

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Tamara Dudlová

Reakce rostlin na okus jelenovitými a důsledky pro další okus

Plant responses to deer browsing and the consequences for further browsing

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Barbora Lepková

Praha, 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 4. 5. 2022

Podpis

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat své školitelce Barboře Lepkové za její trpělivost a ochotu při vedení mé bakalářské práce. Děkuji také Jitce Klimešové za všechny rady k psaní nejen odborného textu.

Abstrakt (česky)

Práce se zabývá interakcí rostlin a herbivorů, konkrétně jelenovitých přežvýkavců. Hlavní otázkou práce je, zda (a případně jak) změny navozené v rostlinách okusem ovlivňují pravděpodobnost dalšího okusu. Na otázku jsem se pokusila odpovědět pomocí rešerše publikované literatury.

Rostliny se vyrovnávají s okusem tolerancí (kompenzačním růstem), nebo rezistencí (produkcí obranných chemických sloučenin). Převažující reakce je dána primárně životní strategií rostliny. U dospělých dřevin a trav převažuje tolerance, u mladých dřevin a širolistých bylin rezistence. U rezistentních rostlin se po okusu zvyšuje obsah fenolických látek a snižuje obsah celulózy, tolerantní druhy reagují opačně. Právě obsahy těchto látek, které jsou negativně korelované, jsou klíčové pro výběr potravy jelenovitými.

Velké druhy jelenovitých obecně preferují rostliny s větším množstvím celulózy, kterou jsou schopni efektivně trávit. Menší druhy preferují rostliny s nižším obsahem celulózy a s vyšší koncentrací jednoduchých cukrů. Tyto výživnější rostliny jsou před okusem chráněny fenolickými látkami, které jsou menší druhy jelenovitých schopny efektivněji neutralizovat.

Otázkou opakovaného okusu těchto rostlin se zabývá jen několik studií a jejich výsledky nejsou jednoznačné. Další studie zahrnující více faktorů a provedené jednotnou metodikou jsou pro poznání problému nezbytné.

Klíčová slova: jelenovití, velcí herbivoři, okus, zpětná vazba, životní strategie, ekologická interakce, trade-off, ekologie rostlin

Abstract (English)

The bachelor thesis focuses on the interaction of plants and herbivores, specifically deer. The main question is if (and possibly how) the changes induced in the plants by deer browsing affect the probability of re-browsing. I tried to answer the question by reviewing published literature.

Plants respond to browsing by tolerance (compensatory growth) or resistance (production of defensive chemical compounds), depending on the plant's life strategy. Tolerance prevails in adult woody plants and grasses; resistance prevails in young woody plants and forbs. In resistant plants, browsing increases the content of phenolic substances and decreases the cellulose content, while tolerant species react in the opposite way. It is the contents of these substances, which are negatively correlated, that are key to food selection by deer.

Large species of deer generally prefer plants with more cellulose, which they are able to digest efficiently. Smaller species prefer plants with lower cellulose content and higher concentration of simple sugars. These more nutritious plants are protected from browsing by phenolic substances, which smaller deer species are able to neutralize more effectively.

Only a few studies have addressed the issue of re-browsing of the same plants, and their results are ambiguous. Further studies taking multiple factors into account and performed using a uniform methodology are necessary.

Keywords: cervid, large herbivore, browsing, feedback loop, life history, ecological interaction, trade-off, plant ecology

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Reakce rostlin na herbivorii	3
2.1. Životní strategie.....	4
2.1.1. Fenologie; rychlé a pomalé druhy	5
2.2. Chemické složení	6
2.2.1. Poměry prvků	6
2.2.2. Organické látky – primární metabolity.....	7
2.2.3. Organické látky – sekundární metabolity	8
2.3. Morfologie.....	9
3. Specifika jelenovitých herbivorů	10
3.1. Základní strategie: spásači & okusovači	10
3.1.1. Chemické složení potravy	11
3.1.2. Vliv sezóny na výběr potravy	13
3.2. Parohy.....	13
3.3. Výběr optimální potravy	14
3.4. Vliv sousedních rostlin.....	14
3.5. Vliv skupiny zvířat	15
4. Zpětná vazba	16
4.1. Zpětná vazba v krajině	16
4.2. Zpětná vazba u jednotlivců.....	17
5. Diskuse.....	19
6. Závěr	21
Zdroje	22

1. Úvod

Rostliny a herbivoři mají dlouhou historii koevoluce. Na rozdíl od abiotických podmínek, kterým se teoreticky dá přizpůsobit, organismy na změny odpovídají vlastními adaptacemi, tj. v případě herbivorie se u rostlin vyvíjejí znaky omezující herbivorii a současně u herbivorů vznikají adaptace k těmto znakům. Toto vzájemné přizpůsobování je dobře známé na úrovni fylogeneze, tj. vzniku nových druhů a vyšších skupin, uplatňuje se ale i v průběhu života jednotlivých organismů. Zvláště významné jsou tyto fenotypové změny u rostlin, jejichž přisedlý způsob života vyžaduje plastické přizpůsobení okolním podmínkám (Schlichting, 1986). V této práci se zaměřím na reakce rostlin na okus jelenovitými přežvýkavci a jejich důsledky pro další okus.

Většina studií týkajících se interakce rostlin a herbivorů je provedena na hmyzu a jiných malých bezobratlých. Poznatky o interakci s velkými herbivory, zejména kopytníky, jsou pak většinou získány na několika málo druzích domácích přežvýkavců, častěji v kontextu zemědělství než ekologie. Jelenovití mají přitom v mírném pásu severní polokoule zásadní vliv na krajinu, obzvlášť při současném růstu jejich populací. Hlavním faktorem určujícím výskyt jelenovitých je právě dostupnost potravy (Bobrowski *et al.*, 2020; Tajchman *et al.*, 2018).

V České republice jsou původní jelen evropský (*Cervus elaphus*) a srnec obecný (*Capreolus capreolus*) (Anděra & Horáček, 2005), kteří se mezi sebou výrazně liší potravními strategiemi (Hofmann, 1989). Kromě toho je ve volné přírodě běžný sika (*Cervus nippon*), blízce příbuzný jelena pocházející z Asie, a daněk (*Dama dama*), původní pravděpodobně v jižní Evropě (Anděra & Horáček, 2005). Vzácněji se vyskytují rovněž losi (*Alces alces*) a američtí jelenci (*Odocoileus spp.*) (Anděra & Horáček, 2005), na nichž byla provedená velká část zde zmiňovaných studií.

Hlavním důvodem, proč informace o domácích kopytnících nelze zobecnit na jelenovité, jsou rozdíly v potravních strategiích a s tím související selektivita (Hofmann, 1989). Jelenovití jsou obecně spíše „okusovači“ než „spásači“ a potravu si vybírají na úrovni jednotlivých rostlin i jejich částí, důsledkem čehož je odlišný vliv na složení vegetace (Bergvall *et al.*, 2006).

Vliv má okus i na jednotlivé rostliny. Vlastnosti, které se u rostlin mění v reakci na okus, jsou současně vlastnostmi, podle nichž si jelenovití rostliny k okusu vybírají. Musí tedy existovat zpětná vazba, v jejímž důsledku jsou rostliny následkem okusu více, nebo naopak méně náchylné k dalšímu okusu (Stolter, 2008). Přímou touto zpětnou vazbou se překvapivě zabývá jen několik studií. V této práci se pokusím shrnout známé informace o interakci rostlin a

jelenovitých, odvodit z nich hypotézy, jak by mohla zpětná vazba vypadat, a srovnat je s výsledky těchto studií.

2. Reakce rostlin na herbivorii

Rostliny od svého vzniku čelily herbivorům, k nimž se až relativně nedávno přidali i obratlovci, a během stamilionů let koevoluce vyvinuly různé způsoby, jak se s herbivorií vyrovnat. Mezi jednotlivými strategiemi je zpravidla *trade-off* – tj. situace, kdy zlepšení v jednom ohledu znamená zhoršení v jiném, například investice zdrojů do chemické obrany omezí růst. Organismus si tedy musí „vybrat“, kterou cestou se vydá.

Obranu proti herbivorům můžeme rozdělit na mechanickou, která obnáší strukturní a morfologické změny, a chemickou – zejména produkci specializovaných sekundárních metabolitů. Chemické odezva je oproti morfologické rychlá a reverzibilní; někteří autoři tak mluví u rostlin přímo o chování srovnatelném s chováním živočichů (Metlen *et al.*, 2009). Příkladem morfologických adaptací jsou povrchové struktury jako ostny, trny nebo trichomy. I jejich exprese se může měnit u jednotlivých rostlin podle potřeby, např. simulovaný okus indukuje zvýšenou tvorbu ostnů u bylin rodu *Argemone* (čeleď *Papaveraceae*) (Hoan *et al.*, 2014). Některé adaptace se nacházejí na pomezí chemické a mechanické obrany, například rafidy (Hartmann, 2008) – ostré krystalky oxalátu vápenatého, účinné proti kopytníkům, plžům i hmyzu (Ward *et al.*, 1997). Ještě rozšířenější jsou fytolity – krystaly oxidu křemičitého, typické zejména pro trávy, jejichž tvrdé, abrazivní listy pak rovněž odrazují široké spektrum herbivorů – zatím však nebyly blíže zkoumány ve vztahu k volně žijícím kopytníkům (Hartley & DeGabriel, 2016). Zranění způsobená trny s sebou nesou riziko infekce patogenními mikroorganismy, které se podle některých autorů dokonce nacházejí na trnech ve větší míře než na zbytku povrchu rostliny (Halpern *et al.*, 2007); stejný efekt by mohly mít už zmíněné mikroskopické ostré krystaly (Lev-Yadun & Halpern, 2019). Spekuluje se dokonce o mutualistické interakci mezi rostlinami a bakteriemi patogenními pro herbivory (Halpern *et al.*, 2007).

Jiným způsobem, jak se s herbivorií vyrovnat, je ji do jisté míry tolerovat a místo obranných látek a struktur investovat do kompenzací ztrát rychlým růstem. I to lze nakonec považovat za způsob morfologické obrany: zejména u větších dřevin má na atraktivitu pro velké herbivory vliv jejich habitus. Jelen evropský preferenčně okusuje rostliny ve výšce, která odpovídá kohoutkové výšce zvířete (van Beeck Calkoen *et al.*, 2019), v menší míře také preferuje rozvětvené rostliny s více vrcholy (Renaud *et al.*, 2003). Větší stromy jsou schopny herbivora „přerůst“ – například smrk (*Picea sitchensis*) při okusu jelencem pokračuje v růstu směrem

nahoru a když se jeho vrchol dostane nad hranici okusu, v růstu výrazně zrychlí, i když mu jelenec dál okusuje postranní větve. Této hranice při kontinuálním okusu většina smrků dosáhne přibližně za třináct let, zatímco neokusovaní jedinci za pět (Vila *et al.*, 2002). Smrky pod a nad hranicí okusu se vzájemně neliší obsahem terpenů, které jsou hlavními ochrannými metabolity jehličnanů – jejich koncentrace závisí spíše na genotypu stromu než na vnějších disturbancích (Duncan *et al.*, 2001). Z jehličnanů s nižší kapacitou pro obnovu (tj. menším množstvím záložních pupenů), jako je *Thuja plicata*, „přerostou“ okusovače ty s genetickými dispozicemi pro efektivnější chemickou obranu (Vila *et al.*, 2002).

Rozdílné reakce rostlin na herbivorii se dají vysvětlit jejich odlišnými životními strategiemi, vyplývajícími z prostředí a životních forem.

2.1. Životní strategie

V kontextu interakce s herbivory se rostliny dělí na funkční typy, které příliš neodpovídají fylogenetickému rozdělení. Pro velké herbivory má smysl dělit semenné rostliny na dřeviny a byliny. Dřeviny se dělí na listnaté a jehličnaté, zvlášť se také studují mladé rostliny ve vegetativní fázi, ekologicky i morfologicky bližší bylinám (Haukioja & Koricheva, 2000). Byliny pak můžeme rozdělit na „trávy“ (též označované jako graminoidy; skupina zahrnující čeledi *Poaceae*, *Cyperaceae* a *Juncaceae*) a všechny ostatní (širolisté byliny, anglicky *forbs*) (Haukioja & Koricheva, 2000). Mezi těmi má pro herbivory zvláštní postavení čeleď *Fabaceae* kvůli odlišnému složení – větší množství dusíkatých látek díky symbiotickým bakteriím. Zvláštním případem jsou jednoleté byliny, u nichž se ale studuje pouze interakce s hmyzem – je otázkou, zda je pro ně obrana proti kopytníkům vůbec relevantní.

Cévnaté rostliny mají nadzemní části složeny z modulů, též zvaných *fytomery* – z nodů a internodií; z nodů rostou listy a nacházejí se v nich meristémy, z nichž můžou vyrůstat postranní větve. Obecně platí, že větší rostliny, zpravidla dospělé dřeviny, mají těchto modulů více a teoreticky mají tudíž větší kapacitu pro obnovu po okusu (Swihart & Bryant, 2001). Dřeviny jsou navíc dlouhověké a má pro ně smysl v případě poškození odložit reprodukci a investovat nejprve zdroje do obnovy ztracené vegetativní biomasy (Haukioja & Koricheva, 2000). Dále se dřeviny od bylin liší alokací biomasy – hlavní rozdílem jsou listy, které mohou tvořit až polovinu biomasy byliny, zatímco z biomasy stromů tvoří jen kolem čtyř procent (Poorter & Nagel, 2000); pro dřeviny by tedy defoliace teoreticky měla představovat méně závažný problém.

Ze všech těchto skutečností vyplývá, že by měly dospělé dřeviny (tj. v generativní fázi) oproti bylinám lépe tolerovat okus a spíš než do obranných metabolitů investovat do kompenzačního růstu (Haukioja & Koricheva, 2000). Mezi bylinami se takto chovají trávy, které se obnovují od země (nehrozí sežrání meristémů) a vyrůstají ve formě relativně nezávislých tillerů (prýtů) – stejně jako dřeviny herbivorii tedy spíše tolerují (Haukioja & Koricheva, 2000).

2.1.1. Fenologie; rychlé a pomalé druhy

U mladých rostlin má obecně okus negativní vliv na růst, zatímco u dospělých na reprodukci (Massad, 2013). Reakce na herbivorii u různých fenologických fází se ale liší v závislosti na strategii konkrétního druhu (Barton & Koricheva, 2010). Teoreticky platí, že druhy s rychlou životní strategií v ranějších fenologických fázích investují primárně do rychlého růstu a chemická obrana je pro ně důležitá až v generativní fázi. Úspěšná reprodukce je klíčová zejména pro semelparní druhy – tj. množící se jednou v životě. Pomalé druhy využívají chemickou obranu naopak hlavně během růstu – právě kvůli *trade-off* mezi obranou a růstem rostou pomalu (Massad, 2013). Příkladem („pomaleho“ druhu) je například topol (*Populus tremuloides*), u nějž se s věkem – obzvlášť během prvních pěti let života – několikanásobně snižuje obsah fenolických látek v listech (Donaldson *et al.*, 2006). „Pomalé“ rostliny jsou zpravidla iteroparní (rozmnožující se vícekrát během života) a pokud jim herbivorie znemožní reprodukci poté, co již dosáhly generativní fáze, rozmnoží se bez větších problémů v dalším roce (Massad, 2013; Haukioja & Koricheva, 2000).

Jiným způsobem, jak se dívat na životní strategie, je rozdělení podle úrovně stresu a disturbancí v prostředí – stresem se zde myslí konstantní nedostatek zdrojů nebo jiné omezující podmínky; disturbance jsou jednorázové destruktivní události (Grime, 1977). Vysoké úrovně stresu a současně disturbancí není možné se přizpůsobit, zbývají tedy tři základní strategie: R (*ruderal*; intenzivní disturbance), S (*stress-tolerant*; intenzivní stres) a C (*competitor*; minimální stres i disturbance, vysoká kompetice) (Grime, 1977). R-stratégové zde přibližně odpovídají rychlým druhům a S-stratégové pomalým. Odlišné pojetí rychlých a pomalých druhů používají Swihart & Bryant (2001) pro dřeviny: rychle rostoucí druhy jsou zde přizpůsobeny kompetici, zatímco pomalé neproduktivnímu prostředí. Zde jsou tedy pomalí opět S-stratégové, zatímco rychlí odpovídají C-stratégům – dle výsledků této metaanalýzy ale v případě dřevin právě C-stratégové více investují do ochranných metabolitů ve vegetativní fázi. Herbivorní savci u C-stratégů v experimentech výrazněji než u jiných typů rostlin preferují větve dospělých jedinců (Swihart & Bryant, 2001). V přírodě jsou tyto větve často mimo jejich dosah, létavý hmyz se k nim ale dostane stejně jednoduše jako k níže položeným, z čehož lze vyvodit buď, že

chemická obrana proti hmyzu nemá efekt na savce, nebo že dostatečně velkým rostlinám herbivorie významně neškodí. Nesmíme zapomínat, že hmyz na rozdíl od savců zpravidla konzumuje pouze listy, ne celé větve – tyto části plní v rostlině odlišné role a liší se i chemickým složením (Keefover-Ring *et al.*, 2016).

Kromě strategií rostlin je třeba brát v potaz i rozsah okusu: například u jedle dochází k signifikantnímu zvýšení produkce fenolických látek až po okusu několika větví, což naznačuje, že menší ztráty rostlině „nestojí za reakci“ (Nosko & Embury, 2018). Šlo přitom o mladé dřeviny, dá se u nich tedy očekávat vysoká investice do ochranných metabolitů. Malý vliv se naproti tomu zdá mít fylogenetická příslušnost rostliny – i mezi blízce příbuznými druhy byly pozorovány odlišné reakce na herbivorii, například různé druhy rodu *Salix* reagovaly jak zpomalením růstu, tak kompenzací (Massad, 2013).

2.2. Chemické složení

Je zjevné, že je chemické složení rostlin jedním z hlavních faktorů určujících, které rostliny si herbivoři vyberou ke konzumaci – podle některých je přímo tím nejdůležitějším (Schultz, 1988). Ovlivňují ho druhově specifické faktory, strategie a prostředí, vnější podmínky jako sezóna, a v neposlední řadě i sami herbivoři.

2.2.1. Poměry prvků

Zásadní vliv na koncentrace jednotlivých prvků v rostlinách má složení půdy, které pak přímo ovlivňuje preference herbivorů: například jelenec běloocasý si jednoznačně vybírá rostliny stejného druhu, které vyrostly na půdě s vyšší koncentrací fosforu. Tento efekt se projevuje pouze u druhů rostlin, které jelenec běžně preferuje – signifikantní vliv se navíc prokáže jen po přidání právě toho prvku, kterým byly rostliny limitované (Dykes *et al.*, 2018). Je možné, že jelenci preferovali rostliny s vyšším obsahem fosforu jednoduše proto, že byly větší, bylo však prokázáno, že přinejmenším jelen evropský umí podle chuti rozlišit izolované minerální látky (Ceacero *et al.*, 2010a) a konzumovat je podle svých individuálních potřeb (Ceacero *et al.*, 2010b). Obsah dusíku v rostlinách je pozitivně korelovaný s fosforem a některými alkalickými prvky (Ceacero *et al.*, 2015; Tew, 1970). Vysoké množství dusíkatých látek se vyskytuje v rostlinách čeledi *Fabaceae* – mezi tyto látky patří proteiny, ale také toxiny, zvířata tedy konzumují tyto rostliny jen v omezené míře (Wang *et al.*, 2010).

Jelenovití získávají některé esenciální prvky z jiných zdrojů než rostliny: jelenec běloocasý příležitostně okusuje uhynulé ryby (Case & McCullough, 1987) nebo vybírá ptačí hnízda (Ellis-Felege *et al.*, 2008), jelen sika konzumuje mršiny a kosti (Agetsuma *et al.*, 2011). Toto chování se pravděpodobně týká i dalších druhů jelenovitých. Jeleni rodu *Cervus* se živí také houbami (Agetsuma *et al.*, 2011; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001). Jelenovití navíc v podstatné míře využívají minerální látky z anorganických zdrojů, ať už ze solných lizů dodaných lidmi, nebo z půdy přirozeně obsahující vysoký obsah potřebných prvků. Bylo pozorováno, že sika využívá solné lizy v závislosti na sezónní potřebě sodíku: samice je nejčastěji navštěvují v době laktace, samci v období říje (Ping *et al.*, 2011).

2.2.2. Organické látky – primární metabolity

Vzhledem k možnosti získat většinu chemických prvků je tedy chemické složení rostlin pro jelenovité relevantní spíše z hlediska organických látek. Ty se klasicky dělí na primární a sekundární metabolity – primární jsou látky, které potřebuje rostlina pro normální fyziologické funkce jako růst, diferenciaci a reprodukci; sekundární jsou pak převážně malé molekuly určené k interakci s okolím (hlavní poznatky shrnuty v Hartmann, 2008).

Z primárních látek jsou pro herbivory relevantní zejména sacharidy, proteiny a vláknina. Vlákninou (angl. „fiber“) se v literatuře rozumí strukturní komponenty buněčných stěn rostlin, tedy lignin a strukturní polysacharidy (celulóza, hemicelulóza). Lignin je hlavní složkou dřeva a přežvýkavci ho nedokážou využít, naproti tomu celulóza tvoří hlavně u velkých přežvýkavců hlavní zdroj příjmu energie. Listy trav obsahují v průměru více hemicelulózy a méně ligninu oproti listům jiných bylin; listy dřevin rovněž obsahují méně celulózy než trávy (Short *et al.*, 1974).

Obsah proteinů v rostlině je negativně korelovan s obsahem vlákniny, nejvyšší je v rostoucích částech a mění se v průběhu sezóny – např. u topolu se přes léto sníží z průměrných 17 % suché hmotnosti na 12 % (Tew, 1970). Vysoký obsah proteinů je zpravidla pozitivně korelovan s obsahem pro herbivory nežádoucích látek (anorganických nebo specializovaných sekundárních metabolitů), navzdory starším předpokladům tudíž herbivoři příjem proteinů spíše regulují, než maximalizují (Ceacero *et al.*, 2015). Totéž je vidět i u poměru jednoduchých cukrů a strukturních polysacharidů: jelenovití si vybírají potravu s vyšší koncentrací jednoduchých cukrů, přesto se i při jejím dostatku živí také méně výživnou trávou (Dumont *et al.*, 2005; Gebert & Verheyden-Tixier, 2001).

2.2.3. Organické látky – sekundární metabolity

Funkcí sekundárních metabolitů je interakce s jinými organismy – teoreticky tedy může rostlina dokončit svůj životní cyklus bez nich. V jejich koncentraci je oproti primárním metabolitům mnohem vyšší variabilita mezi druhy i jedinci rostlin (Donaldson *et al.*, 2006). Mezi primárními a sekundárními metabolity nelze určit ostrou hranici, překrývají se ve svých funkcích i chemickém složení. Mezi látky s funkcí primárního i sekundárního metabolitu můžeme zařadit například některé růstové mediátory. Sekundární metabolity evolučně vycházejí z primárních a mnohdy plní více funkcí (Hu *et al.*, 2021; Pichersky & Gang, 2000).

Sekundární metabolity lze klasifikovat podle chemické struktury (např. terpenoidy, kumariny, fenoly, alkaloidy, glykosidy) nebo podle funkce. Pro látky sloužící k omezení herbivorie se používá anglický výraz *antifeedant*. Mají různé mechanismy působení od přímé toxicity (např. alkaloidy) po „pouhé“ snížení využitelnosti živin v potravě (např. taniny) (Hanley, 1997; Robbins *et al.*, 1987) – tyto efekty ale závisí jak na kvalitě, tak na kvantitě těchto látek – tj. každá může a nemusí být toxická v závislosti na dávce, toxicita se také liší pro různé druhy herbivorů (Hartmann, 2008).

Obsah nežádoucích látek v potravě poznávají jelenovití primárně podle chuti – typickým chováním je tzv. *sampling*, při kterém ochutnávají velké množství dostupných rostlin a na základě chuti se rozhodují, které konzumovat (Bergvall *et al.*, 2006). Schopnost herbivorů poznat rostliny nevhodné ke konzumaci je výhodná pro rostlinu i herbivora, který se tak vyhne potenciální toxicitě. Látky, které nesnižují *fitness* (biologickou zdatnost) herbivorů, je od konzumace neodradí: například daněk se potravě s obsahem odpudivé, ale neškodné látky (zde syntetický repelent) zpočátku spíše vyhýbá, v řádu dní se ale naučí, že nemá efekty, kvůli nimž by se jinak kvalitní potravu nevyplatilo jíst (Stutz *et al.*, 2019).

V kontextu interakce s velkými herbivory se zkoumají jen tři skupiny sekundárních metabolitů: terpenoidy, fenolické látky, a z nich zvlášť vyčleněné taniny (Felton *et al.*, 2018).

Terpenoidy jsou největší skupinou sekundárních metabolitů (některé rostlinné terpenoidy mají roli primárního metabolitu, např. karoteny jsou potřebné k fotosyntéze). Strukturně jde o substituované deriváty izoprenu. Už u mechů se hojně vyskytují ve funkci látek efektivně odrazujících herbivory, primárně hmyz a plže (Xie & Lou, 2009). Mnohem více než přímá ochrana před konzumací se u terpenoidů zkoumá jejich emise do okolí rostliny, která láká predátory herbivorního hmyzu a zprostředkovává komunikaci mezi napadenými rostlinami. Pro odrazení velkých herbivorů je relevantní koncentrace terpenoidů přímo v rostlinách, která je

přínejmenším u jehličnanů daná geneticky (Duncan *et al.*, 2001). U daňků vzniká na terpenoidy podmíněná chuťová averze¹, izolované terpenoidy lze použít jako repelent (Bergvall *et al.*, 2013). Vyšší koncentrace terpenoidů odrazuje rovněž srnce, adaptované na sekundární metabolity lépe než jiné jelenovité (Tixier *et al.*, 1997).

Fenolické látky jsou odvozeny od aromatických uhlovodíků s hydroxylovými skupinami. Z primárních metabolitů mezi ně patří mimo jiné lignoly, jejichž polymerací vzniká lignin – zcela nestravitelná složka dřeva. Zásadní roli v ochraně proti herbivorům mají taniny, rozšířené zejména u dvouděložných rostlin, které tvoří komplexy s proteiny a tím snižují jejich využitelnost (Robbins *et al.*, 1987), na což jsou ale mnozí herbivoři včetně jelenovitých adaptovaní (mají ve slinách proteiny, které taniny efektivně neutralizují) (Makkar, 2003). Tvorbu fenolických látek v rostlinách indukuje mimo jiné právě herbivorie, přičemž jednodušší látky vznikají rychle po poškození, zatímco taniny, skládající se z více strukturních jednotek, vznikají později, ale přetrvávají v rostlinách v řádu měsíců (Nosko & Embury, 2018). Příjem taninů v potravě kopytníci pečlivě regulují – například ovce je záměrně konzumují při infekci parazitickými hlísticemi (Villalba *et al.*, 2017); antiparazitický efekt mají rovněž u jelenů (Hoskin *et al.*, 2000). Dalším potenciálně pozitivním efektem fenolických látek je inaktivace toxických alkaloidů (Distel *et al.*, 2020) nebo ochrana zkonzumovaných proteinů proti oxidativní degradaci (Hagerman *et al.*, 1998), stále však platí, že se jim herbivoři primárně vyhýbají.

I jiné, na kopytnících nestudované, sekundární metabolity mohou mít na konzumenta pleiotropní vlivy. Například benzoxazinoidy v kukuřici slouží v listech jako obrana proti hmyzu, kromě toho ale jako kořenový exudát tvoří chelátové komplexy s ionty železa a zpřístupňují je tak rostlině – ale i hmyzu, který pak dorůstá do vyšší velikosti. Na půdě s nízkým obsahem železa ale pro herbivora převažuje jejich toxický efekt (Hu *et al.*, 2021). Podobně zřejmě záleží na prostředí i u látek relevantních pro kopytníky.

2.3. Morfologie

Morfologické vlastnosti rostlin přímo souvisí s jejich chemickým složením a rovněž ovlivňují preference herbivorů. Jelenovití například preferují rostliny s vyšší hodnotou SLA (*specific leaf area* – poměr plochy listu k jeho suché hmotnosti) (Mason *et al.*, 2010). Tato hodnota zpravidla

¹ Podmíněnou chuťovou averzí se v etologii rozumí naučená averze k potravě, po jejímž požití nastaly u zvířete příznaky otravy, typicky nevolnost. Zvíře si tyto efekty spojí právě s chutí (tj. ne s jinou vlastností) potravy, a to i v případech, kdy mezi nimi neexistuje příčinná souvislost (Garcia *et al.*, 1955).

pozitivně koreluje s množstvím živin v listu; listy o větší ploše herbivor navíc efektivněji ukusuje a tráví. (U ovcí se oproti jelenovitým preference větších listů statisticky neprokázala (Mason *et al.*, 2010) – důvodem jsou pravděpodobně rozdílné potravní strategie mezi kopytníky, které budou vysvětleny v následující kapitole.) Rovněž při okusu větví hraje roli jejich tloušťka – tenčí větve mají větší množství živin v poměru k strukturním makromolekulám, zvíře jich ale najednou ukousne menší množství (Vivås *et al.*, 1991).

Na morfologické vlastnosti rostliny má velký vliv právě okus (zejména vrcholů mladých stromů). V případě topolu vedl simulovaný okus (ostříhání větví a ošetření slinami jelence) ke kompenzačnímu růstu směrem nahoru a ke zvětšení celkové plochy listů, v souvislosti s tím se zvýšila koncentrace celulózy a ligninu a snížilo se množství fenolických metabolitů (Keefover-Ring *et al.*, 2016). Na první pohled se taková reakce zdá kontraproduktivní, snížení intenzity chemické obrany v reakci na okus ale nemusí vždy vést k ještě intenzivnějšímu okusu: záleží na potravní strategii herbivora.

3. Specifika jelenovitých herbivorů

Herbivorie vznikla u obratlovců sekundárně a u žádné z jejich tříd nedosahuje takové dokonalosti jako u savců, především kopytníků. Jelenovití patří mezi přežvýkavce spolu s turovitými, mezi nimiž je několik domestikovaných druhů (ovce, kozy, skot). Tyto domestikované druhy jsou dobře prozkoumané z hlediska potravních nároků a preferencí, zdaleka ne všechny poznatky získané na nich ale lze, kvůli odlišné fyziologii a ekologii, zobecnit na jelenovité (Hofmann, 1989).

3.1. Základní strategie: spásači & okusovači

Přežvýkaví sudokopytníci (podřád *Ruminantia*) se tradičně dělí na spásače a okusovače. Tyto pojmy jsou překladem anglických pojmů *grazers* a *browsers*, navržených podle způsobu *foraging* (shánění potravy), kdy *grazers* spásají nízce rostoucí vegetaci a *browsers* okusují větve stromů, keřů a větších bylin. Jde o nejednoznačné výrazy, které třídí konzumované rostliny jednou podle výšky, jindy na jednoděložné a dvouděložné nebo na dřeviny a byliny (Hofmann & Stewart, 1972). Situaci lépe vysvětlují označení „grass/roughage eater“ pro spásače a „concentrate selector“ pro okusovače, zaměřená přímo na složení potravy (Hofmann, 1989). Podle této klasifikace lze zjednodušeně mluvit o *trade-off* mezi kvantitou a kvalitou potravy. Spásači konzumují převážně traviny (řád *Poales*), které jsou snadno dostupné a s malým množstvím sekundárních metabolitů, jejich dominantní složkou je celulóza, relativně náročná na zpracování. Okusovači naproti tomu preferují listy a mladé větve dřevin, plody a

široolisté byliny; tato potrava je zpravidla časově náročnější na vyhledání, ale méně náročná na zpracování díky vyššímu obsahu proteinů a jednoduchých cukrů (Tixier *et al.*, 1997). Potrava okusovačů také zpravidla obsahuje vyšší množství ligninu a sekundárních metabolitů – těmto nežádoucím složkám se lze buď vyhýbat selekcí, nebo je tolerovat díky biochemickým adaptacím (Swihart & Bryant, 2001). Mezi těmito dvěma extrémy se nacházejí „intermediate feeders“, k nimž patří mimo jiné jelen evropský (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001; Hofmann, 1989). Až na výjimky (např. jelen milu) patří většina jelenovitých k okusovačům nebo přechodnému (smíšenému) typu (Hofmann, 1989).

I pojmy navržené Hofmannem byly později kritizovány pro nejednoznačnost. Sama schopnost trávit celulózu závisí víc na velikosti zvířete než na potravní strategii a pojem „concentrate“ dostatečně nevystihuje potravu okusovačů: vyšší koncentrace živin v listech a větvích je vyvážená množstvím sekundárních metabolitů (Robbins *et al.*, 1995). I když ale platí, že malé druhy herbivorů musí být vybíravější (Tixier *et al.*, 1997), není možné odvodit potravní strategii jen z tělesné velikosti: například los evropský, největší zástupce jelenovitých, je typický okusovač (Hofmann, 1989).

druh	hmotnost (kg)	strategie
jelen (<i>Cervus elaphus</i>)	80–250	smíšený
srnec (<i>Capreolus capreolus</i>)	20–32	okusovač
sika (<i>Cervus nippon</i>)	17–60	smíšený
daněk (<i>Dama dama</i>)	30–90	smíšený
los (<i>Alces alces</i>)	250–600	okusovač
jelenec (<i>Odocoileus virginianus</i>)	30–70	okusovač

Tab. 1: Hmotnosti (Anděra & Horáček, 2005) a potravní strategie (Hofmann, 1989) vybraných jelenovitých. Vysoký rozptyl hmotností je dán sexuálním dimorfismem (samci jsou větší než samice).

3.1.1. Chemické složení potravy

Zásadním rozdílem mezi spásači a okusovači je odlišné složení slin, v nichž se u okusovačů vyskytuje vysoká koncentrace proteinů deaktivujících fenolické látky (Austin *et al.*, 1989). Tyto proteiny nebyly prokázány u skotu a ovcí, mají je však příbuzní okusovači, například koza domácí (proteiny koz a jelenovitých se shodují ve funkci, ne však v aminokyselinovém složení) (Schmitt *et al.*, 2020). Tyto proteiny jelenovitým umožňují konzumovat rostliny s vysokým obsahem taninů, kterým se jiní herbivoři vyhýbají, čímž se teoreticky snižuje mezidruhov

kompetice (Tixier *et al.*, 1997). Srnec rostliny s obsahem taninů dokonce preferuje – na svém území však žádného významného kompetitora, co se týká potravy, nemá; ani s běžným a relativně podobným jelenem se v žádném ročním období významně nepřekrývá (Storms *et al.*, 2008). Preferenci taninů lépe vysvětluje fakt, že jejich koncentrace v rostlinách negativně koreluje s obsahem strukturních makromolekul a srnci potřebují kvůli své malé velikosti minimalizovat obsah obtížně stravitelné složky v poměru k jednoduchým sacharidům (Tixier *et al.*, 1997).

Ani příjem jednoduchých sacharidů zvířata ale nemaximalizují, nýbrž regulují. Při nadměrném příjmu jednoduchých sacharidů dochází k jejich rychlé fermentaci a potenciálně letální acidóze – tento stav je velmi dobře znám u domácích spásáčů (tur, ovce) při překrmení zrním nebo ovocem, byl ale pozorován také u jelenů (Wobeser & Runge, 1975). Tento jev by mohl vysvětlovat, proč si jelen evropský udržuje v potravě relativně vysoký podíl trávy, i když má současně přístup k výživnějším, stravitelnějším rostlinám (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001) – naproti tomu podíl trávy v potravě srnce nepřekračuje 25 % a to jen v sezóně (jaro, začátek léta) (Abbas *et al.*, 2011). Okusovači jsou vlivem odlišné fyziologie i složení symbiotických mikroorganismů oproti spásáčům přizpůsobeni vyšším koncentracím jednoduchých cukrů, i ty je ale možné překročit například při excesivním přikrmování volně žijících zvířat (Ritz *et al.*, 2014; Wobeser & Runge, 1975). Starší pozorování na různých druzích přežvýkavců nasvědčují tomu, že jeden ze způsobů, jak se acidóze vyhnout, je již zmíněná (kapitola 2.2.1) konzumace půdy nebo zásaditých solí (Kreulen, 1985).

Selektivita také neznamená specializaci na konkrétní rostliny: i když zvířata mají svoje „oblíbené“ druhy, vždy je kombinují s jinými. Tento jev není exkluzivní pro jelenovité nebo okusovače, můžeme ho pozorovat i u ovcí (Wang *et al.*, 2010). Potřeba takto pestré potravy vyplývá z faktu, že každá rostlina obsahuje specifickou kombinaci látek, které při výhradní konzumaci dané rostliny snadno překročí toxickou dávku (Ceacero *et al.*, 2015). Tohle se týká nejen sekundárních metabolitů vytvářených rostlinami speciálně za účelem odrazení herbivorů, ale i jednotlivých chemických prvků, které zvířata současně v určité míře potřebují a jejichž míra i využitelnost je navíc typicky s koncentrací sekundárních metabolitů korelovaná (Dykes *et al.*, 2020). Herbivoři tedy stojí před nelehkým úkolem získat dostatek živin a současně se jimi neotrávit (Ceacero *et al.*, 2015).

3.1.2. Vliv sezóny na výběr potravy

Potravní preference se v mírných klimatických podmínkách mění v průběhu roku, obzvláště u selektivních okusovačů. Srnec konzumuje v průběhu celého roku až 94 % všech dostupných druhů rostlin, v každé sezóně se ale jeho potrava omezuje na několik málo druhů. Břečťan, dostupný celoročně, například tvoří důležitou složku jeho potravy na podzim a v zimě, v létě se mu ale srnec vyhýbá (Abbas *et al.*, 2011; Tixier *et al.*, 1997). U jelena evropského se tato sezónní selektivita projevuje méně – navzdory původní klasifikaci (Hofmann, 1989) tvoří tráva konstantně přibližně třetinu jeho potravy, bez ohledu na sezónu a prostředí (Gebert & Verheyden-Tixier, 2001). Podle jiného zdroje (Dumont *et al.*, 2005) je ale u jelena rozdíl mezi sezónami srovnatelný se srncem a podíl trávy v potravě kolísá od 3 % v létě po více než 75 % v zimě. Odlišné výsledky mohou být dány lokalitou a dostupností rostlin – podobné složení jako tráva mají vřesovité keříky, které se v první studii vcelku doplňují s trávou, zatímco druhá je vůbec nezmiňuje; studie byly rovněž provedeny odlišnými metodami (více k metodám a jejich limitacím v diskusi).

3.2. Parohy

Apomorfní znak čeledi *Cervidae* jsou parohy, vyskytující se u všech druhů (kromě *Hydropotes intermis*, u nějž ale vymizely až sekundárně (Samejima & Matsuoka, 2020)), s výjimkou soba pouze u samců. Parohy jsou tvořeny rychle rostoucí kostní tkání a každý rok se vyměňují, čímž se výrazně zvyšuje potřeba proteinů a anorganických prvků, zejména vápníku a fosforu. Při jejich nedostatku samci „recyklují“ tyto prvky z kostí, čímž dochází k vratné osteoporóze a zvířata tento deficit „dohánějí“ i poté, co parohy už dorostou. Koncentrace fosforu v parozích je relativně konstantní mezi druhy i věkovými skupinami, obsah vápníku se liší, čímž se mění fyzikální vlastnosti parohů jako tvrdost nebo elasticita (Tajchman *et al.*, 2018).

Jak ale již bylo zmíněno, tyto prvky jelenovití získávají primárně mimo rostliny – kvůli pozitivní korelaci s toxickými prvky se rostlinám s jejich obsahem naopak vyhýbají, jak ilustruje například studie provedená ve Španělsku na místním poddruhu jelena evropského (*C. e. hispanicus*) (Ceacero *et al.*, 2015). Minerály jsou pozitivně korelované vzájemně a také s proteiny, takže si jeleni musí paradoxně vybírat rostliny s menší koncentrací proteinů, aby nedosáhli toxických dávek prvků (preferované rostliny měly v průměru 9 % proteinů, zatímco nepreferované 14 %). Jeleni rovněž oproti očekávání preferovali rostliny s relativně nižší koncentrací vápníku (všechny studované rostliny ale vyrostly na vápenaté půdě). Hlavní vliv na výběr měla preference rostlin s nízkým množstvím síry (Ceacero *et al.*, 2015).

3.3. Výběr optimální potravy

Existence *trade-off* mezi potřebou a toxicitou vzájemně korelovaných látek komplikuje optimalizační teorie, jako je známá *optimal foraging theory* (Macarthur & Pianka, 1966), která u konzumenta předpokládá maximalizaci příjmu živin a na základě času potřebného k nalezení a zpracování potravy navrhuje matematický model k určení, jak dlouho zůstane konzument na *patch* (konkrétní „plošce“ v krajině), než bude pro něj výhodné se přesunout k další. Jednou z implikací byla myšlenka, že by konzument-generalista měl z více dostupných zdrojů potravy využívat jeden nejvhodnější a ostatní ignorovat – ukázali jsme si však již, že optimální potrava neexistuje a je vždy potřeba kombinovat více druhů.

V případě vzájemně zaměnitelných zdrojů by se konzument dle *optimal foraging theory* rovněž nepotřeboval učit rozpoznávat vzácnější zdroje a vystačil by si s jedním nejběžnějším. U losa byla naproti tomu pozorován opačný extrém: negativně frekvenčně závislá selekce, tj. preference vzácnějších druhů (Hoy *et al.*, 2019). V experimentu s jeleny, testujícím právě tento jev, se frekvenčně závislá selekce neprokázala; jeleni bez ohledu na poměr, ve kterém se rostliny vyskytovaly, preferovali chutnější rostlinu (Chevallier-Redor *et al.*, 2001). Zdánlivá frekvenčně závislá selekce je pravděpodobně důsledkem rozdílů mezi jejich optimálním poměrem v potravě zvířete a poměrem, ve kterém se vyskytují v krajině.

3.4. Vliv sousedních rostlin

Výběr potravy na *patches*, které se vzájemně liší poměry „lepších“ a „horších“ rostlin, závisí na asociaci mezi sousedními rostlinami. Preferovaná rostlina mezi nepreferovanými se bude v atraktivitě pro herbivory lišit od preferované rostliny ve shluku jiných preferovaných rostlin a naopak. Existují v zásadě dvě možnosti – buď bude herbivor selektivnější v rámci *patch*, nebo mezi nimi. Daňci patří do první skupiny: ochutnávají na jednom místě mnoho vzorků a pokud najdou požitelnou potravu, zůstanou u ní. Požitelné rostliny mezi nepožitelnými jim tudíž neuniknou, naopak jsou okusovány ještě více než ve shluku podobně atraktivních rostlin (Bergvall *et al.*, 2006). V této studii si daňci vybírali mezi granulemi, které se lišily pouze obsahem taninů; u reálných rostlin jsou možné odlišné výsledky.

Teoreticky by takovéto chování herbivorů mělo mezi rostlinami zvýhodňovat jedince, kteří investují do obranných metabolitů víc než jejich sousedi, tato strategie ale není univerzální pro všechny herbivory. Zajáci nebo hraboši se chovají opačně: v přítomnosti nepožitelných rostlin na *patch* se nezdržují ochutnáváním a přesouvají se jinam, preferované rostliny se jim tedy mezi nepreferovanými „schovají“ (Hjältén *et al.*, 1993).

Prostorové uspořádání rostlin má vliv i bez ohledu na jejich rozdílnou požitelnost, k rostlinám uvnitř shluku se velký herbivor jednoduše nedostane. Rostliny rostoucí ve vzájemné blízkosti si kromě toho vzájemně stíní, z čehož vyplývá nižší intenzita fotosyntézy a nižší obsah celulózy v listech – jelen evropský tudíž preferenčně okusuje jednotlivě stojící stromy (Kuijper *et al.*, 2009).

Stromy rostoucí ve shlucích jsou rovněž lépe chráněny proti otírání parohy (vytloukání² a značení teritoria) – typickému chování samců jelenovitých zejména v období říje, které může vést i k úhynu stromu kvůli poškození kůry (Ramos *et al.*, 2006; Żywiec *et al.*, 2019). Kůru jelenovití rovněž okusují – v češtině se pro okus kůry používá termín „ohryz“; v letním období, kdy lze kůru odtrhovat od kmene ve velkých pruzích, pak „loupání“ (Tuma, 2008). Kůrou se živí zejména jelen evropský a sika, v závislosti na sezóně může tvořit až polovinu jejich potravy, ohryz kůry je zvláště častý v monokulturách (Verheyden *et al.*, 2006). Stromy s poškozenou kůrou jsou navíc následně napadány parazitickými houbami (Soukup, 2007). I na ohryz kůry stromy dokážou reagovat změnou chemie a morfologie, například vrba tvoří pod místem ohryzu nové větve, které jsou výživnější a méně chráněné sekundárními metabolity, zatímco obsah sekundárních metabolitů ve větvích nad ohryzem je naopak vyšší než v neohryzaných stromech (Tanaka & Nakamura, 2015).

3.5. Vliv skupiny zvířat

Významný vliv na potravní strategii mají i faktory nesouvisející přímo s rostlinami, jako je velikost skupiny zvířat. Daňci ve skupině mají menší možnost výběru kvůli kompetici (Bergvall *et al.*, 2006), shlukují se uprostřed *patch* a vzájemně si překázejí, potravu si vybírá každý jedinec sám (Stutz *et al.*, 2018). Kvalita stravy se snižuje s velikostí skupiny rovněž u losů (Molvar & Bowyer, 1994). *Foraging* ve skupinách má tedy jiný důvod – například ochranu před predátory – který vyvažuje negativní efekty na kvalitu konzumované potravy (Stutz *et al.*, 2018).

U jelena evropského byly pozorovány rozdíly v délce ochutnávání a výběru potravy v závislosti na postavení jedinců ve skupině, a to i při dostatku potravy (Ceacero *et al.*, 2012). Velikost a sociální uspořádání skupiny se navíc liší mezi druhy jelenovitých a mění se v průběhu roku. V typickém případě jsou po většinu roku (mimo období říje) rozděleni podle pohlaví, přičemž samice drží pohromadě a zabírají pro sebe místa s kvalitnější potravou – pravděpodobným

² Odstraňování zbytků kůže, která kryla parohy v době jejich růstu (Anděra & Horáček, 2005)

vysvětlením je jednak predace, jednak potřeba pečlivější selekce potravy samicemi z důvodu jejich menší velikosti a vyšších nároků v době reprodukce (Barboza & Bowyer, 2000).

4. Zpětná vazba

Vlastnosti rostlin – chemické a morfologické – které mají vliv na okus jelenovitými, jsou tedy současně vlastnostmi, které jsou okusem jelenovitými samy ovlivněny. Z toho vyplývá existence zpětné vazby mezi rostlinou a herbivorem. Zpětnou vazbou se v tomto kontextu rozumí situace, kdy výsledek určitého procesu ovlivňuje tentýž proces, a to buď negativně, nebo pozitivně; jinými slovy výstupy systému ovlivňují jeho vstupy. V případě okusu by existence zpětné vazby znamenala, že budou rostliny v důsledku okusu více (v případě pozitivní zpětné vazby) nebo naopak méně (v případě negativní) náchylné k dalšímu okusu. Studií na toto téma je poměrně málo a jednotlivé výsledky se příliš liší, než aby z nich v této chvíli bylo možné vyvozovat obecné zákonitosti.

4.1. Zpětná vazba v krajině

Zpětná vazba na úrovni společenstva je již dlouho známá z prostředí africké savany jako tzv. *grazing lawn*, situace, kdy kopytníci udržují travní porosty vhodné ke spásání – jde tedy o pozitivní zpětnou vazbu (Mcnaughton, 1984). Spásání a přihnojování udržuje na lokalitě nižší a relativně hustší travu – podmínkou je, aby se spásači pohybovali stále na jednom místě, což vyžaduje tvorbu velkých stád (jednotlivá zvířata by buď utíkala před predátory, nebo jimi byla ulovena (Cromsigt & Kuijper, 2011; Mcnaughton, 1984). Rostoucí populace herbivorů je pak regulována omezeným množstvím zdrojů (Mcnaughton, 1984).

Později byla navržena možnost analogického konceptu u okusovačů udržujících si snadno okusovatelné dřeviny, překážkou jsou ale rozdíly v selektivitě okusovačů a efekt sousedních rostlin. *Browsing lawn* může teoreticky vzniknout v prostředí bohatém na zdroje, v němž rostliny reagující na okus kompenzačním růstem mají dost zdrojů pro rozmnožování (Cromsigt & Kuijper, 2011). Příkladem je okus akácií v africké savaně, ani tam však výrazný kompenzační růst není dlouhodobě udržitelný (Toit *et al.*, 1990). Překážkou je i odlišná strategie rostlin – dřeviny sice podobně jako trávy herbivorii spíše tolerují, ale až v dospělé fázi (Haukioja & Koricheva, 2000) a s většími mezidruhovými rozdíly (Massad, 2013). Okusovači mají oproti spásačům větší tendenci vybírat vyložené jednotlivé rostliny (kapitola 3.4) (Bergvall *et al.*, 2006). Okus tolerantních dřevin „pouze“ zpomaluje jejich reprodukci, stále to ale znamená, že by na lokalitě se selektivními okusovači nakonec převážily nepreferované, méně okusované rostliny.

4.2. Zpětná vazba u jednotlivců

Komplexním tématem je zpětná vazba na úrovni jednotlivých rostlin – zatím provedené studie naznačují, že mezidruhové rozdíly strategií jak rostlin, tak zvířat vedou k diametrálně odlišným výsledkům. Stále není jednoznačné, kolik variability v jednotlivých příkladech vysvětluje změna chemického složení oproti změně morfologie a zda je vůbec možné tyto dva faktory oddělit.

Dle Bideau *et al.*, 2016 má například okus srncem jen zanedbatelný vliv na morfologii semenáčků dubu zimního; okusované stromky měly stejnou výšku a tvořily méně výhonů. Není ale známo konkrétní stáří rostlin (velmi mladé rostliny nemají pro změnu morfologie dostatek zásob, viz následující případ), a počty okusovaných a před okusem chráněných jedinců se liší o řád. Novější studie na blízce příbuzném dubu letním, která zkoumala přímo potenciální zpětnou vazbu (Barrere *et al.*, 2022), vyšla opačně – mladé stromy po (simulovaném) okusu se vyznačovaly nižší výškou, intenzita větvení se nezměnila. U stromků starších dvou let došlo dle očekávání ke kompenzačnímu růstu, mladší ještě neměly pro takovouto reakci dostatečné zásoby a rostly naopak pomaleji než kontrolní. Kvůli *trade-off* mezi růstem a obranou obsahovaly stromy, procházející kompenzačním růstem, menší množství sekundárních metabolitů než kontrolní. Srnci přesto preferovali kontrolní stromy, tento výsledek je ale v souladu s jejich potravní strategií: obsah sekundárních metabolitů negativně koreluje s množstvím celulózy a srnci jsou na vyšší koncentraci sekundárních metabolitů adaptovaní, zatímco vysoké množství celulózy nedokážou zpracovat (Tixier *et al.*, 1997). Je možné, že by rostliny zareagovaly jinak na intenzivnější okus (zde jim byl ustřižen jen jeden vrcholek), podobně, jako se liší indukce sekundárních metabolitů u jedle (Nosko & Embury, 2018). Dub je jedli fylogeneticky vzdálený, ale v obou případech jde o mladé, relativně dlouhověké dřeviny – i u dubu by v tomto fenologické fázi tudíž bylo intuitivní předpokládat investici spíše do ochrany než do růstu.

K podobným výsledkům jako u srnce došla i starší pozorování losa, rovněž typického okusovače: sekundární listy, narostlé na stromech (javor, bříza, jeřáb) po okusu, tvořily významně menší složku jeho potravy než primární olistění; tyto listy byly menší než původní (Miquelle, 1983). V jiném pokusu u břízy po okusu narostly naopak větší listy s větším množstvím chlorofylu a nižším poměrem uhlíku a dusíku, které pak byly pro losa atraktivnější než původní listy (Danell *et al.*, 1985). Rozdíly mohou opět být dány kvantitou i kvalitou okusu, věkem stromu nebo sezónou.

Naopak u daňka, relativního spásače (Nichols *et al.*, 2015), byla po okusu stromů pozorována pozitivní zpětná vazba – v tomto případě ale pouze na základě pozorování okusu, nebyly provedeny chemické analýzy. Rovněž byla pozorována souvislost intenzity okusu s olistěním – u všech pozorovaných druhů stromů daňci preferenčně okusovali dříve olistěné jedince (Moore *et al.*, 2000). Zpětná vazba u jelena evropského není známá, na základě jeho potravní strategie lze předpokládat, že bude podobná jako u daňka.

Změny navozené okusem mají následně vliv i na další herbivory. Pro hmyz jsou stromy, procházející kompenzačním růstem (zde opět bříza), po okusu obecně stravitelnější (Danell & Huss-Danell, 1985), vyšší atraktivita pro hmyz byla pozorována rovněž u větví vrby vyrostlých po ohryzu kůry (Tanaka & Nakamura, 2015). U zajíce se následující rok vliv okusu na preference neprokázal (Danell & Huss-Danell, 1985).

Odlišné zpětné vazby mají vliv na složení společenstev: při pozitivní zpětné vazbě by teoreticky herbivoři okusovali stále dokola několik mladých stromů a naprosto ignorovali ty, které už je „přerostly“, naopak v případě negativní by byly stromy okusovány rovnoměrně (Èran Bergqvist *et al.*, 2002). Nesmíme pochopitelně zapomínat, že je potenciální zpětná vazba jen jedním z mnoha faktorů ovlivňujících interakci mezi rostlinami a jelenovitými (a zbytkem ekosystému) – jde však patrně o faktor velkého významu (Barrere *et al.*, 2022).

5. Diskuse

Z dostupných informací lze vyvodit několik vzájemně souvisejících hypotéz ohledně zpětné vazby. Za první, rostliny lze klasifikovat mezi rezistentní a tolerantní k okusu na základě jejich životní formy a fenologické fáze. Za druhé, u rezistentních rostlin se po okusu zvyšuje relativní obsah fenolických látek, zatímco u tolerantních obsah celulózy. Za třetí, poměr fenolických látek a celulózy je klíčový právě pro výběr potravy jelenovitými – velké druhy, zpravidla spásači, jsou adaptovaní k trávení velkého množství celulózy, malí okusovači lépe tolerují fenolické látky.

Není jednoznačné, zda má u herbivora hlavní roli strategie, nebo velikost – los, hlavní výjimka z pravidla, že jsou okusovači menší než spásači, listy narostlé po okusu jednou preferoval, jindy ne. Pro rostlinu navíc hraje velkou roli, zda okusem ztratí pouze listy, nebo celé větve s meristémy (Keefover-Ring *et al.*, 2016), případně část kůry (Tanaka & Nakamura, 2015) – to by mělo být zohledněno v dalších studiích.

Výsledky studií jsou nevyhnutelně zkreslené i vlivem použité metody. Studie Dumont *et al.* (2005) a Gebert & Verheyden-Tixier (2001), které došly k výrazně odlišným hodnotám zastoupení trávy v potravě jelena evropského (kapitola 3.1.2.), byly provedeny naprosto odlišným způsobem. Studie Gebert & Verheyden-Tixier je metaanalýza pozorování provedených na základě obsahu bachu ulovených zvířat, pozorované vyšší množství trávy může být dáno její nižší stravitelností. Dumont *et al.* naproti tomu přímo sledovali tři laně v terénu. Je hypoteticky možné, že se zvířata pozorovaná jen za denního světla jinak chovala v noci – volně žijící jeleni v Bělověžském pralese jsou aktivní v průběhu celého dne (Kamler *et al.*, 2007), v prostředí s přítomností člověka pak především za východu a západu slunce (Clarke *et al.*, 1995; Hester *et al.*, 1996).

Pozorované preference mohla také zkreslit nerealistická potrava – ať už šlo o granule s přidanými sekundárními metabolity (Bergvall *et al.*, 2006), nebo v přírodě nedosažitelné větve z vysokých stromů (Swihart & Bryant, 2001), nebo i skutečné rostliny nabídnuté v jiném poměru či kombinaci, než se standardně vyskytuje v přírodě. Obecně platí, že poznatky získané různými typy pokusu nelze neuváženě extrapolovat pro jiné situace (Meier *et al.*, 2012).

Vlivu pozorování je možné se vyhnout sledováním okousaných rostlin v terénu a identifikací druhu okusovače pomocí DNA ze slin zanechaných na rostlině. Těchto studií bylo provedeno jen několik (Nichols *et al.*, 2015; Nichols & Spong, 2014; van Beeck Calkoen *et al.*, 2019), s vzájemně se lišícími výsledky (např. Nichols *et al.* (2015) prokázali výraznou preferenci

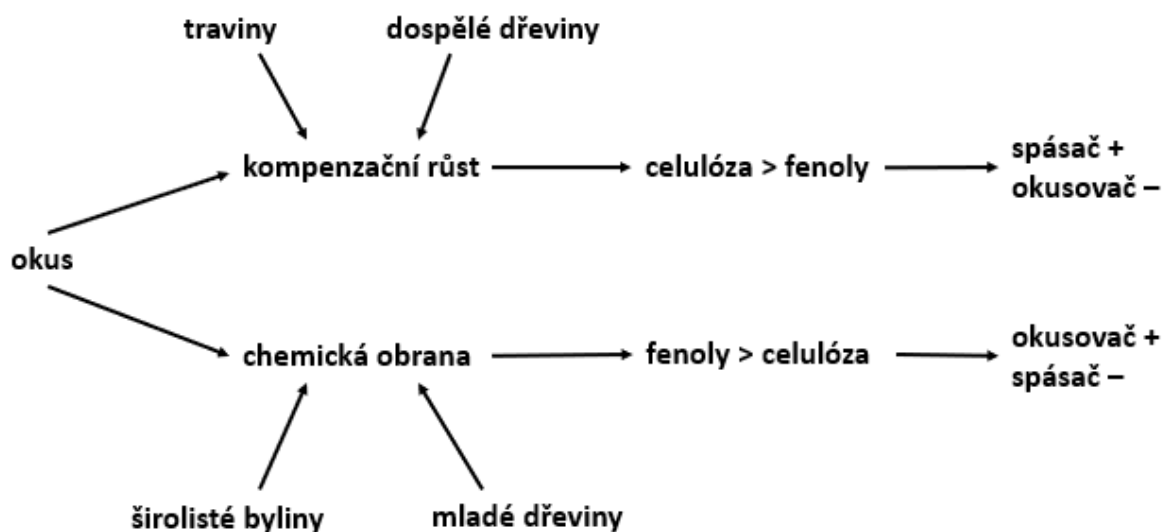
listnatých stromů oproti jehličnatým, zatímco van Beeck Calkoen *et al.* (2019) nenašli rozdíly mezi druhy rostlin ani okusovačů). Důležitým zjištěním bylo, že zdánlivý okus pozorovaný na větvích rostlin je ve skutečnosti často jiný typ mechanického poškození, tj. větve vypadaly jako okousané, nebyly ale nalezeny vzorky DNA okusovače (Nichols *et al.*, 2015).

Zpětná vazba byla zatím zkoumána pouze na stromech. I u vytrvalých bylin by měla dle dostupných informací existovat – otázkou je, zda jen v rámci jedné vegetační sezóny, nebo by efekt přetrval i do dalších let. Vzhledem k možnosti indukované relokace zdrojů do podzemních částí (zkoumané opět na stromech, např. Drexhage & Colin, 2003) není tato možnost vyloučená. Pokud byliny budou dle očekávání reagovat na okus produkcí fenolických látek (případně jiných sekundárních metabolitů), měly by být následně atraktivnější pro srnce a méně atraktivní pro jelena evropského. Tuto hypotézu mám v plánu testovat v diplomové práci.

6. Závěr

Vzájemné ovlivňování rostlin a jelenovitých závisí na jejich strategiích. Pokud rozdělíme do dvou extrémů strategie rostlin (rezistentní a tolerantní) a jelenovitých (spásači a okusovači), vzniknou čtyři možné kombinace vedoucí k potenciální zpětné vazbě – ta by měla být pro okusovače pozitivní u rezistentních rostlin a negativní u tolerantních, u spásačů opačně.

Vzájemnou interakci rostlin a jelenovitých ovlivňují, kromě jejich strategií, mnohé další faktory, jako jsou abiotické podmínky, prostorové uspořádání rostlin nebo jiní herbivoři. Životní strategie organismů nemají v praxi binární rozdělení mezi dvěma extrémy a záleží na kontextu – změnou podmínek se můžou posunout k jednomu nebo druhému konci spektra a změnit typ zpětné vazby. Herbivorní hmyz a savec například můžou oba preferovat rostliny procházející kompenzačním růstem, nebo se v důsledku abiotického stresu může omezit schopnost rostlin reagovat na herbivorii. Negativní zpětná vazba, kterou byl původně systém regulován, se pak může změnit v pozitivní a vést k rychlým změnám na úrovni jednotlivců i celého ekosystému.



Obr. 1: Zjednodušené schéma (zatím spíše hypotetických) zpětných vazeb mezi základními typy rostlin a velkých herbivorů. Relativní spásači (daněk, jelen) by měli na základě chemických změn navozených okusem preferovat okusované traviny a dospělé dřeviny a vyhýbat se okusovaným širolistým bylinám a mladým dřevinám; okusovači jako srnec nebo jelenec běloocasý by se měli chovat přesně opačně.

Zdroje

- Abbas, F., Morellet, N., Hewison, A. J. M., Merlet, J., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Angibault, J. M., Daufresne, T., Aulagnier, S., & Verheyden, H. (2011). Landscape fragmentation generates spatial variation of diet composition and quality in a generalist herbivore. *Oecologia*, 167(2), 401–411. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1994-0>
- Agetsuma, N., Agetsuma-Yanagihara, Y., & Takafumi, H. (2011). Food habits of Japanese deer in an evergreen forest: Litter-feeding deer. *Mammalian Biology*, 76(2), 201–207. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.04.002>
- Anděra, M & Horáček, I. *Poznáváme naše savce*. 2., přeprac. vyd., Praha: Sobotáles, 2005. 200–212. ISBN 80-86817-08-3.
- Austin, P. J., Suchar, L. A., Robbins, C. T., & Hagerman, A. E. (1989). Tannin-binding proteins in saliva of deer and their absence in saliva of sheep and cattle. *Journal of Chemical Ecology*, 15(4), 1335–1347. <https://doi.org/10.1007/BF01014834>
- Barboza, P. S., & Bowyer, R. T. (2000). Sexual Segregation in Dimorphic Deer: A New Gastrocentric Hypothesis. *Journal of Mammalogy*, 81(2), 473–489. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0473:SSIDDA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0473:SSIDDA>2.0.CO;2)
- Barrere, J., Collet, C., Saïd, S., Bastianelli, D., Verheyden, H., Courtines, H., Bonnet, A., Segrestin, J., & Boulanger, V. (2022). Do trait responses to simulated browsing in *Quercus robur* saplings affect their attractiveness to *Capreolus capreolus* the following year? *Environmental and Experimental Botany*, 194. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104743>
- Barton, K. E., & Koricheva, J. (2010). The ontogeny of plant defense and herbivory: Characterizing general patterns using meta-analysis. *American Naturalist*, 175(4), 481–493. <https://doi.org/10.1086/650722>
- Bergvall, U. A., Co, M., Bergström, R., Sjöberg, P. J. R., Waldebäck, M., & Turner, C. (2013). Anti-browsing effects of birch bark extract on fallow deer. *European Journal of Forest Research*, 132(5–6), 717–725. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0709-y>
- Bergvall, U. A., Rautio, P., Kesti, K., Tuomi, J., & Leimar, O. (2006). Associational effects of plant defences in relation to within- and between-patch food choice by a mammalian herbivore: Neighbour contrast susceptibility and defence. *Oecologia*, 147(2), 253–260. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0260-8>
- Bideau, E., Maublanc, M. L., Picot, D., Hamard, J. P., Ballon, P., & Gerard, J. F. (2016). Short-term browsing by roe deer has little effect on survival and growth of sessile oak seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 31(1), 40–45. <https://doi.org/10.1080/02827581.2015.1054873>
- Bobrowski, M., Gillich, B., & Stolter, C. (2020). Nothing else matters? Food as a driving factor of habitat use by red and roe deer in winter? *Wildlife Biology*, 2020(4). <https://doi.org/10.2981/wlb.00723>

- Case, D. J., & McCullough, D. R. (1987). White-Tailed Deer Forage on Alewives. *J. Mamm.*, 68(1), 195–197. <https://doi.org/10.2307/1381075>
- Ceacero, F., García, A. J., Landete-Castillejos, T., Bartošová, J., Bartoš, L., & Gallego, L. (2012). Benefits for dominant red deer hinds under a competitive feeding system: Food access behavior, diet and nutrient selection. *PLoS ONE*, 7(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032780>
- Ceacero, F., Landete-Castillejos, T., García, A. J., Estévez, J. A., & Gallego, L. (2010a). Can Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) discriminate among essential minerals in their diet? *British Journal of Nutrition*, 103(4), 617–626. <https://doi.org/10.1017/S0007114509992091>
- Ceacero, F., Landete-Castillejos, T., García, A. J., Estévez, J. A., & Gallego, L. (2010b). Physiological variables explain mineral intake in Iberian red deer. *Physiology and Behavior*, 100(2), 122–127. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2010.02.008>
- Ceacero, F., Landete-Castillejos, T., Olguín, A., Miranda, M., García, A., Martínez, A., Cassinello, J., Miguel, V., & Gallego, L. (2015). Avoiding toxic levels of essential minerals: A forgotten factor in deer diet preferences. *PLoS ONE*, 10(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115814>
- Chevallier-Redor, N., Verheyden-Tixier, H., Verdier, M., & Dumont, B. (2001). Foraging behaviour of red deer *Cervus elaphus* as a function of the relative availability of two tree species. *Animal Research*, 50(1), 57–65. <https://doi.org/10.1051/animres:2001116>
- Clarke, J. L., Welch, D., & Gordon, I. J. (1995). The Influence of Vegetation Pattern on the Grazing of Heather Moorland by Red Deer and Sheep. I. The Location of Animals on Grass/Heather Mosaics. *Journal of Applied Ecology*, 32(1), 166–176. <https://doi.org/10.2307/2404426>
- Cromsigt, J. P. G. M., & Kuijper, D. P. J. (2011). Revisiting the browsing lawn concept: Evolutionary Interactions or pruning herbivores? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 207–215. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.004>
- Danell, K., & Huss-Danell, K. (1985). Feeding by Insects and Hares on Birches Earlier Affected by Moose Browsing. *Oikos*, 44(1), 75–81. <https://doi.org/10.2307/3544046>
- Danell, K., Huss-Danell, K., & Bergström, R. (1985). Interactions between Browsing Moose and Two Species of Birch in Sweden. *Ecology*, 66(6), 1867–1878. <https://doi.org/10.2307/2937382>
- Distel, R. A., Arroquy, J. I., Lagrange, S., & Villalba, J. J. (2020). Designing Diverse Agricultural Pastures for Improving Ruminant Production Systems. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4(1–3), 259–269. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.596869>
- Donaldson, J. R., Stevens, M. T., Barnhill, H. R., & Lindroth, R. L. (2006). Age-related shifts in leaf chemistry of clonal aspen (*Populus tremuloides*). *Journal of Chemical Ecology*, 32(7), 1415–1429. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9059-2>

- Drexhage, M., & Colin, F. (2003). Effects of browsing on shoots and roots of naturally regenerated sessile oak seedlings. *Annals of Forest Science*, 60(2), 173–178. <https://doi.org/10.1051/forest:2003010>
- Dumont, B., Renaud, P. C., Morellet, N., Mallet, C., Anglard, F., & Verheyden-Tixier, H. (2005). Seasonal variations of Red Deer selectivity on a mixed forest edge. *Animal Research*, 54(5), 369–381. <https://doi.org/10.1051/animres:2005030>
- Duncan, A. J., Hartley, S. E., Thurlow, M., Young, S., Staines, B. W., & Land, M. (2001). Clonal variation in monoterpene concentrations in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) saplings and its effect on their susceptibility to browsing damage by red deer (*Cervus elaphus*). *Forest Ecology and Management*, 148(1-3), 259-269 [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00540-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00540-5)
- Dykes, J. L., Strickland, B. K., Demarais, S., Reynolds, D. B., & Lashley, M. A. (2018). Soil nutrients indirectly influence intraspecific plant selection in white-tailed deer. *Basic and Applied Ecology*, 32, 103–109. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.08.001>
- Dykes, J. L., Strickland, B. K., Demarais, S., Reynolds, D. B., & Lashley, M. A. (2020). Diet selection of white-tailed deer supports the nutrient balance hypothesis. *Behavioural Processes*, 179. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104196>
- Ellis-Felege, S. N., Burnam, J. S., Palmer, W. E., Sisson, D. C., Wellendorf, S. D., Thornton, R. P., Stribling, H. L., & Carroll, J. P. (2008). Cameras identify white-tailed deer depredating northern Bobwhite nests. *Southeastern Naturalist*, 7(3), 562–564. <https://doi.org/10.1656/1528-7092-7.3.562>
- Èran Bergqvist, G., Bergstro Èm, R., & Edenius, L. (2002). Effects of moose (*Alces alces*) rebrowsing on damage development in young stands of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Forest Ecology And Management*, 176(1–3), 397–403. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00288-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00288-8)
- Felton, A. M., Wam, H. K., Stolter, C., Mathisen, K. M., & Wallgren, M. (2018). The complexity of interacting nutritional drivers behind food selection, a review of northern cervids. *Ecosphere*, 9(5). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2230>
- Garcia, J., Kimeldorf, D., & Koelling, R. (1955). Conditioned Aversion to Saccharin Resulting from Exposure to Gamma Radiation. *Science*, 122(3160), 157–158. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.122.3160.157>
- Gebert, C., & Verheyden-Tixier, H. (2001). Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, 31(3), 189–201. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2001.00090.x>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194. <https://www.jstor.org/stable/2460262>

- Hagerman, A. E., Riedl, K. M., Jones, G. A., Sovik, K. N., Ritchard, N. T., Hartzfeld, P. W., & Riechel, T. L. (1998). High Molecular Weight Plant Polyphenolics (Tannins) as Biological Antioxidants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 46(5), 1887–1892. <https://doi.org/10.1021/jf970975b>
- Halpern, M., Raats, D., & Lev-Yadun, S. (2007). Plant biological warfare: Thorns inject pathogenic bacteria into herbivores. *Environmental Microbiology*, 9(3), 584–592. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01174.x>
- Hanley, T. A. (1997). A Nutritional View of Understanding and Complexity in the Problem of Diet Selection by Deer (Cervidae). *Oikos*, 79(2), 209–218. <https://doi.org/10.2307/3546006>
- Hartley, S. E., & DeGabriel, J. L. (2016). The ecology of herbivore-induced silicon defences in grasses. *Functional Ecology*, 30(8), 1311–1322. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12706>
- Hartmann, T. (2008). The lost origin of chemical ecology in the late 19th century. *PNAS*, 105(12). www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0709231105
- Haukioja, E., & Koricheva, J. (2000). Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology*, 14(4–6), 551–562. <https://doi.org/10.1023/A:1011091606022>
- Hester, A. J., Mitchell, F. J. G., Gordon, I. J., & Baillie, G. J. (1996). Activity patterns and resource use by sheep and red deer grazing across a grass/heather boundary. *Journal of Zoology*, 240(4), 609–620. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05311.x>
- Hjältén, J., Danell, K., & Lundberg, P. (1993). Herbivore Avoidance by Association: Vole and Hare Utilization of Woody Plants. *Oikos*, 68(1), 125–131. <https://doi.org/10.2307/3545317>
- Hoan, R. P., Ormond, R. A., & Barton, K. E. (2014). Prickly poppies can get pricklier: Ontogenetic patterns in the induction of physical defense traits. *PLoS ONE*, 9(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096796>
- Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), 443–457. <https://doi.org/10.1007/BF00378733>
- Hofmann, R. R., & Stewart, D. R. M. (1972). Grazer or Browser: A Classification Based on the Stomach Structure and Feeding Habits of East African Ruminants. *Mammalia*, 36(2), 226–240. <https://doi.org/10.1515/mamm.1972.36.2.226>
- Hoskin, S. O., Wilson, P. R., Barry, T. N., Charleston, W. A. G., & Waghorn, G. C. (2000). Effect of forage legumes containing condensed tannins on lungworm (*Dictyocaulus* sp.) and gastrointestinal parasitism in young red deer (*Cervus elaphus*). *Research in Veterinary Science*, 68(3), 223–230. <https://doi.org/10.1053/rvsc.1999.0366>

- Hoy, S. R., Vucetich, J. A., Liu, R., DeAngelis, D. L., Peterson, R. O., Vucetich, L. M., & Henderson, J. J. (2019). Negative frequency-dependent foraging behaviour in a generalist herbivore (*Alces alces*) and its stabilizing influence on food web dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 88(9), 1291–1304. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13031>
- Hu, L., Wu, Z., Robert, C. A. M., Ouyang, X., Züst, T., Mestrot, A., Xu, J., & Erb, M. (2021). *Soil chemistry determines whether defensive plant secondary metabolites promote or suppress herbivore growth*. <https://doi.org/10.1073/pnas.2109602118/-/DCSupplemental>
- Kamler, J., Jedrzejewska, B., & Jedrzejewski, W. (2007). Activity patterns of red deer in Białowieża National Park, Poland. *Journal of Mammalogy*, 88(2), 508–514. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-169R.1>
- Keefover-Ring, K., Rubert-Nason, K. F., Bennett, A. E., & Lindroth, R. L. (2016). Growth and chemical responses of trembling aspen to simulated browsing and ungulate saliva. *Journal of Plant Ecology*, 9(4), 474–484. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv072>
- Kreulen, D. A. (1985). Lick use by large herbivores: a review of benefits and banes of soil consumption. *Mammal Review*, 15(3), 107–123. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1985.tb00391.x>
- Kuijper, D. P. J., Cromsigt, J. P. G. M., Churski, M., Adam, B., Jedrzejewska, B., & Jedrzejewski, W. (2009). Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1528–1535. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.010>
- Lev-Yadun, S., & Halpern, M. (2019). Extended phenotype in action. Two possible roles for silica needles in plants: not just injuring herbivores but also inserting pathogens into their tissues. *Plant Signaling and Behavior*, 14(7). <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1609858>
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *American Naturalist*, 100(916), 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>
- Makkar, H. P. S. (2003). Effects and fate of tannins in ruminant animals, adaptation to tannins, and strategies to overcome detrimental effects of feeding tannin-rich feeds. *Small Ruminant Research*, 49(3), 241–256. [https://doi.org/10.1016/S0921-4488\(03\)00142-1](https://doi.org/10.1016/S0921-4488(03)00142-1)
- Mason, N. W. H., Lloyd, K. M., Pollock, M. L., & Lee, W. G. (2010). Leaf trait-palatability relationships differ between ungulate species: evidence from cafeteria experiments using naïve tussock grasses. *New Zealand Journal of Ecology*, 34(2), 219–226. <https://www.jstor.org/stable/24060644>
- Massad, T. J. (2013). Ontogenetic differences of herbivory on woody and herbaceous plants: A meta-analysis demonstrating unique effects of herbivory on the young and the old, the slow and the fast. *Oecologia*, 172(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2470-1>
- McNaughton, S. J. (1984). Grazing Lawns: Animals in Herds, Plant Form, and Coevolution. *The American Naturalist*, 124(6), 863–886. <https://doi.org/10.1086/284321>

- Meier, J. S., Kreuzer, M., & Marquardt, S. (2012). Design and methodology of choice feeding experiments with ruminant livestock. *Applied Animal Behaviour Science*, 140(3–4), 105–120.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2012.04.008>
- Metlen, K. L., Aschehoug, E. T., & Callaway, R. M. (2009). Plant behavioural ecology: Dynamic plasticity in secondary metabolites. *Plant, Cell and Environment*, 32(6), 641–653.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01910.x>
- Miquelle, D. G. (1983). Browse regrowth and consumption following summer defoliation by moose. *Journal of Wildlife Management*, 47(1), 17–24. <https://doi.org/10.2307/3808047>
- Molvar, E. M., & Bowyer, R. T. (1994). Costs and benefits of group living in a recently social ungulate: The Alaskan moose. *Journal of Mammalogy*, 75(3), 621–630. <https://doi.org/10.2307/1382509>
- Moore, N. P., Hart, J. D., Kelly, P. F., & Langton, S. D. (2000). Browsing by fallow deer (*Dama dama*) in young broadleaved plantations: seasonality, and the effects of previous browsing and bud eruption. *Forestry*, 73(5), 437–445. <https://doi.org/10.1093/forestry/73.5.437>
- Nichols, R. v., Cromsigt, J. P. G. M., & Spong, G. (2015). Using eDNA to experimentally test ungulate browsing preferences. *SpringerPlus*, 4(1). <https://doi.org/10.1186/s40064-015-1285-z>
- Nichols, R. v., & Spong, G. (2014). Ungulate browsing on conifers during summer as revealed by DNA. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 29(7), 650–652.
<https://doi.org/10.1080/02827581.2014.960895>
- Nosko, P., & Embury, K. (2018). Induction and persistence of allelochemicals in the foliage of balsam fir seedlings following simulated browsing. *Plant Ecology*, 219(6), 611–619.
<https://doi.org/10.1007/s11258-018-0821-7>
- Pichersky, E., & Gang, D. R. (2000). Genetics and biochemistry of secondary metabolites in plants: an evolutionary perspective. *Trends in Plant Science*, 5(10), 439–445. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01741-6](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01741-6)
- Ping, X., Li, C., Jiang, Z., Liu, W., & Zhu, H. (2011). Sexual difference in seasonal patterns of salt lick use by south China sika deer *Cervus nippon*. *Mammalian Biology*, 76(2), 196–200.
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.11.001>
- Poorter, H., & Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology*, 27(6), 595.
<https://doi.org/10.1071/PP99173>
- Ramos, J. A., Bugalho, M. N., Cortez, P., & Iason, G. R. (2006). Selection of trees for rubbing by red and roe deer in forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 222(1–3), 39–45.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.017>

- Renaud, P. C., Verheyden-Tixier, H., & Dumont, B. (2003). Damage to saplings by red deer (*Cervus elaphus*): Effect of foliage height and structure. *Forest Ecology and Management*, 181(1–2), 31–37. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00126-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00126-9)
- Ritz, J., Codron, D., Wenger, S., Rensch, E. E., Hatt, J.-M., Braun, U., & Clauss, M. (2014). Ruminant pH in cattle (*Bos primigenius f. taurus*) and moose (*Alces alces*) under different feeding conditions: a pilot investigation. *Research Article Journal of Zoo and Aquarium Research*, 2(2), 44–51. <https://doi.org/10.5167/uzh-95706>
- Robbins, C. T., Hanley, T. A., Hagerman, A. E., Hjeljord, O., Baker, D. L., Schwartz, C. C., & Mautz, W. W. (1987). Role of Tannins in Defending Plants Against Ruminants: Reduction in Protein Availability. *Ecology*, 68(1), 98–107. <https://doi.org/10.2307/1938809>
- Robbins, C. T., Spalinger, D. E., van Hoven, W., Robbins, C. T., Spalinger, D. E., & van Hoven, W. (1995). Adaptation of ruminants to browse and grass diets: are anatomical-based browser-grazer interpretations valid? *Oecologia*, 103, 208–213. <https://doi.org/10.1007/BF00329082>
- Samejima, Y., & Matsuoka, H. (2020). A new viewpoint on antlers reveals the evolutionary history of deer (*Cervidae*, *Mammalia*). *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64555-7>
- Schlichting, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst* (Vol. 17). <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.003315>
- Schmitt, M. H., Ward, D., & Shrader, A. M. (2020). Salivary tannin-binding proteins: A foraging advantage for goats? *Livestock Science*, 234. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2020.103974>
- Schultz, J. C. (1988). Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology*, 69(4), 896–897. <https://doi.org/10.2307/1941239>
- Short, H. L., Blair, R. M., & Segelquist, C. A. (1974). Fiber Composition and Forage Digestibility by Small Ruminants. *The Journal of Wildlife Management*, 38(2), 197–209. <https://doi.org/10.2307/3800724>
- Soukup, F. (2007). Ranové hníloby a jejich původci. *Lesnická Práce*, 86(9), 36–37.
- Stolter, C. (2008). *Intra-Individual Plant Response to Moose Browsing: Feedback Loops and Impacts on Multiple Consumers*. 78(2), 167–183. <https://doi.org/10.1890/07-0401.1>
- Storms, David, Aubry, Philippe, Hamann, J.-L., Saïd, S., & Fritz. (2008). Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus*. *WILDLIFE BIOLOGY*, 14(2), 237–250. <https://doi.org/10.2981/0909>
- Stutz, R. S., Bergvall, U. A., Leimar, O., Tuomi, J., & Rautio, P. (2018). Cohesiveness reduces foraging efficiency in a social herbivore. *Animal Behaviour*, 135, 57–68. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.11.004>

- Stutz, R. S., Verschuur, L., Leimar, O., & Bergvall, U. A. (2019). A mechanistic understanding of repellent function against mammalian herbivores. *Ecological Processes*, 8(1). <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0179-3>
- Swihart, R. K., & Bryant, J. P. (2001). Importance of biogeography and ontogeny of woody plants in winter herbivory by mammals. *Journal of Mammalogy*, 82(1), 1–21. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2001\)082<0001:IOBAOO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0001:IOBAOO>2.0.CO;2)
- Tajchman, K., Steiner-Bogdaszewska, & Żółkiewski, P. (2018). Requirements and role of selected micro and macro elements in nutrition of cervids (Cervidae)-Review. *Applied Ecology and Environmental Research*, 16(6), 7669–7686. https://doi.org/10.15666/aeer/1606_76697686
- Tanaka, M., & Nakamura, M. (2015). Spatially distinct responses within willow to bark stripping by deer: effects on insect herbivory. *Science of Nature*, 102(9–10). <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1296-1>
- Tew, R. K. (1970). Seasonal Variation in the Nutrient Content of Aspen Foliage. *The Journal of Wildlife Management*, 34(2), 475–478. <https://www.jstor.org/stable/3799040>
- Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yani, A., Gleizes, M., & Lila, D. M. (1997). Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology*, 242(2), 229–245. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb05799.x>
- Toit, J. T. du, Bryant, J. P., Frisby, K., & Du, J. T. (1990). Regrowth and Palatability of Acacia Shoots Following Pruning by African Savanna Browsers. *Ecology*, 71(1), 149–154.
- Tuma, M. (2008). Škody působené zvěří. *Lesnická Práce*, 87(10), I–IV.
- van Beeck Calkoen, S. T. S., Leigh-Moy, K., Cromsigt, J. P. G. M., Spong, G., Lebeau, L. C., & Heurich, M. (2019). The blame game: Using eDNA to identify species-specific tree browsing by red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 451. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117483>
- Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., & Saint-Andrieux, C. (2006). Variations in bark-stripping by red deer *Cervus elaphus* across Europe. *Mammal Review*, 36(3), 217–234. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2006.00085.x>
- Vila, B., Vourc'h, G., Gillon, D., Martin, J. L., & Guibal, F. (2002). Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. *Trees - Structure and Function*, 16(7), 488–496. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0191-5>
- Villalba, J. J., Costes-Thiré, M., & Ginane, C. (2017). Phytochemicals in animal health: Diet selection and trade-offs between costs and benefits. *Proceedings of the Nutrition Society*, 76(2), 113–121. <https://doi.org/10.1017/S0029665116000719>

- Vivås, H. J., Saether, B.-E., & Andersen, R. (1991). Optimal Twig-Size Selection of a Generalist Herbivore, the Moose *Alces alces*: Implications for Plant-Herbivore Interactions. *Journal of Animal Ecology*, 60(2), 395–408. <https://doi.org/10.2307/5286>
- Wang, L., Wang, D., He, Z., Liu, G., & Hodgkinson, K. C. (2010). Mechanisms linking plant species richness to foraging of a large herbivore. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 868–875. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01837.x>
- Ward, D., Spiegel, M., & Saltz, D. (1997). Gazelle herbivory and interpopulation differences in calcium oxalate content of leaves of a desert lily. *Journal of Chemical Ecology*, 23(2), 333–346. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006363.34360.9d>
- Wobeser, G., & Runge, W. (1975). Rumen Overload and Rumenitis in White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management*, 39(3), 596–600. <https://www.jstor.org/stable/3800403>
- Xie, C.-F., & Lou, H.-X. (2009). Secondary Metabolites in Bryophytes: An Ecological Aspect. *CHEMISTRY & BIODIVERSITY*, 6(3), 303–312. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200700450>
- Żywiec, M., Fedriani, J. M., Kurek, P., & Holeksa, J. (2019). Non-trophic plant–animal interactions mediate positive density dependence among conspecific saplings. *Oikos*, 128(7), 1041–1050. <https://doi.org/10.1111/oik.06071>