

Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta,
Ústav pro životní prostředí



**Dopad herbivorů na populační dynamiku
rostlin: Význam pro biologickou kontrolu
zavlečených rostlin**

Bakalářská práce

Hana Šulcová

Školitel: Mgr. Petr Dostál, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Zdeněk Janovský

Interní konzultant: doc. Jan Frouz, CSc.

Praha 2011

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím uvedené citované literatury.

V Praze dne

.....

Hana Šulcová

Poděkování

Ráda bych zde poděkovala především mému konzultantovi Zdeňkovi Janovskému za velkou trpělivost a cenné rady při zpracování mé bakalářské práce. Velice děkuji mému školiteli Petru Dostálovi za ochotu, se kterou se ujal vedení mé bakalářské práce a doc. Janu Frouzovi za interní konzultace. Děkuji také všem, kteří mně při psaní práce podporovali, hlavně mé rodině a přátelům.

Abstrakt

Herbivorie je jedním z nejdůležitějších vztahů rostlin a živočichů. Herbivoři ovlivňují populace rostlin nejen přímo pastvou, ale i třeba sešlapem a vytvářením disturbancí v porostu. Mají také velký potenciál ovlivňovat populační dynamiku jednotlivých druhů rostlin. Cílem této práce je zhodnotit vliv herbivorů na populační dynamiku rostlin a interpretovat je ve vztahu k biologické kontrole zavlečených rostlin.

Při zhodnocování vlivu herbivorů je potřeba brát v potaz i skutečnost, že herbivoři neovlivňují pouze rostliny, ale také působí na sebe navzájem, ať už přímou kompeticí či nepřímou. Při biologické kontrole proto nemusí být vhodné používat více druhů herbivorů k potlačení nepůvodního druhu. Míra vlivu herbivorů na populační dynamiku rostlin je také závislá na celkových podmínkách ve společenstvu. Málo disturbovaná stanoviště s vysokou mírou kompetice dávají vyšší šanci na úspěch biologické kontroly, protože tamní podmínky usnadňují kompetiční vyloučení cílového druhu.

Velkou roli při biologické kontrole mají odlišné životní strategie rostlin, zejména délka života a vytrvalost semenné banky. Monokarpické druhy s přechodnou semennou bankou lze poměrně úspěšně redukovat konzumací semen, případně květů. Oproti tomu u vytrvalých polykarpických druhů je nezbytné redukovat přímo ustavené jedince. V takových situacích se jako poměrně úspěšná jeví biologická kontrola podzemními herbivory. Možnými důvody úspěchu tohoto způsobu biologické kontroly je dlouhodobé působení larev půdního hmyzu a také zvýšení náchylnosti rostlin k patogenům kvůli poškození epidermis kořenů.

Klíčová slova: *herbivorie, invazní rostliny, populační dynamika rostlin, sekundární metabolity, biologická kontrola*

Abstract

The impact of herbivores on plant population dynamics: The importance for biological control of invasive plants.

Herbivory is one of the most important relations between plants and animals. The herbivores affect plant populations not only by grazing, but also by trampling and disturbing the vegetation. Herbivores have also great potential to affect the population dynamics of particular plant species. The aim of this thesis is to evaluate the effect of herbivores on plant population dynamics and to interpret it in relation to biological control of invasive plants.

When evaluating the effect of herbivores, it is necessary to keep in mind the fact that herbivores don't affect only plants but also each other through direct as well as indirect competition. The use of different herbivore species to suppress the invasive plants may not necessarily be effective. The range of the effect of herbivores on plant population dynamics depends also on the environmental conditions. Habitats with infrequent disturbances and high competition levels among plants increase the effect of biological control, because high competition facilitates competitive exclusion of the target plant species.

Different life-histories of plants play are also important in terms of biological control mainly the life-span and the endurance of the seed bank affect the results. Monocarpic species with short-lived seed bank can be relatively easily reduced by consumption of seeds or florets. On the other hand, perennial polycarpic species need to be reduced by affecting the established individuals. In such plant species, the biological control by below-ground herbivores seems to be relatively more effective. Possible explanations of the success of this herbivore functional group are the long-term activity of belowground insect larvae and the increased vulnerability of plants to pathogens because of damaged root epidermis.

Keywords: *herbivory, invasive plants, plant population dynamics, secondary metabolites, biological control*

Obsah

| | | |
|----------|---|-----------|
| 1 | ÚVOD A CÍLE PRÁCE | 5 |
| 2 | TROFICKÉ VZTAHY ROSTLIN A HERBIVORŮ A JEJICH VZÁJEMNÁ REGULACE | 7 |
| 3 | PŘIZPŮSOBENÍ HERBIVORŮ A ROSTLIN | 9 |
| 3.1 | MOŽNOSTI OBRANY ROSTLIN | 9 |
| 3.1.1 | <i>Sekundární metabolity</i> | 9 |
| 3.2 | MOŽNOSTI HERBIVORŮ PŘEKONAT OBRANU ROSTLIN | 11 |
| 4 | HLAVNÍ SKUPINY HERBIVORŮ | 13 |
| 4.1 | VELCÍ SAVCI | 13 |
| 4.2 | HLODAVCI | 14 |
| 4.3 | HMYZ | 14 |
| 4.4 | PLŽI | 17 |
| 4.5 | HERBIVOŘI PODZEMNÍCH ČÁSTÍ ROSTLIN | 17 |
| 4.6 | VZÁJEMNÉ INTERAKCE JEDNOTLIVÝCH SKUPIN HERBIVORŮ | 18 |
| 5 | VLIV HERBIVORŮ NA POPULAČNÍ DYNAMIKU ROSTLIN | 20 |
| 5.1 | HERBIVORIE SEMENÁČKŮ | 20 |
| 5.2 | HERBIVORIE DOSPĚLÝCH ROSTLIN | 22 |
| 5.3 | HERBIVORIE REPRODUKČNÍCH ČÁSTÍ ROSTLIN | 24 |
| 6 | UŽITÍ HERBIVORŮ PŘI BIOLOGICKÉ KONTROLE | 26 |
| 6.1 | PROČ USILOVAT O BIOLOGICKOU KONTROLU – PROBLÉM INVAZNÍCH ROSTLIN | 26 |
| 6.2 | PŘÍKLADY ÚSPĚŠNÉ A NEÚSPĚŠNÉ BIOLOGICKÉ KONTROLY | 28 |
| 6.3 | OBECNÉ CHARAKTERISTIKY ÚSPĚŠNÝCH A NEÚSPĚŠNÝCH PŘÍKLADŮ BIOLOGICKÉ KONTROLY | 29 |
| 7 | DISKUSE LITERÁRNÍ REŠERŠE | 32 |
| 8 | ZÁVĚR | 36 |
| 9 | SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY | 37 |

1 Úvod a cíle práce

Mezi rostlinami a živočichy existuje celá řada interakcí. Jednou z nich je herbivorie, neboli býložravost. Živočichové – herbivoři se živí rostlinnými pletivy (nadzemními i podzemními) a získávají tak potřebnou výživu pro vlastní růst a vývoj.

První rostliny vystoupily na souš před přibližně 400 miliony let na přelomu siluru a devonu. Herbivorie oproti tomu vznikla až nejméně o jedno geologické období později (karbon), kdy se hmyz a další členovci naučili využívat rostliny jako zdroj potravy. Do té doby byl rostlinný materiál využíván pouze detritovornými roztoči. Velký rozvoj mnoha skupin hmyzu nastal po vzniku krytosemenných rostlin (Labandeira *et al.* 2006).

Kromě herbivorie se vyvíjely i jiné vztahy rostlin a živočichů, které mohou mít na rostliny i pozitivní dopad. Například šíření semen pomocí různých živočišných skupin, jako jsou ptáci, hlodavci, brouci nebo mravenci. Uplatňuje se zde endo- i exozoochorie. Herbivoři jako šířitelé rostlinných semen pomáhají překonávat vzdálenostní i geografické migrační bariéry rostlin.

Dalším pro obě strany výhodným vztahem je opylení květů hmyzem. Během evoluce došlo ke vzniku mnoha přizpůsobení rostlin a opylovačů. Dochází také ke vzniku specialistů vázaných vzájemně na jeden druh. V extrémním případě, například u druhu *Oxyanthus pyriformis*, který tvoří dlouhé trubicovité květy, po redukci počtu opylovačů (lišajů) nedochází k opylení a rostlinný druh může být existenčně ohrožen. (Johnson *et al.* 2004).

Herbivorie ovlivňuje celá přírodní společenstva (del-Val *et* Crawley 2004). Například spásáním může být blokována sukcese stanovišť a herbivorie tak velmi silně působí na utváření krajiny. Jiná působení herbivorů, jako například sešlapání, podhrabání mohou pozitivně i negativně ovlivnit biodiverzitu stanoviště. Většinou je však vztah herbivorie a biodiverzity unimodální, s nejvyšší diverzitou při středních intenzitách herbivorie (Hobbs *et* Huenneke 1992).

Rostliny, jako přisedlé organismy, jsou snadno dostupné herbivorům. Proto se u nich začaly vyvíjet různé typy mechanické a chemické obrany. Rostliny v případě chemické obrany tvoří sekundární metabolity, a to většinou na bázi uhlíku nebo dusíku v závislosti na úživnosti prostředí. Herbivoři se tyto obranné bariéry rostlin snaží neustále překonávat nebo obcházet, rostliny je naopak zesilují nebo kombinují. Tím dochází k neustálé koevoluci mezi rostlinami a herbivory (Crawley 1997).

Herbivorie negativně působí na rostliny, ale obvykle nevede k jejich úplnému zániku. Záleží však, které části a stádia rostlin jsou konzumovány. Například predace semen, která se často řadí mezi herbivorii, způsobuje mortalitu jedinců (semen) téměř vždy. Také ztráty rostlinných pletiv ve fázi semenáčku mohou být fatální. Oproti tomu dospělí jedinci rostlin snesou i poměrně velké poškození.

Z pohledu rostlin hraje roli i to, jaký herbivor je spásá. Vzhledem k tomu, že rostliny představují těžko stravitelnou a málo výživnou potravu, vykazují různé skupiny herbivorů různou selektivitu k částem a životním stádiím rostlin. S tím jsou spojeny i způsoby, jakými herbivoři rostliny poškozují (např. sání, okus, tvorba hálek atd.). Pochopitelně jednotlivé skupiny herbivorů i jejich specifické způsoby poškozování rostlin se rozdílně promítají do jejich schopnosti růstu, přežití a do jejich plodnosti. Herbivoři často významně ovlivňují populační dynamiku spásaných rostlin. Herbivorie se proto z pohledu člověka může uplatnit jako vítaný nástroj kontroly populací invazních druhů rostlin (Crawley 1989).

Cílem této práce je zhodnotit jeden z hlavních vztahů rostlin a živočichů – herbivorii. Konkrétně jsem se zaměřila na tyto aspekty herbivorie:

- jak se navzájem ovlivňují trofické úrovně v terestrických ekosystémech po stránce regulace početnosti
- jaké jsou adaptace rostlin k obraně před herbivory a jaké jsou adaptace herbivorů k jejímu překonání
- jaké jsou hlavní skupiny herbivorů a jejich způsob konzumace rostlin
- jak herbivorie ovlivňuje populační dynamiku rostlin
- jaký je význam herbivorie pro biologickou kontrolu zavlečených rostlin

2 Trofické vztahy rostlin a herbivorů a jejich vzájemná regulace

Na světě existuje množství primárních producentů – převážně rostlin a na ně potravně vázaných herbivorů. Herbivoři konzumují rostliny a ty se s větším či menším úspěchem brání. Krajiní případy, kdy úplně převládnu rostliny nebo naopak herbivoři, se mohou nazývat tzv. zeleným, případně hnědým světem („*green world hypothesis*“, Hairston *et al.* 1960). Zde se nabízí přirovnání k procesům strukturování společenstev, známé především v limnologii jako *top down* a *bottom up effect* (Lampert *et Sommer* 1997). *Top down* znamená kontrola „shora“. Ryby ve vodních ekosystémech požírají zooplankton (herbivory) a zooplankton zase fytoplankton. Bez přítomnosti ryb kontroluje systém zooplankton (herbivoři). Když je systém kontrolován produkcí primárních producentů, hovoříme o kontrole „zdola“ (*bottom up*). Pokud je v ekosystému nedostatek živin, je nízká primární produkce, a tím i malá biomasa konzumentů. Podobné situace můžeme nalézt i v terestrických ekosystémech.

Predátoři hrají klíčovou roli v kontrole herbivorie, a tím mohou pozitivně působit na rostliny. Například ptáci redukují populace hmyzu, a nepřímo tak zlepšují stav místních semenáčků stromů (Mazia *et al.* 2009). Podobně jako predace, mohou podobně působit také nemoci nebo parazité herbivorů.

Herbivoři však mohou v určitých případech převládnout a veškerou zeleň prakticky „vypást“. Děje se to hlavně u skupin s vysokým reprodukčním potenciálem, jako je hmyz nebo hlodavci (např. Heliasz *et al.* 2011). Tyto případy jsou však velmi vzácné a oblastně omezené. Mohou se například častěji vyskytnout v oblastech s jedním hlavním typem vegetace (Gatehouse 2002). V přírodě tato místa často vznikají například po lesním požáru (Crawley 1997). Příkladem, kdy herbivoři značně redukují vegetaci, může být kolonizace souostroví *Haida Gwaii* u západního pobřeží Kanady vysokou zvěří (*Odocoileus hemionus* – jelenec ušatý; Martin *et al.* 2010). Následkem této kolonizace bylo velké snížení biodiverzity rostlinných druhů, a tím zjednodušení rostlinných a živočišných společenstev. Celkový úbytek vegetace, hlavně keřů a podrostu, byl podpořen také absencí predátorů a souvisejícím přemnožením jelenců.

Stav hnědého světa může také částečně nastat i kvůli nedostatku potravy pro herbivory. Většinou se tak děje lokálně v rámci jednoho stromu nebo dokonce listu a herbivory zde představují bezobratlí. V těchto případech se také často uplatňuje kompetice mezi herbivory a to vnitrodruhová i mezidruhová (Tack *et al.* 2009). Rostliny se však na většině terestrického světa téměř vždy herbivorům ubrání, přestože jsou nejnápadnější a

velmi dobře dostupný zdroj potravy. Rostliny se tedy musely dokázat herbivorům vyhnout nebo je nějakým způsobem odradit.

3 Přizpůsobení herbivorů a rostlin

3.1 Možnosti obrany rostlin

Základní ochranou rostlin je jejich přirozená nestravitelnost. Rostliny obsahují množství látek, které rostlinu vyztužují a které se vyvinuly už při přechodu rostlin na souš (Judd *et al.* 2008), ne tedy primárně jako obrana proti herbivorům. Příkladem může být celulóza, lignin a jiné látky s vysokým obsahem uhlíku a různé tuhé vláknité struktury v rostlinách. Na obranu proti herbivorům mohou rostliny také vytvářet různé fyzické bariéry, jako jsou trichomy, trny nebo tvorba pryskyřice (Massei *et al.* 2000). Rostliny jsou velmi nevyživné jídlo. Jejich poměr uhlíku ku dusíku je hodně v neprospěch dusíku. Dusík je tudíž pro herbivory limitující faktor (Crawley 1997). Těla herbivorů obsahují daleko více dusíku než jejich potrava, a proto se u nich vyvinuly různé mechanismy k zvýšení efektivity přijímaného dusíku.

Rostliny se také mohou bránit herbivorii únikem v prostoru nebo v čase. Nejlépe přizpůsobené pro únik v čase jsou tzv. efemerní (krátkodobé) rostliny, které mají rychlý životní cyklus. Tyto druhy dokážou vyrůst a rozmnožit ještě předtím, než v sezóně aktivuje většina herbivorů (Hanley 1998). Podobně na tom jsou rostliny, které vyrostly na požárem spálených místech. Na těchto lokalitách je herbivorie velmi utlumena a rostliny tak mají větší šanci na rozvoj. Čím dříve a rychleji rostliny po ohni klíčí, tím mají menší chemickou obranu (ibidem). Únik v prostoru využívají například jednoleté rostliny. Na území, kde se jeden rok vyskytoval určitý druh, se další rok nemusí objevit ani jeden jedinec (Maron *et Crone* 2006).

3.1.1 Sekundární metabolity

Jedním z hlavních důvodů, proč se rostliny dokázaly ubránit herbivorům, je vznik sekundárních metabolitů. Tyto látky se vytváří v tělech rostlin biochemickými reakcemi, avšak neplní žádnou z primárních funkcí organismu, a nemají tak přímý vliv na samotné přežití rostliny. Jsou to chemicky velmi různorodé látky často ukládané na různých místech v buňce (buněčné stěny, vakuoly) nebo do speciálních buněk (siličné buňky, pryskyřičné kanálky). V průběhu evoluce vznikly mnohokrát, tj. polyfyleticky (Judd *et al.* 2008).

Ačkoli byly sekundární metabolity považovány za látky odpadní, často způsobují, že rostliny jsou pro herbivory jedovaté, nechutné, hůře stravitelné nebo odpudivé. Kromě kontroly herbivorů mohou mít sekundární metabolity i mnoho jiných funkcí. Například se

tak rostliny brání parazitickým rostlinám nebo mohou svými sekundárními metabolity do určité míry kontrolovat i své bezprostřední okolí a mít výhodu v boji o prostor (např. Vrchotová *et* Šerá 2008). V jiných případech se také sekundární metabolity uplatňují jako součást vůní a barevných pigmentů lákajících opylovače (Bennett *et* Wallsgrove 1994).

Sekundární metabolity můžeme obecně dělit na uhlíkaté a dusíkaté. V oblastech, kde je nedostatek dusíku, tvoří rostliny sekundární metabolity na základě uhlíku, a podporují tím vlastní přirozenou nestravitelnost. Většinou se jedná o další vláknité struktury a inkrustující látky (Crawley 1997). Rostliny tvořící sekundární metabolity na bázi uhlíku jsou často v malé míře požírány opakovaně. Naopak rostliny, které mají dostatek dusíku, vytváří sekundární metabolity, které obvykle odpudí většinu herbivorů. Pokud se nějaký herbivor danou rostlinou živí, bývá to specialista na tento druh rostliny (či jejich skupinu), a odpuzující látka se pro něj může stát lákadlem (např. Bonsall *et al.* 2003).

Některé typy sekundárních metabolitů jsou společné pro celé skupiny rostlin, jiné jsou specifické například pouze pro jeden druh (Bennett *et* Wallsgrove 1994). Specifickým metabolitům se herbivoři hůře přizpůsobují. Rostliny vkládají do tvorby sekundárních metabolitů hodně energie a dusíku. Většinou se u rostlin vyvinul určitý kompromis, kdy rostliny část energie využijí na růst a rozmnožování a část investují do chemické obrany sekundárními metabolity („*trade-off*“, Mattson *et* Herms 1992). Pro rostlinu je tedy velmi výhodné mít lepší obranu sekundárními metabolity než okolní rostliny v oblasti s vysokou herbivorií (Hanley 1998). V opačném případě, kdy je herbivorie málo intenzivní, rostliny chráněné sekundárními metabolity spíše strádají v kompetici s chemicky nechráněnými druhy rostlin (ibidem).

Využití a tvorba sekundárních metabolitů se také liší rychlostí růstu jednotlivých rostlinných druhů. Pomalu rostoucí dlouhověké rostliny tvoří hodně metabolitů, časté jsou také jejich kombinace, aby rostliny měly co největší ochranu (Crawley 1997). Rychle rostoucí, a tím i obvykle krátkověké rostliny, využívají sekundárních metabolitů málo, případně žádné. Jejich prioritou je vyrůst a rozmnožit se. Dalším z důvodů malé chemické obrany těchto rostlin může být někdy i nedostupnost jejich stanovišť pro herbivory.

U části rostlin se pak vyvinula tzv. indukovaná obrana. Rostliny se začnou chránit sekundárními metabolity až po napadení nebo poškození. Indukovaná obrana existuje hlavně na buněčné úrovni, a to nejčastěji na základě různých sacharidů a heterocyklických sloučenin, například kyanogenních glykosidů (Bennett *et* Wallsgrove 1994). Produkce metabolitů může být indukována enzymaticky. Sekundární metabolity jsou v některých

případech uloženy odděleně, od enzymů potřebných k jejich aktivaci, ale v dostatečné blízkosti. Aktivace pak nastane pouze při poškození pletiv rostliny (Crawley 1997).

Některé rostliny také mohou vytvářet a ukládat metabolity během celého svého života a teprve v nutnosti obrany je transportují do napadených částí rostliny. Například rostlina tabáku ukládá nikotin v kořenech a následně po napadení či poškození je nikotin transportován do nadzemních částí rostliny (Gatehouse 2002). Indukovaná obrana se vyskytuje hlavně u rostlin se širokou škálou herbivorů (ibidem). Oproti tomu rostliny, které mají svého potravního specialistu, spíše upřednostňují stálou obranu sekundárními metabolity (Bennett *et* Wallsgrave 1994).

Dále mohou rostliny vytvářet těkavé látky, které uvolňují do svého okolí (Turlings *et al.* 1998). Tyto látky mohou odpudit herbivory, ale jejich účel je také přilákat predátory nebo parazity herbivorů (Bennett *et* Wallsgrave 1994). Rostliny tak mají šanci zastavit herbivorii dříve než dojde k vážnému poškození rostliny. Těkavé látky mohou být také signálem pro rostliny, a vyvolají tak obrannou reakci i v nenapadených okolních jedincích druhu (Gatehouse 2002).

3.2 Možnosti herbivorů překonat obranu rostlin

Někteří herbivoři se dokážou indukované obraně rostlin vyhnout. Chemická obrana je většinou vyvolána poškozením buněk. Toho například využívá sající hmyz (mšice, křísi, ploštice apod.), který napichuje vodivá pletiva přes mezibuněčné prostory, a tak se poměrně úspěšně vyhýbá indukované reakci rostliny (Gatehouse 2002). Herbivoři mohou také využít sekundární metabolity rostlin ve svůj prospěch. Některé druhy hmyzu tyto látky kumulují, a brání se tak vlastním predátorům (např. Bowers *et* Stamp 1993). Příkladem může být konzumace listů klejichy kurasavské (*Asclepias curassavica*, *Asclepiadaceae*), které obsahují značné množství sekundárních metabolitů, housenkami druhu *Danaus stehovavý*, který je známý především jako motýl monarcha (*Danaus plexippus*, babočkovití *Nymphalidae*). Tito herbivoři izolují a ukládají ve svých tělech rostlinné alkaloidy, které pak chrání před predací nejen je, ale také dospělé jedince tohoto druhu motýla (Trigo 2000).

Jiným způsobem překonání chemické i fyzikální obrany rostlin, typickým pro některé skupiny hmyzu, může být nahloučení a společné krmení na rostlině. Například nymfy pěnodějek (*Cercopoidea*) nabodávají vodivá pletiva a sají rostlinné šťávy v malých

skupinkách. Počet jedinců musí být dostatečný k překonání rostlinné obrany, ale ne moc velký kvůli snížení kvality hostitelské rostliny (Wise *et al.* 2006).

4 Hlavní skupiny herbivorů

Herbivorie výrazně ovlivňuje stavbu rostlinného společenstva (del-Val *et* Crawley 2004). Bez působení herbivorie by v rostlinném společenstvu převládaly kompetičně silné rostlinné druhy. Avšak spásání rostlin tuto kompetici často potlačuje, a mění tak vzájemné vztahy rostlin, a tím i druhové složení celého společenstva. Omezení kompetičně silného druhu také může zvýšit druhovou diverzitu společenstva (Carson *et* Root 2000). Všechny typy herbivorie se mohou podílet na mortalitě rostlin. Některé rostlinné druhy, například luštěniny, jsou k působení herbivorie vnímavější (Hulme 1996). Složení rostlinného společenstva může být ovlivněno také spásáním lépe stravitelných druhů rostlin. Tímto způsobem je opět snížením kompetice umožněn rozvoj okolních druhů (Crawley 1997). Herbivoři neustále poškozují rostliny, a mají tak velký potenciál měnit množství rostlin a jejich distribuci (Maron *et* Crone 2006). Různé funkční skupiny herbivorů působí na rostlinná společenstva rozdílně, jednak z důvodu jejich odlišných preferencí a jednak kvůli jejich mnohdy specifickému způsobu poškozování rostlin.

4.1 Velcí savci

Skupinu velkých savčích herbivorů v naší přírodě představuje především vysoká zvěř (srnky, jeleni, daňci atd.) a také pasoucí se dobytek (převážně skot, ovce a koně). Tito herbivoři spásají celoročně porosty, a poškozují tak nadzemní části rostlin. Díky své velikosti mohou tyto kopytníci překonávat velké vzdálenosti, a ovlivňovat tak porosty na velké ploše (Crawley 1997). Cílem těchto herbivorů se častěji stávají vyšší a nápadné rostliny (Ehrlén 1995a). Napadené rostliny, pokud dokážou znovu vykvést, jsou v rámci sezóny opožděny ve srovnání s nepoškozovanými jedinci a také méně kvetou. Jejich šance na produkci semen je pak výrazně snížena (Ehrlén 1995b).

Velcí savci, kromě spásání, působí také škody pošlapáním vegetace. To může vést až k úplnému narušení vegetačního krytu. Tato disturbance umožňuje růst jiných druhů často s menší konkurenční schopností a také klíčení semenáčků (Stammell *et al.* 2006). Na druhou stranu však pošlapání může více uškodit mladým rostlinným stádiím než dospělým jedincům (Gómez 2005). Velcí savci také mohou působit značné škody okusem a loupáním kůry stromů a keřů. K tomuto způsobu obživy kopytníků dochází zejména v zimním období, kdy je nedostatek bylinné vegetace (Martin *et al.* 2010). Poškozené dřeviny často usychají a jsou náchylné také k napadení dřevokazným hmyzem (Crawley 1997).

4.2 Hlodavci

Velké škody mohou rostlinám působit také malí obratlovci, z nichž velmi důležitou roli hrají zejména hlodavci. Tito herbivoři jsou především významní post-disperzní predátoři semen a obvykle preferují semena větší velikosti (Hulme 1994b). Hlodavci se ale také významně podílejí na mortalitě semenáčků, které většinou konzumují celé i s kořeny, a dochází tak k jejich úplnému zániku bez šance na regeneraci (Crawley 1997, Hulme 1994a). Hrabavé druhy hlodavců se často živí kořeny a mohou se takto podílet na snížení celkové biomasy rostlin (Hulme 1996). Touto svojí činností je lze řadit i do funkční skupiny herbivorů podzemních částí rostlin.

Jednotliví hlodavci se mohou výrazně lišit ve svém působení na daný rostlinný druh. Příkladem může být působení myši a hrabošů na vlní bob *Lupinus arboreus* (*Fabaceae*). Myši zde představují běžné post-disperzní konzumenty semen nepůsobící výraznější zpomalení růstu populace. Hraboši však konzumují až ta semena, která začala klíčit. Hraboši tak redukují populace tohoto rostlinného druhu mnohem více než myši (Kauffman *et* Maron 2006).

4.3 Hmyz

Mezi bezobratlé herbivory patří mnoho významných a různorodých skupin hmyzu. Jsou to například brouci (*Coleoptera*), motýli (*Lepidoptera*), ploštice (*Heteroptera*), křísi (*Auchenorrhyncha*), rovnokřídli (*Orthoptera*) a také někteří zástupci blanokřídlych (*Hymenoptera*) a dvoukřídlych (*Diptera*). V rámci hmyzu lze rozlišit čtyři hlavní funkčně potravní skupiny – (i) druhy, živící se okusem rostlin; (ii) druhy, živící se sáním na rostlinách; (iii) minující druhy; a (iv) hálkotvorné druhy.

Mezi druhy živící se okusem rostlin lze řadit skupiny, které se tímto způsobem živí celý život (např. někteří brouci, sarančata), ale také skupiny hmyzu, které spásají biomasu rostlin jen v některých, především larválních životních stádiích (např. housenky motýlů). Oproti ostatním funkčním skupinám herbivorů (velcí savci, plži) působí hmyz ve většině případů poměrně menší ztráty rostlinných pletiv a také je způsobuje pomaleji, což může být vysvětlováno malou velikostí jedinců hmyzu a až na výjimky nízkými densitami na daném rostlinném jedinci. Pouze výjimečně dochází při přemnožení hmyzí populace některých druhů k výrazné redukci veškeré biomasy v krátkém časovém úseku (Crawley 1997). Z pohledu jednotlivých rostlinných jedinců může dojít k úplné defoliaci působením

gregariózních larev některých druhů hmyzu (např. motýl hnědásek chrastavcový, *Euphydryas aurinia*) (Hula *et al.* 2004).

Hmyz, který se podílí na spásání zelených rostlinných částí, způsobuje narušení mechanismů fotosyntézy, a snižuje tak rostlinný přísun asimilátů. Listy rostlin mohou být konzumovány celé, často ale dochází jen k jejich částečnému poškození. Schopnost asimilace těchto poškozených listů je většinou částečně zachovaná. V mnoha případech ale dochází k výraznému snížení životnosti těchto listů a k jejich předčasnému opadu. Například larvy brouků rodu *Pyrrhalta* (*Chrysomelidae*) snižovaly průměrnou životnost listů stulíku žlutého (*Nuphar lutea*, *Nymphaeaceae*) o více než polovinu (Wallace *et al.* 1985). Okus působený hmyzem, může rostlinám také nepřímo škodit, například čerpáním zdrojů z kořenů nebo zvýšením pravděpodobnosti napadení rostlin škodlivými patogeny (Crawley 1997).

Vliv hmyzu na rostlinná společenstva bývá často menší než působení ostatních skupin herbivorů (Hulme 1996). Ale tyto herbivoři se také mohou výrazně podílet na mortalitě rostlin, zejména mladých stádií stromů. Například semenáčky dubu (*Quercus emoryi*, *Fagaceae*) byly silně redukovány působením několika druhů hmyzu (McPherson 1993). Významnou roli mají některé druhy hmyzu také jako predisperzní predátoři semen. V případě velkého počtu poškozených a zkonsumovaných semen a malé životnosti semenné banky daného rostlinného druhu mohou hmyzí herbivoři podstatně redukovat rostlinné populace (Kolb *et al.* 2007). Hmyz může konzumovat semena nebo celé plody přímo, ale konzumací plodů také může způsobit zakrnění semen vznikajících uvnitř (Andersen 1988).

Dalším častým způsobem herbivorie hmyzu je získávání živin sáním tekutin z cévních svazků rostlin. Do této funkční skupiny patří pěnodějky (*Cercopoidea*), ploštice (*Heteroptera*) a mšice (*Aphidoidea*). Tyto skupiny se mezi sebou liší podle toho, ze které části cévních svazků sají.

Pěnodějky, přizpůsobené nabodávání vodivých pletiv xylému, odebírají rostlině velké množství tekutin, protože potřebné látky jsou v tomto typu cévních svazků velmi zředěné. Napadené rostliny mají obvykle menší listy, u kterých se mohou vyskytovat deformace. Časté je také přerušování toku tekutiny do listů, které následně odumírají. Tyto procesy vedou k výraznému omezení fotosyntézy. Redukce fotosyntézy je ještě zesílena, protože herbivorie pěnodějek zasahuje i pupeny, a tím je oslabena tvorba nových listů. Ve srovnání s listovým okusem je tedy celkový účinek při stejném odebraném množství živin na rostlinu horší, i když nedochází k přímému odebrání rostlinných pletiv (Meyer 1993).

Negativní působení pěnodějek na rostliny je ještě posíleno skutečností, že nymfy upřednostňují společné krmení v malých skupinkách. Malá skupinka umožňuje lépe překonat obranné mechanismy rostlin a zároveň ještě nedochází ke kompetici mezi jedinci jako v případě masivních infestací. V malých počtech mají nymfy prospěch také ze společného vytváření slinám podobného úkrytu a ušetřenou energii tak mohou využít jinak, například k růstu. Samostatně se vyskytující nymfy jsou proto znevýhodněny a více vystaveny predaci a vysychání (Wise *et al.* 2006).

Jiné skupiny sajícího hmyz, například mšice, napadají vodivá pletiva floému. Rostlinná šťáva v tomto případě obsahuje více živin, hlavně cukry. Oproti předchozím typům herbivorie je v tomto případě negativní dopad na rostliny menší. Rostliny celkem dobře kompenzují vzniklé ztráty i při poměrně velkém napadení. Mšice však mohou škodit i jinak. Vylučováním sladké medovice na listy podporují růst plísní, tím také negativně ovlivňují fotosyntézu. Ve slinách sajícího hmyzu se také mohou vyskytovat fytotoxiny, které způsobují vadnutí rostlin, listové chlorózy, odumírání listů a může dojít i k smrti rostliny. Tento hmyz také bývá přenašečem rostlinných virů a jiných onemocnění (Meyer 1993).

Některé skupiny hmyzu kladou vajíčka přímo do rostlinných pletiv. Vylíhlé larvy se pak živí uvnitř rostlin a způsobují poškození rostlin známé jako miny nebo háčky. Zástupce minujícího hmyzu představují některé druhy blanokřídlých, dvoukřídlých, brouků a motýlů. V případě minování herbivoři spásají rostlinná pletiva mezi oběma epidermis listů. Způsobují tak destrukci buněk obsahující chlorofyl, a zkonsumovaná místa se tak jeví světlejší. Vzniklá poškození způsobují rostlinám snížení asimilace v důsledku ztráty fotosyntetických pletiv a kratší životnosti listů (Rott *et Godfray* 2000).

Výhodou minování je ochrana hmyzích larev před vyschnutím a predátory. Na druhou stranu jsou jedinci minujících herbivorů výrazně nemobilní. Mohou být proto ohroženi předčasným opadem listů nebo okusem větších herbivorů. Minující hmyz je také poměrně často vyhledáván hmyzími parazitoidy (Connor *et Taverner* 1997). V neposlední řadě mohou jedinci minujícího hmyzu při větších densitách na listu trpět vnitrodruhovou kompeticí (Tack *et al.* 2009).

Mezi hmyz tvořící háčky patří například bejlmorky (*Cecidomyiinae*) a žlabatky (*Cynipoidea*). Háčky vznikají působením látek podobných rostlinným hormonům, které larvy produkují. Dospělci při výběru rostlin pro kladení vajíček upřednostňují zdravé rostliny, které nejsou napadené žádnou skupinou herbivorů. Přítomnost jiných herbivorů může v rostlině vyvolat chemickou reakci, a ztížit tak vývoj larev v háčkách. Hodně však

záleží na hustotách výskytu hálkujícího hmyzu. Při vysokých koncentracích dochází často k silné vnitrodruhové kompetici na „neobsazených“ rostlinách a také k zhoršení stavu těchto rostlin. Proto se vhodnými hostiteli mohou stát i rostliny již napadené herbivory (Cronin *et* Abrahamson 2001).

4.4 Plži

Další skupinou bezobratlých herbivorů jsou plži (*Gastropoda*, *Pulmonata*). Tito herbivoři mohou spásat všechny části rostlin, preferují ale zejména růstové meristémy semenáčků (Ehrlén 1995a). Poškození časně na jaře, kdy semenáčky klíčí, výrazně zvyšuje jejich mortalitu (Hanley 1998). Oproti hlodavcům plži nekonzumují semenáčky celé, a proto v některých případech je kompenzace ztrát možná, a semenáčky dále rostou (Hulme 1994a). Poškozené rostliny jsou však výrazně znevýhodněny oproti okolním nepoškozeným jedincům. Většinou dochází ke zpoždění růstu a rostliny také přichází o velkou část nejpříznivějšího období pro tvorbu asimilátů (Leimu *et* Lehtilä 2006).

Plži napadají rostliny během celé sezóny, největšího počtu však dosahují na podzim (Ehrlén 1995a). Dospělé rostliny jsou v tomto období již schopny poměrně úspěšně kompenzovat ztráty biomasy (Hulme 1996). Projevy této kompenzace jsou většinou spojeny s redukcí kvetení, a tedy se snížením plodnosti rostlin (Ehrlén 1995b). Některé rostliny klíčí až na podzim právě v období, kdy je plžů nejvíce, např. starček přímětník (*Senecio jacobaea*). Semenáčky tohoto druhu tvoří časně po vyklíčení sekundární metabolity, a plži je proto nevyhledávají. Na jaře jsou pak tyto mladé rostliny starčku větší, a mají tak výhodu oproti ostatním klíčícím rostlinám zejména při jarním spásání plžů (Hanley 1998).

4.5 Herbivoři podzemních částí rostlin

Podzemní herbivoři často způsobují rostlinám rozsáhlé škody, které mohou mít na rostliny horší vliv než nadzemní herbivorie. Poškození podzemních částí rostlin, jako jsou kořeny, cibule nebo hlízy jsou pro rostliny velice významná, protože tyto orgány obsahují zásobní látky potřebné pro regeneraci rostlinných pletiv po jejich poškození. Navíc kořeny dřevin a víceletých bylin, na rozdíl od nadzemních částí, slouží rostlině více sezon za sebou. Snížení počtu jedinců v populaci rostlinného druhu pak mohou způsobit další stresové faktory, které na rostliny působí, jako je sucho nebo spásání nadzemní biomasy (Blossey *et* Hunt-Joshi 2003).

Na konzumaci podzemních částí rostlin se podílí zejména hmyz a hlístice (*Nematoda*) (Maron 1998, Bardgett *et al.* 1999). Dále pak mohou přispívat svým působením i plži, hlodavci a další skupiny herbivorů, ale většinou pouze fakultativně. Půdní prostředí poskytuje herbivorům ochranu před nepříznivými podmínkami, jako je mráz nebo sucho a také je chrání před mnoha nadzemními predátory a parazity (Simelane 2010).

Konzumace kořenů podzemními herbivory často způsobuje přerušení rostlinných vodivých pletiv. Nadzemní části rostlin proto mohou trpět nedostatkem vody a živin. Rostliny pak vykazují symptomy typické pro sucho, i když je vody v půdě dostatek (Blossey *et* Hunt-Joshi 2003). Přerušení toku asimilátů do kořenů způsobuje vyčerpání zásobních látek z kořenů a zvýšení obsahu živin v listech. Tímto způsobem podzemní herbivoři nepřímo zlepšují podmínky herbivorům listů (Masters *et al.* 1993). Spásání nadzemních částí rostlin ale naopak vyčerpává podzemní zásoby rostlin, a podzemní herbivoři tak získávají potravu s menším obsahem živin (*ibidem*).

4.6 *Vzájemné interakce jednotlivých skupin herbivorů*

Funkční skupiny herbivorů se mohou navzájem výrazně ovlivňovat. Nejčastěji se tak děje nepřímo skrze vliv na charakter vegetace a výživovou kvalitu jednotlivých druhů rostlin. Příklady přímé kompetice herbivorů jsou spíše vzácné (např. Tack *et al.* 2009). Například velcí savci negativně působí na populace hlodavců spásáním porostu bylin i keřů. Nízká a řídká vegetace pak neposkytuje hlodavcům úkryty, a jsou proto daleko více vystaveni predaci. V nepřítomnosti velkých herbivorů tudíž vzrostl počet úkrytů a také se zvýšila dostupnost a kvalita potravy pro malé savce (Smit *et al.* 2001). Podobná situace nastala také v horských ekosystémech, kde výrazně redukovaly biomasu ovce. Na místech, kde se tyto herbivoři nevyskytovali, vzrostla výška porostu. Avšak některé druhy rostlin byly nadále redukovány zvyšující se populací hlodavců (Austrheim *et al.* 2007).

Velcí herbivoři také negativně ovlivňují populace plžů. Většinou redukují množství útočišť v důsledku rozrušování a spásání vegetačního krytu. Tím také způsobují větší vysušení vegetace, které plžům neprospívá (Hanley 1998). Působení plžů a velkých savců může být v některých případech srovnatelné. Obě skupiny výrazně redukovaly množství jedinců v rostlinné populaci zejména při jarním spásání mladých semenáčků (Clear-Hill *et* Silvertown 1997).

Ze srovnání působení jednotlivých skupin na vegetaci jako celek vycházejí obvykle jako nejvýznamnější hlodavci, po nich plži a jako nejméně významný hmyz (Hulme 1996, del Val *et* Crawley 2005). Z výsledků této studie vyplývá, že účinky jednotlivých skupin herbivorů na konkrétní druhy se velmi liší a že jsou zároveň druhově specifické vlivy interakcí jednotlivých skupin herbivorů (del Val *et* Crawley 2005).

5 Vliv herbivorů na populační dynamiku rostlin

V životě rostlinných jedinců lze rozlišit několik vývojových stádií. Jsou to zejména semena, semenáčky, stádium vegetativní rostliny a stádium kvetoucí rostliny. Tyto jednotlivé fáze životního cyklu se liší mezi druhy dobou trvání a životaschopností. Zmiňované rozdíly mezi fázemi životního cyklu pak určují, která stadia jsou významnější pro přežití určitého rostlinného druhu v daných podmínkách (např. Leimu *et* Lehtilä 2006, Maron *et* Crone 2006). Například efemerní rostliny klíčí zpravidla na místech, kde není velká konkurence. Je pro ně proto významná produkce semen a životnost jejich semenné banky. Oproti tomu víceleté rostliny regenerují i ze svých vegetativních částí, a nemusí proto tolik spoléhat na přežití každoroční produkce semen či jejich zásobu v semenné bance (Kolb *et al.* 2007).

Herbivoři neustále poškozují rostliny, a mají tak velký potenciál měnit množství jedinců a jejich distribuci. Mortalita rostlin a jejich semen způsobená herbivory během jednoho vegetačního období může silně redukovat počet jedinců v daném roce. Tyto vysoké ztráty se mohou, ale nemusí projevit během následujících vegetačních sezón. Konkrétní dopady pro daný druh rostliny závisí kromě míry poškození i na životním stádiu, které je herbivory poškozováno (Leimu *et* Lehtilä 2006, Ehrlén 2003).

5.1 Herbivorie semenáčků

Velmi rizikovým stádiem rostlin jsou mladé semenáčky (Gómez 2005). Ze semenné banky klíčí jen určité procento jedinců, proto je redukce semenáčků velmi významná pro populace rostlinných druhů. Mladé rostliny klíčí nejčastěji poblíž mateřské rostliny ve velkých hustotách (Kauffman *et* Maron 2006). Často proto trpí vnitrodruhovou kompeticí o zdroje, jako jsou živiny nebo světlo (Maron *et* Crone 2006). Mortalita semenáčků je velmi vysoká. I relativně malá poškození pro ně mohou být fatální. V případech, kdy jsou semenáčky schopny vyrovnat se s poškozením, většinou kvůli tomuto oslabení nepřežijí v silné kompetici okolních rostlin (Hanley 1998). Kromě herbivorie způsobují mortalitu semenáčků také různé druhy patogenů nebo disturbance, jako pošlapání či pád stromu nebo i prudké výkyvy počasí (Crawley 1997).

Míra herbivorie semenáčků se často liší v závislosti na okolních rostlinách, mezi nimiž semenáčky klíčí. Semenáčky mají vyšší pravděpodobnost přežití, pokud rostou poblíž druhů, které nejsou herbivory vyhledávány, například kvůli silné chemické obraně těchto druhů (Hanley 1998). Podobně tomu může být v případech, kdy semenáčky klíčí

pod ochranou husté vegetace (Gómez 2005). Naopak v blízkosti rodičovského druhu, kde často klíčí většina semenáčků ve velkých hustotách, bývá jejich herbivorie zpravidla daleko vyšší (Janzen 1970). Jedinci, kteří vyklíčili ve větších vzdálenostech od rodičovských rostlin, mají menší pravděpodobnost napadení herbivory, kteří se živí na rostlinách stejného druhu (Hanley 1998). Například semenáčky dubu (*Quercus petraea*) byly pod korunami dospělých stromů daleko více napadány několika druhy housenek než semenáčky ve větších vzdálenostech nebo rostoucí pod jinými druhy, například pod břízami (Humphrey *et Swaine* 1997).

Pro klíčení semenáčků velkého množství druhů jsou velmi důležité disturbance (Turnbull *et al.* 2000). Narušením zapojené vegetace jsou tvořena místa, kde mohou noví jedinci klíčit s menší kompeticí než v souvisle zapojené vegetaci. Kromě jiných příčin mohou vhodná místa ke klíčení vytvářet sešlapáním velcí herbivoři (Stammel *et al.* 2006), a tak jejich působení nemusí být vždy negativní. V místech s nízkou četností disturbance mohou mít výhodu rostliny, které produkují větší semena s větším obsahem zdrojů. Semenáčky z nich vzniklé jsou schopny se lépe uchytit, klíčit i ve velkém zastínění a lépe odolávat herbivorii (Hanley 1998). Na druhou stranu se však taková semena mohou častěji stát terčem postdispersních predátorů semen (např. hlodavců, Hulme 1994b).

Významné pro přežití semenáčků je také načasování klíčení. Jedinci, kteří v sezoně klíčí dříve, mají vyšší pravděpodobnost přežití než semenáčky klíčící později, protože tak uniknou herbivorům, jejichž množství a intenzita spásání se s postupujícím vegetačním obdobím zvyšuje (např. Ehrlén 1995a). Vliv herbivorů není však závislý pouze na načasování, ale také na podmínkách prostředí, v kterých herbivorie působí. Příkladem může být limitace druhu starček přímětník (*Senecio jacobaea*) herbivory v závislosti na míře disturbance (McEvoy *et Coombs* 1999). Nízká míra disturbance stanoviště, způsobuje silnou kompetici o místa ke klíčení, a tudíž v těchto podmínkách je efekt herbivorie mnohem větší. Dochází tak k redukci stávajících i nových jedinců, a tím k postupnému zániku celé populace. V momentě, kdy je míra disturbance vysoká, dovede se populace starček s působením herbivora vyrovnat. V jiných případech tedy herbivorie způsobující mortalitu semenáčků (a také dospělých rostlin) nemusí být pro rostlinnou populaci destruktivní. Vzniklé ztráty mohou být kompenzovány sníženou vnitrodruhovou kompeticí, a může tak dojít k zlepšení přežití a plodnosti jedinců, kteří herbivorii unikli (Maron *et Crone* 2006).

5.2 Herbivorie dospělých rostlin

Dospělé rostliny jsou oproti semenáčkům většinou poměrně odolné vůči negativním vlivům, jako je herbivorie, a jejich mortalita obvykle není vysoká (Kolb *et al.* 2007). Rostliny bývají schopné reagovat na poškození kompenzačním růstem, zvláště dlouhověké druhy s velkými zásobními rezervami zdrojů nebo druhy rostoucí na stanovištích s vysokým obsahem živin (Leimu *et Lehtilä* 2006). Některé druhy vytrvalých rostlin naopak po poškození dále nerostou a klíčí znovu až další rok. V tomto případě můžeme hovořit o tzv. „dormantním stádiu“ dospělé rostliny. Většinou se tak děje po poškození počátečních růstových meristémů (Ehrlén 1995b). V jiných případech rostliny opětovně vyrostou, ale nové výhonky mohou být menší a později nesou méně květů a plodů (Crawley 1989) nebo zůstanou pouze vegetativní (Bowers *et Stamp* 1993, Ehrlén 1995a). Významné pro rostliny mohou být také výkyvy klimatických podmínek. Například během suchých let se suchomilné rostliny stanou téměř jediným zdrojem potravy pro herbivory, přičemž v letech s dostatkem srážek se herbivorie těchto druhů výrazněji neprojeví (Gómez 2005).

Rostliny ztrácí velkou část svých pletiv především působením herbivorů - generalistů. Jsou to zejména velcí pasoucí se kopytníci, kteří způsobují škody také pošlapáním vegetace (Stammell *et al.* 2006). Následky pro rostlinu závisí především na době, kdy k poškození došlo. Spásání zelených částí rostlin omezuje produkci asimilátů, a redukuje také celé následující období, po které mohla asimilace probíhat (Sand-Jensen *et al.* 1994). Z tohoto důvodu mají vyšší pravděpodobnost mortality rostliny, které utrpěly ztráty svých pletiv velmi časně ve vegetačním období (Ehrlén 1995b). Pozdější ztráty pletiv většinou utrpí jedinci, když jsou větší, a jsou schopni se s nimi vyrovnat například kompenzačním růstem. Také již měli možnost uložit většinu asimilátů z vegetační sezóny v zásobních orgánech (Leimu *et Lehtilä* 2006).

Některé skupiny herbivorů často přednostně konzumují rostlinné části, jako jsou kořeny a hlízy, nebo také pupeny a mladé listy (Crawley 1997). Pro rostliny jsou ztráty těchto orgánů velmi významné, protože často obsahují zásobní látky nebo živiny s obsahem dusíku. Důvodem, proč herbivoři upřednostňují například mladé listy před staršími, může být jejich obsah živin klesající s věkem a zároveň rostoucí tuhost listů. Mladé listy jsou také zpravidla fotosynteticky aktivnější, než listy starší, které bývají často zastíněny. Rostliny proto často chrání své mladé listy před herbivorií pomocí sekundárních metabolitů (Bowers *et Stamp* 1993). Opačný případ, kdy jsou starší listy více chráněny než

mladé, může také nastat. Děje se tak zejména u rostlin, které chrání své listy fenolickými látkami, u nichž trvá jejich syntéza relativně dlouho (Tack *et al.* 2009).

Význam herbivorie vegetativních rostlinných částí se také může velmi lišit v přítomnosti více skupin herbivorů. Jejich působení se může navzájem posílit i zeslabit. V případě rostliny *Vincetoxicum hirsutum* (*Asclepiadaceae*) měla zvyšující se predace semen větší vliv na populační dynamiku tohoto druhu než herbivorie listů. Důvodem může být poměrně pozdní poškození listů a načasování predace semen těsně před jejich rozptylem, kdy docházelo k velkým ztrátám zralých plodů (Leimu *et Lehtilä* 2006).

Podobný výklad naznačují výzkumy vlivu různých typů herbivorie na populační dynamiku hrachoru jarního (*Lathyrus vernus*, *Fabaceae*) (Ehrlén 1995b). Velký vliv měla poškození růstových meristémů vzniklá brzy na jaře obvykle působením plžů. Kromě ztráty výhodné části vegetačního období (před olistěním dřevin) způsobují tyto škody také vyšší mortalitu jedinců hrachoru. Později během sezóny konzumuje velkou část nadzemních pletiv vysoká zvěř nebo dobytek a na spásání listů se podílí také hmyz. Tyto ztráty způsobené hmyzem a savci mírně zvyšují mortalitu rostlin, ale zejména byla redukována plodnost zasažených rostlin, protože rostliny investují své zdroje více do obnovy zelených částí než do tvorby květů a plodů. Přítomni byli také predátoři semen, kteří neovlivňovali mortalitu dospělých rostlin, ale pouze redukovali množství semen a tím plodnost rostlin. Nejvyšší mortalitu působila jarní herbivorie plžů, a měla tak největší dopad na populační dynamiku hrachoru jarního (Ehrlén 1995b).

Na změnách populační dynamiky mnoha druhů rostlin se často podílí podzemní herbivorie (Maron 1998). Velký vliv může mít působení (podzemních) herbivorů na diverzitu a sukcesi rostlinného společenstva. Potlačení dominantního druhu dojde ke snížení kompetice mezi jedinci ve společenstvu, a je tak umožněn rozvoj ostatních druhů (Carson *et Root* 2000). Někdy však pokles kompetice může také způsobit invazi společenstva (Schädler *et al.* 2004). V případě druhu pcháč oset (*Cirsium arvense*, *Asteraceae*), jehož kořeny byly napadeny hálkotvorným hmyzem (*Cleonis pigra*, *Curculionidae*) došlo k oslabení dominance tohoto druhu pcháče. Jeho místo však nahradil jiný kompetičně silný druh (*Epilobium adnatum*, *Onagraceae*), a ke zvýšení druhové diverzity společenstva tak nedošlo (ibidem).

Podzemní herbivorie často ovlivňuje rostlinnou plodnost redukcí nadzemní biomasy. Následně pak obvykle dochází k nižší produkci květů a plodů (např. Simelane 2010). Poškození podzemních rostlinných částí může také způsobit jejich zakrnění nebo deformace (např. De Clerck-Floate *et Wikeem* 2009). Rovněž může poškození epidermis

kořenů usnadnit napadení rostlin půdními patogeny (např. Weed *et al.* 2011). Podzemní herbivorie tedy z mnoha důvodů silně působí na složení rostlinného společenstva, a proto může být také vhodným nástrojem pro biologickou kontrolu zavlečených rostlin (Gerber *et al.* 2007).

5.3 Herbivorie reprodukčních částí rostlin

Herbivorie květů a květenství většinou významně neovlivňuje mortalitu poškozeného jedince, ale má vliv na celkové množství semen, které rostlina vyprodukuje. Velcí herbivoři i semenožravý hmyz napadají spíše velké rostliny s nápadným květenstvím (např. Ehrlén 1995a). V některých případech mohou být ztráty květů kompenzovány laterálním větvením stonku (Maron *et Crone* 2006). Poškození květů může být také významné z hlediska rostlinných opylovačů. Například napadení rostliny *Isomeris arborea* (Capparaceae) broukem (*Meligethes rufimanus*, Nitidulidae) způsobilo mírné poškození květů a menší produkci nektaru. Návštěvnost květů opylovači však výrazně klesla, a rostlinná produkce semen tak byla velmi omezena (Krupnick *et al.* 1999).

Pro populační dynamiku rostlinného druhu může mít význam také predace semen. Konzumace semen přímo na mateřské rostlině (pre-disperzní predace) způsobuje poměrně velké škody. V extrémních případech mohou být zkonsumována nebo poškozena všechna semena, a přísun nových jedinců do populace je tak výrazně omezen (Kolb *et al.* 2007). Nepřímo mohou semena také poškodit například některé skupiny hmyzu, které poškozením plodu způsobí zakrnění semínek vyvíjejících se uvnitř (Andersen 1988).

Predace semen hraje větší roli u populací, které jsou omezeny ve svém růstu přísunem semen, jako jsou monokarpické a krátce žijící rostliny nebo rostliny s přechodnou semennou bankou, které se málo rozmnožují vegetativně (Münzbergová 2005). Příkladem může být druh *Cirsium canescens*. Hmyz podstatně redukoval rostlinná květenství, a tím také omezil produkci semen, vznik nových jedinců a rovněž fitness mateřské rostliny, což ohrozilo populaci tohoto druhu pcháče (Louda *et Potvin* 1995). K podobné situaci dochází také například redukcí reprodukčních částí monokarpických rostlin rodu *Erysimum*, které se vůbec vegetativně nerozmnožují (Gómez 2005).

Oproti tomu post-disperzní predace nezpůsobuje tak výrazné ztráty, protože jsou semena rozptýlena na poměrně velkou plochu. Post-disperzní predací jsou více ohroženy rostliny, jejichž semena mají větší velikost (Maron *et Crone* 2006). Redukce semen však nemusí být pro rostlinu určující kvůli vlivu dormance a velké semenné banky (Kauffman *et*

Maron 2006). Se zvyšující se dobou dormance roste riziko predace těchto semen a také ztráta jejich životaschopnosti.

Granivorní herbivoři mohou mít v některých případech pozitivní vliv na rostlinnou populační dynamiku. Konzumace semen (pre- i postdisperzní) může přispět k šíření rostlinných druhů. Některá semena například musí projít trávicím traktem nebo musí být alespoň částečně narušena, aby byla schopna vyklíčit (Cosyns *et al.* 2005). Někteří herbivoři, zejména ptáci nebo hlodavci si tvoří zimní zásoby semen, z nichž mnohé nejsou využity a na jaře z nich vyrostou noví jedinci (Crawley 1997). V neposlední řadě jsou semena šířena také mravenci. Často se jedná o rostliny, jejichž semena mají část - elaiosom, která láká mravence a kterou tyto herbivoři konzumují bez negativního vlivu na klíčení semen (Castro *et al.* 2010).

6 Užití herbivorů při biologické kontrole

6.1 Proč usilovat o biologickou kontrolu – problém invazních rostlin

Celosvětovým problémem je šíření druhů do oblastí, ve kterých se dříve tyto druhy nevyskytovaly a nemají zde tedy přirozené nepřátele. Činnost člověka ať již úmyslná či nevědomá často pomohla druhům překonat přírodní bariéry i velké vzdálenosti nutné k rozšíření do nových oblastí (Pimentel *et al.* 2001). Tyto nepůvodní druhy většinou narušují funkci ekosystémů a mohou se stát invazními (např. Blossey *et al.* 2001).

Invazní rostliny obsazují nová stanoviště, a vytlačují tak domácí druhy, které jim nejsou schopny konkurovat (Liu *et al.* 2006). To vede k poklesu biodiverzity a v extrémních případech ke vzniku jednodruhových společenstev. Dochází tak ke změnám v potravním řetězci ekosystému (Hansen *et al.* 2006). Nepůvodní a invazní rostliny mohou také narušit rychlost rozkladu biomasy, a změnit tím složení společenstva dekompozitorů (Rhoades *et al.* 2002). U vodních invazních rostlin také může dojít ke zvýšení uvolňování fosforu do vody a následné eutrofizaci (Hussner *et al.* 2010). Uvolňování živin do prostředí ať již vodního nebo suchozemského zvyšuje pravděpodobnost (dalších) invazí těchto stanovišť (Prach *et al.* 1997).

Příkladem může být vodní rostlina *Alternanthera philoxeroides* (laskavcovité – *Amaranthaceae*) invazní v jižní Africe. Tato rostlina silně přeměňuje své okolí tvorbou hustých koberců vegetace, které zarůstají jezera, řeky i přehrady. Ovlivňuje také obsah živin (převážně fosforu) ve vodě. Dále pak zvyšuje sedimentaci a během rozkladu vegetace často dochází k deficitu kyslíku ve vodě. Ve vodách zarostlých *Alternanthera philoxeroides* většinou uhynou ryby a také může nastat přemnožení hmyzu, zejména komárů, kteří jsou přenašeči malárie. Touto cestou mohou invazní druhy nepřímo ovlivňovat i lidské zdraví (Denslow *et al.* 2005).

Důvody, proč se invazní rostliny často rychle šíří, jsou ve většině případů intenzivní vegetativní rozmnožování, někdy i velká regenerační schopnost a velká semenná banka (Pyšek *et al.* 2003). Semena jsou většinou velmi odolná a s vysokou klíčivostí i po mnoha letech a v širokém rozmezí vegetačních podmínek (Erfmeier *et al.* 2005). Dalšími vlastnostmi invazních rostlin, které je zvýhodňují oproti domácím druhům v nových lokalitách, bývají často také velká počáteční růstová rychlost a dobrá šířitelnost semen na velké vzdálenosti pomocí větru, vody a také živočichů včetně člověka (Herben 1997).

Nepůvodním rostlinám a jejich šíření napomáhají také disturbance stanovišť. Narušením souvislého vegetačního krytu vznikají nové niky pro nepůvodní rostliny. Velká část těchto disturbancí je působena lidskou činností, proto jsou antropogenní stanoviště jedněmi z nejvíce invazemi zasažených oblastí (Prach *et* Pysek 1997). Rostlinným invazím přispívají přírodní i antropogenní koridory, jako jsou vodní toky a komunikace. V obou případech dochází k většímu šíření rostlin i na velké vzdálenosti (Mihulka 1997).

Invazi nepůvodních rostlin může také v některých případech napomoci lepší obrana než mají domácí druhy. Například bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*), který se rozšířil do Evropy z Kavkazu a je silně invazní rostlinou i u nás, se brání svému napadení chemickou obranou sekundárními metabolity, silnou epidermis s trichomy a obsahuje také velmi málo živin pro případné herbivory (Hansen *et al.* 2006). Druhy křídlatek (*Reynoutria*) se zase brání tak, že jejich kořeny vylučují fenolické látky, které brání klíčení semen v jejich okolí (Vrchotová *et* Šerá 2008).

Nepůvodní rostliny se nemusí vždy stát invazními. V mnoha případech se druh neujme nebo neinvaduje. Podle tzv. „ten’s rule“ se usuzuje, že asi 10% introdukovaných druhů dokáže přizpůsobit se novému prostředí. Z těchto přizpůsobených přibližně 10% druhů zdomácní a dále se pak z nich asi 10% stane invazní. Celkově tedy v novém prostředí škodí velmi malé procento rostlinných druhů (Richardson *et* Pysek 2006).

Škody způsobené nepůvodními druhy nemusí být hned na první pohled patrné. Tyto rostliny mohou nepřímo ohrožovat domácí druhy například kompeticí o zdroje (světlo, voda, živiny) nebo o opylovače (Brown *et* Mitchell 2001). Smíšení pylů cizích druhů s příbuznými domácími také přispívá ke zvýšení rizika hybridizace (Blossey *et al.* 2001).

Jedním z převládajících názorů na úspěch invazních rostlin v nových biotopech je tzv. „enemy release hypothesis“ (Colautti *et al.* 2004, Hansen *et al.* 2006). Při přechodu druhu do nového prostředí rostlina unikne z dosahu svých přirozených specializovaných nepřátel (herbivoři, predátoři semen, paraziti a různé patogeny), a je jí tak umožněn jednodušší a rychlejší vývoj, který se projeví větší produkcí biomasy, zvýšením plodnosti (Liu *et* Stiling 2006). Pokud byla rostlina v původním stanovišti limitována zdroji, například kvůli potřebě syntézy obranných látek, dojde u ní v novém prostředí k navýšení kompetiční schopnosti a hrozí, že se stane invazní (Colautti *et al.* 2004). Únik rostliny od svých přizpůsobených nepřátel může také vést k redukci investic do vlastní obrany, a tím mohou být tyto zdroje využity pro růst a reprodukci (Meyer *et* Hull-Sanders 2008).

Domácí herbivoři většinou invazní rostliny nekonzumují vůbec nebo jen málo, protože jsou spíše přizpůsobeni domácí flóře (Hansen *et al.* 2006). Úspěšněji bývají

kolonizovány herbivory nepůvodní druhy, které jsou příbuzné domácím rostlinám. Takové druhy mívají podobné složení ochranných látek i nutriční hodnotu (Bezděk 1997).

Obranou proti invazním rostlinám může být jejich mechanické odstraňování, jako je vyřezávání či kosení a dále pak vypalování nebo naopak zaplavování (Blossey *et al.* 2001). Tyto varianty jsou většinou možné pouze v malých měřítkách, nebývají moc úspěšné a mohou být velmi destruktivní pro celé společenstvo. Jiným řešením může být použití herbicidů. Přitom ale často dochází k transportu nežádoucích látek do půdy a vody (Fletcher *et al.* 2004).

Ekologicky šetrnější a někdy i účinnější metodou může být biologická kontrola (biokontrola). Jedná se o úmyslné zavlečení herbivora z původního biotopu invazní rostliny, aby v novém prostředí tyto rostliny redukoval (tzv. EEH „enemy of my enemy hypothesis, Colautti *et al.* 2004). Mělo by se jednat o monofága – specialistu, který se tedy živí výhradně tímto druhem rostliny (Bezděk 1997). Dále by měly následovat pokusy a pozorování, jak se introdukovaný herbivor dlouhodobě chová v nových podmínkách, a dále pak schválení mezinárodní organizací OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development) (Hansen *et al.* 2006).

6.2 Příklady úspěšné a neúspěšné biologické kontroly

V některých případech však přes mnohá opatření může dojít i k celému převrácení principu biokontroly. Většinou jsou introdukcí nepůvodního herbivora narušeny mezidruhové vztahy a ostatní organismy ve společenstvu pak reagují jinak, než je očekáváno (Colautti *et al.* 2004). Introdukovaný druh pak často začne konzumovat domácí druhy, které na něj nejsou svou obranou přizpůsobené, a může tak redukovat i druhy, z nichž některé mohou být vzácné nebo endemické (Crawley 1989).

Příkladem takové neúspěšné biokontroly může být introdukce dvou zástupců čeledi vrtulovití (*Tephritidae*) za účelem redukce nepůvodní chrpy (*Centaurea maculosa*). Larvy tohoto hmyzu, které tvoří své háčky v květenství chrpy, se staly oblíbenou potravou místních hlodavců (křeček dlouhoocasý *Peromyscus maniculatus*). Společnou konzumací larev a semeníku rostlin došlo k šíření semen chrpy trusem hlodavců do okolí. Semena schopná klíčení byla nalezena i ve vývrzcích sov, které tyto hlodavce loví. K redukci chrpy tedy nedošlo, introdukce paradoxně napomohla dalšímu šíření nepůvodní rostliny, a to na poměrně velké vzdálenosti (Colautti *et al.* 2004).

Naopak v případě redukce nepůvodního bodláku níčí (*Carduus nutans*, *Asteraceae*) ve Virginii velmi pomohla introdukce nosatce (*Rhinocyllus conicus*, *Curculionidae*). Tento druh konzumuje velké množství semen bodláku nebo je zanechává poškozená. Byla pozorována až 90% redukce bodláku včetně úplné eliminace jeho některých ploch. Dále následovala obnova původního rostlinného krytu (Denslow et D'Antonio 2005).

V některých případech bylo pro biologickou kontrolu použito více druhů. Například u kontroly druhu *Ageratina riparia* (*Asteraceae*) na Havaji. Tento druh introdukovaný kolem roku 1925 se hojně rozšířil na loukách a pastvinách a zasáhl také do lesního podrostu. K biokontrolě byla použita kombinace houby (*Entyloma ageratinae*), dvoukřídlého hmyzu (*Procecidochares alani*) a motýla (*Oidaematophorus beneficus*). Došlo zde k velmi úspěšné redukci, kdy zůstalo jen několik rozptýlených zakrslých jedinců druhu *Ageratina riparia*. V tomto případě se introdukovaní škůdci velmi dobře doplňovali. Dvoukřídlí efektivněji redukovali populace v suchých oblastech, oproti tomu houby působily spíše v chladných a vlhkých biotopech (Trujillo 2005).

Úspěšná bývá často biokontrola pomocí herbivorů živících se kořeny. V případě pryšce obecného (*Euphorbia esula*, *Euphorbiaceae*), který je invazní v severoamerických prériích byly introdukovány některé druhy dřepčků (rod *Aphthona*, *Chrysomelidae* - mandelinkovití), jejichž larvy se živí právě kořeny pryšce. Tento invazní druh se vyskytuje v široké škále půdních podmínek, proto byl pro každý specifický habitat vybrán jiný druh dřepčika. Lepších výsledků v redukci druhu *Euphorbia* bylo dosahováno kombinací biokontroly s použitím herbicidů (Lym et Nelson 2002).

6.3 Obecné charakteristiky úspěšných a neúspěšných příkladů biologické kontroly

V boji s rostlinnými invazemi jsou většinou používáni specialisté – druhy živící se cíleně určitým druhem rostliny, protože pro zachování původního biotopu je velmi významné vyloučit spásání domácích druhů rostlin nepůvodními herbivory (Hansen *et al.* 2006). Při biologické kontrole jsou proto hlavně využívány různé skupiny hmyzu, které jsou často potravně specializovány na určitý rostlinný druh. V některých případech však i specialista může začít konzumovat domácí druhy, a to často z důvodu menší chemické obrany těchto rostlin (Colautti *et al.* 2004).

Mnoho specialistů se vyskytuje zejména mezi predátory semen a při biologické kontrole jsou poměrně hojně využívány (např. Seastedt *et al.* 2003). Populace rostlinného druhu není často příliš ohrožena ani při vysokých ztrátách semen pokud tyto herbivoři

konzumují pouze semena a vůbec nepoškozují rodičovské rostliny. Je totiž velmi pravděpodobné, že alespoň malá část semen přežije a v další sezóně vyklíčí. V těchto případech je pak pro biokontrolu rozhodující množství zkonzumovaných nebo poškozených semen, vytrvalost semenné banky (Crawley 1989), jakož i relativní význam produkce semen oproti dalším stádiím (např. přežívání semenáčků či dospělých rostlin).

V určitých případech však může biologická kontrola z mnoha různých důvodů neuspět. Populace hmyzu často nedosáhne dostatečné velikosti, aby byla schopna omezit invazní rostlinný druh. Může to být například z důvodu nízkého obsahu živin v rostlinách, kterými se tyto herbivoři živí. Dochází k omezení reprodukce hmyzu, a množství herbivorů pak není dostatečné k redukci tohoto rostlinného druhu (Crawley 1989). V mnoha dalších případech mohou být populace herbivorů redukovány nepříznivým počasím nebo také některými z domácích predátorů, parazitů nebo patogenů (Hansen *et al.* 2006). Hůře jsou také kontrolovány druhy s velkými rezervami živin v zásobních orgánech, jako jsou kořeny, hlízy nebo oddenky. Takové rostliny jsou schopny opakovaně kompenzovat ztráty listů, květů a někdy i všech nadzemních částí (Crawley 1989).

Velmi úspěšná může být biologická kontrola podzemními herbivory (Gerber *et al.* 2007). Tito herbivoři působí dlouhodobě, většinou kvůli dlouhému larválnímu období, a jsou také schopni poměrně velkého promoření populací cílového druhu (Blossey *et* Hunt-Joshi 2003). Konzumace podzemních zásobních orgánů způsobuje snížení schopnosti kompenzačního růstu rostlin (Weed *et al.* 2011). Kvůli ztrátám podzemní biomasy tvoří rostliny méně květů a plodů, a mohou tak být částečně redukovány druhy šířící se převážně semeny, například *Lupinus arboreus*, (bobovité, *Fabaceae*) (Maron 1998). Poškození také může umožnit napadení rostlin půdními patogeny, a často tak přispět k úspěchu biokontroly (Weed *et al.* 2011).

Kombinace podzemní a nadzemní herbivorie při biologické kontrole nemusí být vhodná, protože spásání nadzemních částí rostlin vyčerpává jejich zásoby v kořenech a jiných zásobních orgánech rostlin, kterými se živí podzemní herbivoři, a jejich vliv je tak potlačen (Blossey *et* Hunt-Joshi 2003). Existují ale případy, kdy byly takto populace invazních rostlin poměrně výrazně redukovány. Často se jednalo o larvy hmyzu živící se kořeny a jejich dospělce konzumující nadzemní části téže rostliny. V tomto případě většinou nedochází ke kompetici. Larvy konzumují podzemní části rostlin dříve v sezóně a svým působením zamezují ukládání živin do kořenů. Posléze dospělci konzumují listy s vyšším obsahem živin. Příkladem může být rostlina Lantana měnivá (*Lantana camara*, *Verbenaceae*), která je invazní v Jižní Africe a její populace je úspěšně redukována

nadzemním i podzemním spásáním druhu *Longitarsus bethae* (*Chrysomelidae*, Simelane 2010).

7 Diskuse literární rešerše

V přírodních ekosystémech dochází k vzájemné regulaci trofických úrovní, které jsou představovány hlavně rostlinami, herbivory a predátory. Herbivoři konzumují rostliny, a ovlivňují tak například sukcesi nebo druhovou diverzitu rostlinného společenstva (Carson *et Root* 2000). Vliv herbivorů se výrazně zvyšuje, pokud ve společenstvu nejsou přítomni predátoři. Naopak v situacích, kdy je predátorů dostatek, mohou být výrazně redukováni herbivoři, což má pozitivní vliv na rostliny (*top down effect*, Lampert *et Sommer* 1997).

Na konzumaci rostlin se podílí mnoho skupin herbivorů, mezi které se řadí obratlovci i bezobratlí živočichové. Jejich působením se zvyšuje pravděpodobnost rostlinné mortality a obvykle klesá schopnost kompetice rostlin (Crawley 1989). Záleží však na intenzitě, načasování a způsobu herbivorie. Například hmyz škodí rostlinám za běžných podmínek v lučních ekosystémech v daleko menší míře než plži nebo obratlovci (Hulme 1996).

Herbivoři kromě rostlin ovlivňují i sebe navzájem. Silnou přímou kompeticí trpí především zástupci hmyzích druhů, obvykle při vyšších hustotách jedinců v rámci jedné rostliny nebo listu (Tack *et al.* 2009). V jiných situacích se spíše jedná o vzájemné ovlivňování jednotlivých funkčních skupin herbivorů, např. působení velkých savců na hlodavce nebo plže. Velcí savci spásáním vegetace omezují dostupnost potravy a úkrytů pro ostatní herbivory, jejichž populace jsou tak výrazně menší než, když velcí savci nejsou přítomni (Smit *et al.* 2001).

V důsledku působení herbivorů se u rostlin vyvinula řada obranných mechanismů. Patří mezi ně různé mechanické bariéry, jako jsou trny nebo trichomy a také tvorba sekundárních metabolitů. Sekundární metabolity mohou být na bázi uhlíku, což vede ke snížení stravitelnosti rostlin a k relativnímu snížení obsahu živin v rostlině. Nebo se jedná o látky na bázi dusíku, které často způsobují jedovatost rostlin, a mají tak přímý odpudivý vliv na herbivory (Crawley 1997). Herbivoři na tuto obranu rostlin reagují mnohými adaptacemi. Některé druhy herbivorů jsou například přizpůsobeny určitému typu metabolitů, které využívají pro svoji vlastní obranu před predátory kumulací v těle (např. Trigo 2000). Často se tak stávají specialisty daného rostlinného druhu (Bonsall 2003).

Rostliny tvoří obranné látky v závislosti na mnoha faktorech, ale jedním z velmi významných je délka jejich života. Jednoleté byliny proto nemívají téměř žádné sekundární metabolity. Naopak víceleté rostliny obsahují v mnoha případech vysoké koncentrace sekundárních metabolitů, často druhově specifických. Jiným řešením může být indukovaná obrana, kdy dochází k syntéze metabolitů nebo k jejich přesměrování do postižených částí

až po napadení rostliny (Gatehouse 2002). Některé druhy rostlin produkují po poškození do svého okolí těkavé látky, a rostliny se tak brání převážně hmyzím herbivorům. Uvolňování těkavých látek odrazuje herbivory, ale také láká jejich predátory a parazity (Bennett *et* Wallsgrove 1994).

Pro rostliny a jejich populační dynamiku je velmi významné, jaká rostlinná stádia či části jsou konzumovány. Vzniklé škody ovlivňují rostliny různými způsoby v závislosti na jejich životní strategii. Nejzranitelnější jsou mladá stádia rostlin. Jejich ztráty způsobují omezení přísunu nových jedinců do populace, což může vést až k eliminaci populace zvláště krátce žijících rostlinných druhů. Poškození semenáčků většinou vedou k jejich mortalitě ať už přímo nebo ztrátou kompetiční schopnosti (Maron *et* Crone 2006).

Jednou z příčin mortality semenáčků je pošlapání velkými savci (Stammell *et al.* 2006). Ale jejich vliv na rostlinné populace není vždy jen negativní. Tito herbivoři způsobují disturbance stanovišť, které snižují kompetici mezi rostlinami. Zlepšují tak podmínky pro klíčení a také pro ostatní rostliny, které unikly herbivorii i pošlapání. Míra disturbance stanovišť je proto velmi významná. Pokud je na stanovišti malá míra disturbance, může dojít až k extinkci rostlinného druhu, např. protože při vysoké kompetici semena málo klíčí (McEvoy *et* Coombs 1999).

Oproti semenáčkům jsou dospělé rostliny mnohem odolnější (Kolb *et al.* 2007). Rostliny většinou reagují na ztráty kompenzačním růstem, což vede k čerpání jejich zásob. Poškozené rostliny proto produkují méně květů a plodů, a obvykle tak dochází spíše k poklesu plodnosti rostlin než k jejich mortalitě. Záleží však také na tom, jaké rostlinné části jsou konzumovány. Kromě velkých savců, kteří spásají rostliny prakticky celé, upřednostňuje většina ostatních herbivorů živinami bohatší části rostlin, jako jsou semena mladé listy, pupeny nebo kořeny (Crawley 1997).

Ztráty nadzemních rostlinných pletiv způsobují zkrácení asimilačního období. Proto spásání rostlin časně na jaře je významnější než později v sezóně, kdy rostliny již ukládají asimiláty v zásobních orgánech (Leimu *et* Lehtilä 2006). Redukcí nadzemních ale i podzemních částí rostlin dochází k poklesu plodnosti rostlin. Rostliny přerozdělují své zdroje spíše do růstu a obrany než do produkce květů a plodů (Crawley 1989). V některých případech zůstanou obnovené výhonky pouze vegetativní (Ehrlén 1995a).

Podobně jako ztráty zelených pletiv se také poškození podzemních částí podílejí na snížení plodnosti rostlin. Podzemní herbivorie většinou v kombinaci s dalšími stresovými faktory, jako je sucho nebo spásání nadzemních částí, zvyšuje pravděpodobnost mortality již ustavených rostlinných jedinců (Blossey *et* Hunt-Joshi 2003).

Vliv konzumace reprodukčních částí rostlin na jejich populační dynamiku záleží na životní strategii daného druhu. Velké ztráty jedinců způsobuje pre-disperzní predace semen, ale způsobené snížení počtu vyprodukovaných semen nemusí být příliš významné zejména pro víceleté (a polykarpické) rostlinné druhy, které mají velkou a vytrvalou semennou banku (Kolb *et al.* 2007). Na druhou stranu populace rostlinných druhů, které se rozmnožují jednou za život (monokarpické, speciálně pak efemerní a jednoleté) a mají přechodnou semennou banku, mohou být ztrátami reprodukčních částí výrazně negativně ovlivněny a v některých případech i úplně eliminovány (Louda *et al.* 1995). Tento efekt může být do jisté míry kompenzován vegetativním rozmnožováním druhu (Münzbergová 2005).

Jedním z hlavních problémů přírodních ekosystémů je invaze rostlinných druhů (často díky lidské činnosti) do oblastí, kde se přirozeně nevyskytují. Nepůvodní druhy v novém prostředí nemají přirozené nepřátele, a proto se mohou začít nekontrolovatelně šířit, pokud k tomu mají předpoklady (Colautti *et al.* 2004). K vlastnostem invazních rostlin často patří velká produkce dobře šířitelných semen, dlouhotrvající semenná banka nebo schopnost rozmnožovat se vegetativně (Prach *et al.* 1997). V nových biotopech pak invazní rostliny mohou způsobovat například pokles diverzity společenstva (Hansen *et al.* 2006) nebo eutrofizaci (Hussner *et al.* 2010).

Vliv herbivorů na populace rostlinných druhů je využíván při biologické kontrole invazních rostlin. Jedná se většinou o introdukci herbivora z původního biotopu invazní rostliny, který se živí pouze tímto druhem. Pro biologickou kontrolu bývají vybírány nejčastěji druhy herbivorů z řad hmyzu. Ostatní funkční skupiny herbivorů jsou spíše generalisté, a tudíž méně vhodné pro biologickou kontrolu. V mnoha studiích zkoumajících biologickou kontrolu (např. Crawley 1989, Seastedt *et al.* 2003) byly pro redukci invazního druhu použity predátoři semen. Tito herbivoři jsou většinou výhradní specialisté a téměř nikdy nezačnou konzumovat jiný domácí rostlinný druh. Populace invazních rostlin však obvykle nejsou limitovány produkcí semen.

Daleko efektivněji proto působí monofágní herbivoři zaměřeni na spásání jiných částí rostlin, zejména se podle několika studií osvědčila herbivorie podzemních zásobních orgánů rostlin (např. Blossey *et al.* 2003, Gerber *et al.* 2007). Herbivoři působící na kořenech rostlin snižují rostlinnou plodnost a schopnost kompetice. Mohou přispět také k mortalitě rostlin, často ale v kombinaci s dalšími vlivy, jako je spásání nadzemních částí nebo sucho (Blossey *et al.* 2003).

Velký vliv na redukci rostlinných populací má míra disturbancí na stanovišti. Spojitý vegetační kryt způsobuje vysokou úroveň kompetice ve společenstvu, a brání tak klíčení nových jedinců a podobně také regeneraci poškozených jedinců. Nízká míra disturbance ve spojení s herbivorií pomáhá efektivně redukovat rostlinný druh, a může tak napomoci biologické kontrole zavlečeného druhu (McEvoy *et* Coombs 1999).

Pro biologickou kontrolu invazních rostlin se také využívají podzemní herbivoři (např. Gerber *et al.* 2007). Velmi výrazně byly redukovány druhy rostlin, jejichž kořeny požíraly larvy a nadzemní části rostlin dospělci téhož druhu hmyzu. Konzumace způsobená podzemními herbivory zabraňuje ukládání asimilátů do zásobních orgánů, a zlepšuje tak kvalitu nadzemní biomasy pro nynější nebo budoucí dospělá stádia. Podzemní herbivoři tedy nepřímou zvyhodnili nadzemní herbivorii svého vlastního druhu (Simelane 2010, Masters *et al.* 1993). Oproti tomu kombinace nadzemní a podzemní herbivorie různých druhů ve stejnou dobu nejsou pro biologickou kontrolu vhodné. Nadzemní herbivorie vyčerpává živiny z kořenů kvůli kompenzačnímu růstu rostlin, a snižuje tak výrazně jejich kvalitu pro podzemní herbivory. Populace podzemních herbivorů z těchto důvodů produkují málo potomstva, a nemají tak dostatečný vliv na celou populaci rostlinného druhu (McEvoy *et* Coombs 1999, Crawley 1989).

8 Závěr

Ve své bakalářské práci jsem se pokusila zhodnotit dopady herbivorie z pohledu rostlin. Herbivoři se konzumací rostlin podílejí na utváření přírodních společenstev. Lidé využívají herbivorii při biologické kontrole zavlečených rostlin. Při zhodnocení jejího významu musíme brát v úvahu několik aspektů.

Herbivoři na sebe působí vzájemně, jako konkurenti o potravu. Jednotlivé funkční skupiny herbivorů se mohou vzájemně omezovat potažmo redukovat. Při biologické kontrole proto nemusí být vhodné používat více druhů herbivorů k potlačení nepůvodního druhu.

Neméně významný je také vliv prostředí, například míra disturbancí stanoviště a s ním spojená úroveň kompetice ve společenstvu. Málo disturbovaná stanoviště s vysokou mírou kompetice zvyšují úspěšnost biologické kontroly, protože brání klíčení nových rostlin, a tak usnadňují kompetitivní vyloučení cílového druhu.

Velmi podstatné jsou také životní strategie rostlin. Velkou roli při biologické kontrole hraje délka rostlinného života a vytrvalost semenné banky. Monokarpické druhy s přechodnou semennou bankou lze poměrně úspěšně redukovat pomocí herbivorů, kteří ničí nebo spásají květenství, nebo pomocí predátorů semen. Pro redukci populací vytrvalých druhů je potřeba i redukce již ustavených rostlin.

Několik studií naznačuje, že užití podzemních herbivorů při biologické kontrole je úspěšnější, než tradiční využívání predisperzních predátorů semen. Důvodem úspěchu může být často dlouhodobé působení podzemních herbivorů kvůli dlouhému vývoji larev hmyzu nebo také vystavení rostliny patogenům narušením epidermis kořenů.

9 Seznam použité literatury

- Andersen, A.N. (1988): Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos* 52, 337-340.
- Austrheim, G., Myrnerud, A., Hassel, K., Evju, M., Økland, R.H. (2007): Interactions between sheep, rodents, graminoids and bryophytes in an oceanic alpine ecosystem of low productivity. *Écoscience* 14, 178-187.
- Bardgett, R.D., Cook, R., Yeates, G.W., Denton, C.S. (1999): The influence of nematodes on below-ground processes in grassland ecosystems. *Plant and Soil* 212, 20-33.
- Bennett, R.N., Wallsgrave R.M. (1994): Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytologist* 127, 671-633.
- Bezděk, A. (1997): Entomofauna invazních druhů rostlin. (Insect fauna associated with invasive plants). In: Pyšek, P., Prach, K. [eds.]: Invazní rostliny v české flóře. *Zprávy české botanické společnosti*, Praha 32, Materiály 14, 131-137.
- Blossey, B., Hunt-Joshi, T.R. (2003): Belowground herbivory by insect: Influence on plants and aboveground herbivores. *Annual Review of Entomology* 48, 521-547.
- Blossey, B., Skinner, L.C., Taylor, J. (2001): Impact and management of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Biodiversity and Conservation* 10, 1787-1807.
- Bonsall, M.B., van der Meijden, E., Crawley, M.J. (2003): Contrasting dynamics in the same plant-herbivore interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 14932-14936.
- Bowers, M.D., Stamp N.E. (1993): Effects of plant age, genotype, and herbivory on *Plantago* performance and chemismy. *Ecology* 74, 1778-1791.
- Brown, B.J., Mitchell, R.J. (2001): Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of native congener. *Oecologia* 129, 43-49.
- Carson, P.W., Root, R.B. (2000): Herbivory and plant species coexistence: Community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs*, 70, 73-99.
- Castro, S., Ferrero, V., Loureiro, J., Espadaler, X., Silveria, P., Navarro, L. (2010): Dispersal mechanisms of the narrow endemic *Polygala vayredae*: Dispersal syndromes and spatio-temporal variations in ant dispersal assemblages. *Plant Ecology* 207, 359-372.
- Clear-Hill, B.H.C., Silvertown, J. (1997): Higher-order interaction between molluscs and sheep affecting seedling numbers in grassland. *Acta Oecologica* 18, 587-596.

- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A., MacIsaac, H.J. (2004): Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7, 721-733.
- Connor, E.F., Taverner, M.P. (1997): The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos* 79, 6-25.
- Cosyns, E., Delporte, A., Lens, L., Hoffmann, M. (2005): Germination Access of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology* 93, 353-361.
- Cronin, J.T., Abrahamson, W.G. (2001): Goldenrod stem galler preference and performance: effects of multiple herbivore and plant genotypes. *Oecologia* 127, 87-96.
- Crawley, M.J. (1997): *Plant Ecology*. Second Edition, Blackwell Science Ltd., United Kingdom.
- Crawley, M.J. (1989): Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology* 34, 531-564.
- De Clerck-Floate, R., Wikeem, B. (2009): Influence of release size on establishment and impact of a root weevil for the biocontrol of houndstongue (*Cynoglossum officinale*). *Biocontrol Science and Technology* 19, 169-183.
- del-Val, E., Crawley, M.J. (2004): Importance of tolerance to herbivory for plant survival in a British grassland. *Journal of Vegetation Science* 15, 357-364.
- del-Val, E., Crawley, M.J. (2005): What limits herb biomass in grasslands: Competition or herbivory? *Oecologia* 142, 202-211.
- Denslow, J.S., D'Antonio, C.M. (2005): After biocontrol: Assessing indirect effects of insect releases. *Biological control* 35, 307-318.
- Ehrlén, J. (1995a): Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. I. Herbivory and individual performance. *Journal of Ecology* 83, 287-295.
- Ehrlén, J. (1995b): Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology* 83, 297-308.
- Ehrlén, J. (2003): Fitness components versus total demographic effects: Evaluating herbivore impacts on a perennial herb. *The American Naturalist* 162, 796-810.
- Erfmeier, A., Bruelheide, H. (2005): Invasive and native *Rhododendron ponticum* populations: is there evidence for genotypic differences in germination and growth? *Ecography* 28, 417-428.
- Fletcher, C.A., Scrimshaw, M.D., Lester, J.N. (2004): Transport of mecoprop from agricultural soils to an adjacent salt marsh. *Marine Pollution Bulletin* 48, 313-320.

- Gatehouse, J.A. (2002): Plant resistance towards insect herbivores: A dynamic interaction. *New Phytologist* 156, 145-169.
- Gerber, E., Hinz, H.L., Blossey, B. (2007): Impact of the belowground herbivore and potential biological control agent, *Ceutorhynchus scrobicollis*, on *Alliaria petiolata* performance. *Biological Control* 42, 355-364.
- Gómez, J.M. (2005): Long-term effects of ungulates on performance, abundance, and spatial distribution of two montane herbs. *Ecological Monographs* 75, 231-258.
- Hairston, N.G., Smith, F.E., Slobodkin, L.B. (1960): Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94, 421-425.
- Hanley, M.E. (1998): Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 191-205.
- Hansen, S.O., Hattendorf, J., Wittenberg, R., Reznik, S.R., Nielsen, Ch., Ravn, H.P., Nentwig, W. (2006): Phytophagous insects of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in invaded areas of Europe and in its native area of the Caucasus. *European Journal of Entomology* 103, 387-395.
- Heliasz, M., Johansson, T., Lindroth, A., Molder, M., Mastepanov, M., Friberg, T., Callaghan, T.V., Christensen, T.R. (2011): Quantification of C uptake in subarctic birch forest after setback by an extreme insect outbreak. *Geophysical Research Letters* 38; DOI 10.1029/2010GL044733.
- Herben, T. (1997): Jakou roli hraje rostlinné společenstvo v úspěšnosti invaze cizího rostlinného druhu? (Invasion success and the resistance of the community against invasion). In: Pyšek, P., Prach, K. [eds.]: Invazní rostliny v české flóře. *Zprávy české botanické společnosti*, Praha 32, Materiály 14, 7-12.
- Hobbs, R.J., Huenneke, L.F. (1992): Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* 6, 324-337.
- Hula, V., Konvicka, M., Pavlicko, A., Fric, Z. (2004): Marsh Fririllary (*Euphydryas aurinia*) in the Czech Republic: Monitoring, metapopulation structure, and conservation of an endangered butterfly. *Entomologica Fennica* 15, 231-241.
- Hulme, P.E. (1994a): Seedling herbivory in grassland: Relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82, 873-880.
- Hulme, P.E. (1994b): Post-dispersal seed predation in grassland: Its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* 82, 645-652.
- Hulme, P.E. (1996): Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of anthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology* 84, 45-51.

- Humphrey, J.W., Swaine, M.D. (1997): Factors affecting the natural regeneration of *Queveus* in Scottish oakwoods. II. Insect defoliation of trees and seedlings. *Applied Ecology* 34, 585-593.
- Hussner, A., van de Weyer, K., Gross, E.M., Hilt, S. (2010): Comments on increasing number and abundance of non-indigenous aquatic macrophyte species in Germany. *Weed Research* 50, 519-526.
- Janzen, D.H. (1970): Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104, 501-528.
- Johnson, S.D., Neal, P.R., Peter, C.I., Edwards, T.J. (2004): Fruiting failure and limited recruitment in remnant populations of the hawkmoth-pollinated tree *Oxyanthus pyriformis* subsp. *pyriformis* (Rubiaceae). *Biological Conservation* 120, 31-39.
- Judd, W.S., Campbell, Ch.S., Kellog, E.A., Stevens, P.F., Donoghue, M.J. (2008): Plant systematics: A phylogenetic approach. Third Edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts USA.
- Kauffman, M.J., Maron J.L. (2006): Consumers limit the abundance and dynamics of a perennial shrub with a seed bank. *The American Naturalist* 168, 454-470.
- Krupnick, G.A., Weis, A.E., Campbell, D.R. (1999): The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80, 125-134.
- Kolb, A., Ehrlén, J., Eriksson O. (2007): Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 79-100.
- Labandeira, C., Lopez-Vaamonde, C., Wikström, N., Godfray, H.C.J., Goodman, S.J., Cook, J.M. (2006): Fossil-calibrated molecular phylogenies reveal that leaf-mining moths radiated millions of years after their host plants. *European Society for Evolutionary Biology* 19, 1314-1326.
- Lampert, W., Sommer, U. (1997): Limnoecology: The ecology of lakes and streams. Oxford University Press, New York, 246-270.
- Leimu, R., Lehtilä, K. (2006): Effects of two types of herbivores on the population dynamics of a perennial herb. *Basic and Applied Ecology* 7, 224-235.
- Liu, H., Stiling, P. (2006): Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions* 8, 1535-1545.
- Louda, S.M., Potvin, M.A. (1995): Effect of inflorescence-feeding on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* 76, 229-245.

- Lym, R.G., Nelson, J.A. (2002): Integration of *Aphthona* spp. flea beetles and herbicides for leafy spurge (*Euphorbia esula*) control. *Weed Science* 50, 812-819.
- Martin, J.-L., Stockton, S.A., Allombert, S., Gaston, A.J. (2010): Top-down and bottom up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. *Biological Invasions* 12, 353-371.
- Maron, J.L. (1998): Insect herbivory above- and belowground: Individual and joint effects on plant fitness. *Ecology* 79, 1281-1293.
- Maron, J.L., Crone E. (2006): Herbivory: Effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society* 273, 2575-2584.
- Massei, G., Hartley, S.E., Bacon, P.J. (2000): Chemical and morphological variation of Mediterranean woody evergreen species: Do plants respond to ungulate browsing? *Journal of Vegetation Science* 11, 1-8.
- Masters, G.J., Brown, V.K., Gange, A.C. (1993): Plant mediated interactions between above- and below-ground insect herbivores. *Oikos* 66, 148-151.
- Mattson, W.J., Herms, D.A. (1992): The dilemma of plants: To grow or defend. *The Quarterly review of Biology* 67, 283-335.
- Mazia, C.N., Chaneton, E.J., Kitzberger, T., Garibaldi, L.A. (2009): Variable strength of top-down effects in *Nothofagus* forests: bird predation and insect herbivory during an ENSO event. *Austral Ecology* 34, 359-367.
- McEvoy, P.B., Coombs, E.M. (1999): Biological control of plant invaders: Regional patterns, field experiments, and structured population models. *Ecological Applications* 9, 387-401.
- McPherson, G.R. (1993): Effects of herbivory and herb interference on oak establishment in a semi-arid temperate savanna. *Journal of Vegetation Science* 4, 687-692.
- Meyer, G.A. (1993): A Comparison of the impacts of leaf- and sap-feeding insects on growth and allocation of goldenrod. *Ecology* 74, 1101-1116.
- Meyer, G.A., Hull-Sanders, H.M. (2008): Altered patterns of growth, physiology and reproduction in invasive genotype of *Solidago gigantea* (Asteraceae). *Biological Invasions* 10, 303-317.
- Mihulka, S. (1997): Invazní rostliny v úseku jihočeské krajiny. (Invasive plants in a South Bohemian landscape segment). In: Pyšek, P., Prach, K. [eds.]: Invazní rostliny v české flóře. *Zprávy české botanické společnosti*, Praha 32, Materiály 14, 99-104.

- Münzbergová, Z. (2005): Determinants of species rarity: Population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany* 92, 1987-1994.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T., Tsomondo, T. (2001): Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84, 1-20.
- Prach, K., Pyšek, P. (1997): Invazibilita společenstev a ekosystémů. (Invasibility of communities and ecosystems). In: Pyšek, P., Prach, K. [eds.]: Invazní rostliny v české flóře. *Zprávy české botanické společnosti*, Praha 32, Materiály 14, 1-6.
- Pyšek, P., Brock, J.H., Bímová, K., Mandák, B., Jarošík, V., Koukolíková, I., Pergl, J., Štěpánek, J. (2003): Vegetative regeneration in invasive *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: the determinant of invasibility at the genotype level. *American Journal of Botany* 90, 1487-1495.
- Rhoades, Ch., Barnes, T., Washburn, B. (2002): Prescribed fire and herbicide effects on soil processes during barrens restoration. *Restoration Ecology* 10, 656-664.
- Richardson, D.M., Pyšek, P. (2006): Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30, 409-431.
- Rott, A.S., Godfray, H.C.J. (2000): The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 69, 274-289.
- Sand-Jensen, K., Jacobsen, D., Duarte, C.M. (1994): Herbivory and resulting plant damage. *Oikos* 69, 545-549.
- Schädler, M., Jung, G., Brandl, R., Auge, H. (2004): Secondary succession is influenced by belowground insect herbivory on a productive site. *Oecologia*, 138, 242-252.
- Seastedt, T.R., Gregory, N., Buckner, D. (2003): Effect of biocontrol insects on diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) in a Colorado grassland. *Weed Science* 51, 237-245.
- Simelane, D.O. (2010): Potential impact of an introduced root-feeding flea beetle, *Longitarsus bethae*, on the growth and reproduction of an invasive weed, *Lantana camara*. *Biological Control* 54, 114-118.
- Smit, R., Bokdam, J., den Ouden, J., Olff, H., Schot-Opschoor, H., Schrijvers, M. (2001): Effects of introduction and exclusion of large herbivores on small rodent communities. *Plant Ecology* 155, 119-127.
- Stammel, B., Kiehl, K., Pfadenhauer, J. (2006): Effects of experimental and real land use on seedling recruitment of six fen species. *Basic and Applied Ecology* 7, 334-346.

- Tack, A.J.M., Ovaskainen, O., Harrison, P.J., Roslin, T. (2009): Competition as a structuring force in Leaf miner communities. *Oikos* 118, 809-818.
- Trigo, J.R. (2000): The chemistry of antipredator defense by secondary compounds in neotropical Lepidoptera: Fact, perspectives and caveats. *Journal of Brazilian Chemical Society* 11, 551-561.
- Trujillo, E.E. (2005): History and success of plant pathogens for biological control of introduced weeds in Hawaii. *Biological Control* 33, 113-122.
- Turlings, T.C.J., Lengwiler U.B., Bernasconi, M.L., Wechsler D. (1998): Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. *Planta* 207, 146-152.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J., Rees, M. (2000): Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88, 225-238.
- Vrchotová, N., Šerá, B. (2008): Allelopathic properties of knotweed rhizome extracts. *Plant Soil and Environment* 7, 301-303.
- Wallace, J.B., O'Hop, J. (1985): Life on fast pad: Waterlily leaf beetle impact on water lilies. *Ecology* 66, 1534-1544.
- Weed, A.S., Gassmann, A., Casagrande, R.A. (2011): Effects of leaf and root herbivory by potential insect biological kontrol agents on the performance of invasive *Vincetoxicum* spp. *Biological Control* 56, 50-58.
- Wise, J.W., Kieffer, D.L., Abrahamson, W.G. (2006): Costs and benefits of gregarious feeding in the meadow spittlebug, *Phileanus spumarius*. *Ecological Entomology* 31, 548-555.