MAJ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HUS	R.MAJ	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
JAZ	M.NEMO	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
KAZ	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
KOR	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LES1	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
LES2	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH1	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH2	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MVP	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
MVS	R.MIN	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
NLH	R.MIN	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
SNH	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
STV	R.ALEC	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
SUM	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
VPO	R.MAJ	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	1	0	0	0
ZLM	M.NEMO	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZNP	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZPN	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZPR	R.MIN	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Locality	Plant	KAT_PED	COC_GSP	OTI_LIR	HYP_MIL	PHY_FL A	PHY_VAR	RHO_CRI	CEC_GSP	CHL_GS1	HEL_GSP	PLA_SEM	MUS_GS1	MUS_GS2	SYR_GSP
CEM	M.NEMO	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMA	R.MAJ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMI	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
HUP	R. MAJ	0	0	0	0	0	1	21	0	0	0	0	1	0	0
HUS	R.MAJ	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0
JAZ	M.NEMO	2	1	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0
KAZ	R.MIN	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
KOR	R.ALEC	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
LES1	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2
LES2	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
MACH1	M.NEMO	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH2	M.NEMO	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MVP	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MVS	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NLH	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SNH	R.ALEC	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	6
STV	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
SUM	R.MIN	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
VPO	R. MAJ	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
ZLM	M.NEMO	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZNP	R.MIN	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0
ZPN	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
ZPR	R.MIN	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Locality	Plant	HYB_GS1	SMI_VIR	SMI_MAC	HET_CLA	ORC_SP	TET_SP	PSE_NAG	ISO_KRA	LEP_ALB	ACR_GSP	OMO_VIR	CHR_DIS	MET_ROE	BRA_GS1
CEM	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CMA	R.MAJ	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
CMI	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
HUP	R.MAJ	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
HUS	R.MAJ	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
JAZ	M.NEMO	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
KAZ	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
KOR	R.ALEC	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
LES1	R.ALEC	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LES2	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH1	M.NEMO	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH2	M.NEMO	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MVP	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MVS	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NLH	R.MIN	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SNH	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
STV	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SUM	R.MIN	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
VPO	R.MAJ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
ZLM	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	2	1	2	0	0	0	1	0
ZNP	R.MIN	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
ZPN	M.NEMO	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0
ZPR	R.MIN	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Locality	Plant	BRA_GS2	MYM_GSP	PLA_GSP	EUL_GS1	EUL_GS2	PTE_GSP	ICH_GSP	TEN_GSP
CEM	M.NEMO	1	0	0	0	0	0	0	0
CMA	R.MAJ	0	0	0	0	0	1	0	0
CMI	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0
HUP	R. MAJ	0	0	0	0	0	0	0	0
HUS	R.MAJ	0	0	1	0	1	0	0	0
JAZ	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0
KAZ	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0
KOR	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	1	0
LES1	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0
LES2	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH1	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0
MACH2	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	0
MVP	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0
MVS	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0
NLH	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0
SNH	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0
STV	R.ALEC	0	0	0	0	0	0	0	0
SUM	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0
VPO	R. MAJ	0	0	0	0	0	0	0	0
ZLM	M.NEMO	0	0	0	1	0	0	0	0
ZNP	R.MIN	0	1	0	0	0	0	0	0
ZPN	M.NEMO	0	0	0	0	0	0	0	1
ZPR	R.MIN	0	0	0	0	0	0	0	0