

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor : Biologie



**Tereza Medová**

Vlastnosti rostlin určující jejich interakci s herbivory  
Plant traits determining plant-herbivore interactions

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2013

Poděkování:

Ráda bych poděkovala své školitelce Zuzaně Münzbergové především za trpělivost, kterou se mnou měla. Dále všem dalším, kteří mě při psaní této práce podpořili.

### **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, 22.8.2013

Podpis

# Obsah

<b>ABSTRAKT</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>1</b>
<b>1 ÚVOD</b> .....	<b>2</b>
<b>2 HERBIVORIE</b> .....	<b>3</b>
2.1 BEZOBRATLÍ HERBIVOŘI .....	3
<b>3 KONSTITUTIVNÍ OBRANA</b> .....	<b>4</b>
3.1 MECHANICKÉ BARIÉRY .....	4
3.1.1 Pubescence .....	4
3.1.2 Vosky .....	5
3.1.3 Pryskyřice .....	5
3.1.4 Latex .....	6
3.1.5 Tuhost .....	6
3.2 CHEMICKÁ OBRANA .....	6
3.2.1 Sekundární metabolity .....	7
3.2.2 Nutriční kvalita .....	8
3.2.3 Mikroorganismy .....	9
3.3 OSTATNÍ .....	9
3.3.1 Stavba rostliny .....	9
3.3.2 Pohyby rostlin .....	10
3.3.3 Mimikry .....	10
<b>4 INDUKOVANÁ OBRANA</b> .....	<b>11</b>
3.1 PŘÍMÁ OBRANA .....	11
3.2 NEPŘÍMÁ OBRANA .....	11
<b>5 TRADE-OFF</b> .....	<b>13</b>
<b>6 STRATEGIE TOLERANCE</b> .....	<b>13</b>
6.1 KOMPENZAČNÍ RŮST .....	13
6.2 ZVÝŠENÁ FOTOSYNTETICKÁ AKTIVITA .....	14
6.3 ALOKACE ZDROJŮ .....	14

6.4 FENOLOGIE ROSTLIN.....	15
<b>7 FAKTORY PROSTŘEDÍ.....</b>	<b>16</b>
7.1 ZEMĚPISNÁ ŠÍŘKA.....	16
7.2 DOSTUPNOST ZDROJŮ.....	16
<b>8 PREDIKCE.....</b>	<b>18</b>
8.1 METODY STUDIA ATRAKTIVITY ROSTLIN PRO HERBIVORY .....	18
8.1.1 Laboratoř .....	18
8.1.2 Zahradní experiment.....	19
8.1.3 Sběr v terénu.....	20
8.1.4 Souhrn.....	20
8.1.5 Výsledky.....	20
<b>9 CARDUOIDEAE.....</b>	<b>21</b>
<b>ZÁVĚR.....</b>	<b>22</b>
<b>PŘEHLED LITERATURY .....</b>	<b>23</b>

# Abstrakt

Rostliny vytrvale čelí hrozbě útoku ze strany herbivorů. Během přibližně 410 miliónů let společné existence se rostliny dokázaly adaptovat a vytvořit si celou škálu různých obranných mechanismů, které mají za úkol útoky herbivorů odrážet nebo alespoň zmírnit. Tato práce se zabývá těmi mechanismy, u kterých bylo prokázáno, že se na obraně rostlin podílejí. Konkrétně jsou popsány interakce bezobratlých herbivorů a rostlin suchozemských ekosystémů. Také je zmíněna predikce herbivorie na základě některých znaků rostlin. Informace o tom, které vlastnosti rostlin ovlivňují preference herbivorů, jsou zajímavé z důvodu jejich možné aplikace v zemědělství či biologické kontrole invazivních druhů.

**Klíčová slova:** Herbivorie, bezobratlí herbivoři, vlastnosti rostlin, obrana rostlin, predikce

# Abstract

Plants are constantly endangered by herbivores. Plants have adapted and created a wide arsenal of defences during approximately 410 million years of coexistence. Their role consists of fading the herbivores off or reduce suffered damage. This bachelor's thesis focuses on mechanisms that were proven to serve as plant defences. It is specifically about interactions between invertebrate herbivores and plants of terrestrial ecosystems. Prediction of herbivory by some traits is mentioned as well. Information about characteristics of plants which affects preferences of herbivores is interesting due to its possibility of application in agriculture or biological control of invasive species.

**Key words:** Herbivory, invertebrate herbivores, plant traits, plant defence, prediction

# 1 Úvod

Během svého života se rostliny setkávají s mnoha vnějšími vlivy působícími na jejich fitness. Mezi ně patří i konzumace rostlinných pletiv býložravými živočichy. Je tedy zřejmé, že herbivorie je pro rostliny stresovým faktorem, ale rostliny nejsou tak bezbranné, jak by se vzhledem k jejich přisedlému způsobu života mohlo zdát. V průběhu evoluce se u nich vyvinuly různé mechanismy, díky kterým mohou působení býložravých živočichů omezit, či alespoň zmírnit jeho dopad. Některé druhy obrany proti herbivorům jsou však jen vedlejším produktem adaptace rostlin na podmínky prostředí, ve kterém žijí. Vzhledem k tomu, že je život býložravců závislý na rostlinách, jakožto jediném zdroji potravy, vyvinuly se i u těchto živočichů mechanismy překonávající rostlinnou obranu. Vztah mezi herbivory a jejich hostitelskými rostlinami má často za následek vzájemné evoluční změny, popisované jako závod ve zbrojení. Adaptacemi herbivorů se však zabývat nebudu.

Jsou známy dvě hlavní strategie, díky kterým rostliny dokážou čelit stresu. Strategie avoidance, což je schopnost rostliny předcházet stresu a strategie tolerance, která pomáhá rostlině stres snášet. V této práci si dávám za cíl shrnout a roztřídit vlastnosti rostlin, které určují jejich interakce s herbivory a dále nastínit výzkum predikce herbivorie, jelikož by některé z těchto rostlinných znaků mohly ovlivňovat preference herbivorů předvídatelným způsobem. Informace o tom, které znaky jsou nejvíce zodpovědné za odolnost rostlin, nebo naopak za vyšší preference herbivory, je důležitá k plnému pochopení ekologie a evoluce obrany rostlin a také je nezbytná pro aplikace teorie rostlinné obrany na poli zemědělství. Dále by mohla přispět k pochopení faktorů určující hostitelskou specificitu hmyzu, což je důležitým krokem k úspěšné biologické kontrole. Vzhledem k obsáhlosti zadaného tématu jsem se rozhodla zúžit záběr pouze na interakce rostlin a bezobratlých živočichů suchozemských ekosystémů.

## 2 Herbivorie

Interakce mezi rostlinami a herbivory patří mezi nejčastější mezidruhové interakce v přírodě, kdy je živočich v podstatě predátorem, který konzumuje části rostliny, tedy své kořisti. Dle dostupných měření a pozorování je suchozemskými herbivory zkonsumováno více než 20% čisté roční primární produkce (Agrawal 2011). Rostliny, jakožto autotrofní organismy, tak tvoří základní zdroj pro prakticky všechny potravní sítě. Dle odhadů roste na naší planetě kolem 350 000 druhů rostlin. Někteří býložraví živočichové se živí širokou škálou rostlin napříč rostlinnými druhy, nazýváme je generalisty. Specialisté jsou ti, kteří si svou potravu vybírají z omezeného souboru úzce příbuzných druhů či se specializují pouze na jeden druh rostlin. Specializace se také může projevovat jako preference určité části rostliny či pletiva. Mezi býložravce řadíme zástupce obratlovců i bezobratlých. Ačkoliv obě tyto skupiny živočichů sdílejí základní znaky dopadu herbivorie, jako jsou různá strukturní poškození, možnost snížení konkurenceschopnosti, schopnosti růstu a rozmnožování a jiné, je zřejmé, že herbivorie obratlovců a bezobratlých se bude v určitých znacích lišit. Například škody způsobené obratlovcem jsou častěji nenadálé, rozsáhlé a nespecifické, co se týče výběru části rostliny, což je pochopitelné vzhledem k jejich velikosti ve srovnání s velikostí rostliny.

### 2.1 Bezobratlí herbivoři

Oproti obratlovcům se většina útoků způsobených bezobratlými vyznačuje postupným odstraňováním malých částí pletiv během dlouhé doby (Kotanen and Rosenthal 2000). Mezi bezobratlé živící se rostlinnou potravou patří zástupci mnoha skupin. Jsou to například želvušky, několik mnohonožek, za ostnokožce ježovka jedlá (*Echinus esculentus*), *Tylenchus tritici* jako příklad herbivora z řad hlístic, roztoč sviluška chmelová (*Tetranychus urticae*) či někteří korýši (Crawley 1983). Ovšem nejčastěji jsou ve studiích zmiňováni měkkýši v čele s plži a především hmyz. Proto se tvrzení v následujícím textu budou většinou opírat o výzkumy, ve kterých figurují jedinci posledně jmenovaných skupin živočichů.

## 3 Konstitutivní obrana

Základní, takzvanou konstitutivní obranu, představují fyzické a chemické bariéry, které jsou přítomny po celý život rostliny, tedy i před atakem herbivora. Způsoby konstitutivní obrany jsou velmi různorodé. Počínaje rozličnými mechanickými překážkami, látkami snižujícími stravitelnost, až po složky přímo jedovaté.

### 3.1 Mechanické bariéry

Nejzjevnějším způsobem obrany rostlin proti herbivorním škůdcům jsou mechanické adaptace, ať už původně vznikly za jakýmkoliv účelem. Do definice strukturní obrany spadají všechny morfologické či anatomické rysy rostliny, zvyšující její fitness tím, že přímo odradí herbivora (Hanley, Lamont et al. 2007). Některé obranné mechanismy náležící do této kategorie se zdají být spíše překážkou pro konzumenty z řad obratlovců (Grubb 1992), zejména vzhledem k jejich relativní velikosti k tělu živočicha. Mezi takové znaky patří pokrytí rostliny trny či ostny, zvláště větších rozměrů. Jako příklad poslouží experiment, jehož autoři došli k výsledku, že silná a hladká pokožka a tuhý okraj listu cesmíny temné (*Ilex opaca*), nikoliv její ostnitě zubatý okraj, jsou hlavní fyzickou překážkou proti konzumaci housenkou *Hyphantria cune* (Potter and Kimmerer 1988). V kontrastu se studií (Obeso 1997), která podporuje názor, že ostny cesmíny slouží k odrazení herbivorních obratlovců. Za mechanické bariéry ztěžující živočichům výběr a konzumaci potravy můžeme považovat různé struktury kryjící povrch rostliny ale také tekuté látky, které mohou kromě svého chemismu působit i jako fyzická bariéra.

#### 3.1.1 Pubescence

Trichomy jsou výrůstky vznikající z pokožkových buněk rostliny, velmi se lišící napříč rostlinnými pletivy i rostlinnými druhy ve velikosti, tvaru, počtu buněk, morfologii i chemické kompozici. Trichomy můžeme rozlišit na dva základní druhy, glandulární a neglandulární. Druhé jmenované obvykle chrání rostlinu tím způsobem, že utvoří mechanickou bariéru mezi povrchem rostliny a živočichem a tím ztíží herbivorův pohyb či zamezí jeho kontaktu s povrchem listu. Glandulární trichomy jsou kombinací morfologické a chemické obrany díky přítomným žlázkám vylučujícím sekrety, které mohou herbivory odpuzovat, působit toxicky či sloužit jako lepidlo. Ačkoliv v literatuře o rostlinné ekologii a evoluci najdeme mnoho odkazů na pravděpodobnou roli trichomů ve vodní bilanci rostlin



(Levin 1973) či zmínky o ochraně rostliny před UV zářením (Yencho and Tingey 1994). Například studie (Horgan, Quiring et al. 2009) na divokých bramborách *Solanum berthaultii* ukazuje, že některé druhy trichomů slouží proti nepříznivým vlivům prostředí, ale mají i roli v obraně proti poškození hmyzími škůdci *Phthorimaea operculell*. Najdeme také experiment provedený dvojicí Scheidel a Bruelheide (1999), kdy odstranění trichomů z chrpy *Centaurea jacea* zvýšilo potravní preference plžů, ale jde spíše o výjimku.

### 3.1.2 Vosky

Kutikula většiny cévnatých rostlin je pokryta vrstvou velmi hydrofobních částic. Jsou jimi epikutikulární vosky tvořící film na povrchu, který ovšem není homogenní strukturou, nýbrž je tvořen různorodými vrstvami (Jetter, Schäffer et al. 2000). Tenký voskový povrch bývá nejčastější, zatímco silnější vrstvy či krusty jsou spíše vzácností (Barthlott, Neinhuis et al. 1998). Jejich role není jen v ochraně proti vysychání a obraně před vniknutím patogenů. Vosky také zvyšují kluzkost povrchu a tím ztěžují na tuto adaptaci nespécializovaným živočichům pohyb, protože výrazně sníží jejich schopnost adheze, jak bylo pozorováno na listech druhu *Eucalyptus globulus* a chováním *Ctenarytaina spatulata* (Brennan and Weinbaum 2001). Vosky tedy mohou být obranou proti osídlení herbivory, zvláště z řad hmyzu. Hmyz, nalákán chemickými či vizuálními podněty, přijde po přistání na rostlinu jako první do kontaktu právě s vrstvou epikutikulárních vosků, ať už hladkou či ve formě krystalů. Vosky kromě snížení přilnavosti také určují optické vlastnosti daného povrchu. Vlastnosti vosků ovlivňují optické charakteristiky tím, že odrážejí, přenášejí či absorbují specifické vlnové délky v různé míře. Studie (Bullas-Appleton, Otis et al. 2004) ukázala, že listy fazolu, které měly vyšší hodnoty odrazivosti v zelené oblasti spektra a nižší procento odrazivosti v oblastech žlutých a modrých, byly více preferovány křísky druhu *Empoasca fabae*.

### 3.1.3 Pryskyřice

Za zmínku také stojí využití pryskyřice, vylučované rostlinou, jako mechanické obrany. Hraje totiž důležitou roli v boji proti lesním škůdcům, protože je to způsob, jak se mohou stromy vypořádat s brouky druhu *Ips pini*, kteří spíše napadnou popálené jedince borovice *Pinus resinosa*, protože v místech kontaktu s ohněm je dočasně snížený tok pryskyřice. Ovšem po indukci broukem se tok pryskyřice opět zvýší, protože se předpokládá, že pryskyřice uvolňovaná pod tlakem dokáže škůdce fyzicky odstranit (Lombardero, Ayres et al. 2006).

### 3.1.4 Latex

Některé rostliny (například z čeledi *Euphorbiaceae*) obsahují specializované pletivo, mléčnice, které produkuje latex. Lepkává bílá tekutina je pak rozváděna do většiny rostlinných částí a pokud je rostlina poškozena a jsou zasaženy i mléčnice, latex se začne ronit. Do kapitoly o mechanické obraně jsem latex zařadila z důvodu, že kromě obsahu insekticidních chemikálií dokáže působit i jako důležitá fyzická překážka. Jako příklad lze uvést případ, kde jakožto reakce na minování larev motýla *Danaus plexippu*, vytékal z rostliny *Asclepias humistrata* latex, ve kterém se následně mnoho larev utopilo (Zalucki, Brower et al. 2001).

### 3.1.5 Tuhost

Makromolekuly látek uložené v rostlinných buňkách, jako je celulóza, suberin, kalóza a lignin, společně se sklerenchymatickými vlákny list vyztužují a zpevňují. Rostliny se v tuhosti svých listů velmi liší, například trávy mají své listy mnohem tužší než dvouděložné byliny. Vyšší houževnatost bývá považována za důvod, proč jsou traviny méně preferovány plži (Grime, Macphers.Sf et al. 1968), ačkoliv občas v jejich jídelníčku převažují, což je dáno jejich dostupností. Lignin je považován za složku, která snižuje kvalitu a stravitelnost potravy. Lignifikace bývá intenzivnější ve strukturních pletivech, jako je xylém či sklerenchym. Listy, které jsou extrémně vyztuženy sklerenchymatickými vlákny a jejich kutikula a epidermis jsou výrazně pevné, se nazývají skleromorfní. Skleromorfie nejspíš vznikla jako adaptace na nepříznivé podmínky okolí, tedy aby se rostliny obrnily proti vadnutí listů a ztrátám vody (Nobel, Zaragoza et al. 1975). Je ale samozřejmě obranou i proti biologickému stresu. Autoři studie ilustrující tento příklad (Björkman and Anderson 1990) došli k výsledkům, že larvy motýlů méně upřednostňovaly tužší listy rostliny *Rubus bogotensis* před těmi křehčími.

## 3.2 Chemická obrana

Rostliny syntetizují mnoho chemických látek, které jsou potřebné pro samotný růst, vývoj i reprodukci, ale také látky, které většinou nejsou univerzálně přítomny ve všech rostlinách a jejich funkce není tak důležitá. Do této části zařadím sekundární metabolity, ale i některé produkty metabolismu primárního, odrážející se v nutriční kvalitě rostlin.

### 3.2.1 Sekundární metabolity

Sloučeniny nazývané sekundární metabolity nemají roli v primárním metabolismu. Tyto látky jsou významné při ochraně před stresem (herbivorie, mikrobiální infekce), ale mohou také působit jako atraktanty specializovaných herbivorů, opylovačů a distributorů semen či se účastnit kompetice mezi samotnými rostlinami. Produkty sekundárního metabolismu můžeme rozdělit na „kvalitativní“, které mohou být velmi nebezpečné již v malých dávkách a ty „kvantitativní“, spíše zhoršující stravitelnost. Sekundární metabolity jsou velmi rozsáhlou skupinou zahrnující více než 200 000 jednotek (Neilson, Goodger et al. 2013). Obsah sekundárních metabolitů se v rostlině neustále mění v závislosti na mnoha faktorech, jako je stáří rostliny, charakteristiky půdy, ozáření rostliny a další. Množství těchto látek se může lišit také mezi jedinci stejného druhu, ale i v rámci jedince, což se dá pozorovat například na rozmístění hálek mšic *Pemphigus betae*. Více hálek nalezneme u báze listu, což souvisí s gradientem sekundárních metabolitů, který se zvyšuje od báze směrem ke špičce listu (Zucker 1982). Velké množství obranných chemických látek je syntetizováno třemi hlavními biochemickými cestami (cesta kyseliny šikimové, acetát-mevalonátové a acetát-malonátové kyseliny) a většina těchto látek spadá do jedné ze tří největších skupin, kterými jsou fenolické látky, terpenoidy a steroidy, alkaloidy.

#### 3.2.1.1 Alkaloidy

Alkaloidy jsou látky obsahující dusík, které můžeme běžně najít například u rostlin z čeledí *Fabaceae*, *Liliaceae*, *Solanaceae*, *Amaryllidaceae* a *Papaveraceae*. Sloučeniny z řad alkaloidů jsou známé svými účinky na savce (kofein, nikotin, kokain, morfin), ale nejspíš se vyvinuly jako obrana proti herbivorům z řad hmyzu (Howe and Jander 2008). Alkaloidy patří mezi látky, které jsou rostlinami produkovány v malých množstvích, řadí se tak mezi kvalitativní metabolity, jejichž syntéza rostlinu nestojí mnoho a pro živočichy jsou toxické již v malých koncentracích. Alkaloidy chinolidizinové skupiny byly uznány jako účinné deterenty proti konzumaci herbivorními savci, měkkýši i hmyzem (Pettersson *et al.*, 1991 in (Bennett and Wallsgrove 1994)). Dopad alkaloidů na plže můžeme pozorovat u rostliny *Adenostyles alliariae*, která produkuje pyrolizidinové alkaloidy, jejichž obsah během roku klesá, zatímco spásání plamatkou *Arianta arbuscorum* stoupá (Speiser and Rowell-Rahier 1991). V případě hmyzu bylo například pozorováno, že glykoalkaloidy obsažené v bramborách *Solanum tuberosum* působily toxicky na dospělce *Trogoderma granarium* a inhibovaly tak jejich krmení (Nenaah 2011).

### 3.2.1.2 Terpenoidy a steroidy

Terpenoidy jsou syntetizovány z pětiuhlíkatého prekurzoru a dále se dělí podle počtu těchto jednotek (hemiterpeny, monoterpeny, seskviterpeny, diterpeny, triterpeny...). Monoterpeny, obsahující dvě izoprenové jednotky, jsou většinou těkavé látky. Toxické účinky monoterpenů byly pozorovány na jedincích druhu *Acanthoscelides obtectus* (Regnault-Roger and Hamraoui 1995). Také bylo dokázáno, že relativně vyšší koncentrace monoterpenů v semenáčcích borovice *Pinus silvestris* působí nižší konzumaci plžem *Arion ater* (O'Reilly-Wapstra, Iason et al. 2007). Seskviterpeny jsou většinou složkou esenciálních olejů, stejně jako předchozí monoterpeny, a jsou také součástí pryskyřic jehličnanů. Terpenoidy tak svou těkavou povahou často působí jako nepřímý obranný mechanismus díky přilákání predátorů herbivorních škůdců.

### 3.2.1.3 Fenolické látky

Fenolické látky jsou strukturně různorodým souborem rostlinných sekundárních metabolitů obsahující hydroxylovou skupinu vázanou na aromatické jádro. Nejjednodušší sloučeninou je fenol, od kterého je také odvozen název. Ačkoliv se o fenolických látkách často mluví ve spojitosti s ochranou proti škodlivým účinkům slunečního záření (Close and McArthur 2002), byla testována i souvislost mezi zastíněním rostliny, následným poklesem celkového obsahu fenolických látek, a tím pádem zvýšené konzumace listů herbivory (Henriksson, Haukioja et al. 2003).

## 3.2.2 Nutriční kvalita

Stejně jako pro člověka, je i pro býložravce důležité uspokojit své nutriční požadavky. Tyto požadavky se samozřejmě mezi jednotlivými živočichy liší, hlavně co se týče kvantitativního hlediska. Výživová hodnota jednotlivých druhů rostlin, jedinců i rostlinných částí je taktéž velmi různá. Různorodost rostlinných zdrojů se pak odráží v různorodosti ústních ústrojí a trávicích traktů jejich konzumentů.

### 3.2.2.1 Důležité složky potravy

Voda není živinou v pravém slova smyslu, spíše nezbytnou živinou látkou. Její obsah často kovariuje s obsahem dusíku. Oblíbenou potravou herbivorů bývají meristémy v pupenech či ještě mladé listy. Ty nejsou tak tuhé, jako listy zralé, a navíc obsahují více vody a dusíku, což je činí velice atraktivním zdrojem potravy (Coley and Aide 1991). Dalším

prvkem, který určuje chutnost rostliny, je uhlík. Taktéž není většinou pozorován jeho samostatný obsah v listech, ale takzvané C:N *ratio*, určující poměr uhlíku a dusíku. Tento poměr bývá vyšší u pomalu rostoucích rostlin a nižší u rychle rostoucích rostlin, které jsou tím pádem chutnější pro herbivory (Pérez-Harguindeguy, Díaz et al. 2003). Dalším důležitým prvkem je fosfor. Jeho dostupnost v půdě souvisí s poměrem uhlíku a fosforu v listech rostliny *Prosopis velutina*. Čím nižší tento poměr je, tedy čím více fosforu rostlina obsahuje, tím vyšší je početnost herbivorního hmyzu druhu *Sabinia setosa* na své hostitelské rostlině (Schade, Kyle et al. 2003).

### 3.2.3 Mikroorganismy

Chemismus rostlin mohou ovlivnit také přítomné mikroorganismy, a tím pádem zasáhnout do jejich interakcí s herbivory. Jde o různé patogeny způsobující onemocnění či endofytické houby. Napadené rostliny jsou většinou méně výživné v porovnání se zdravými jedinci, což působí odpudivě. Infekce rostliny některými endofytickými houbami ovlivňuje konzumaci herbivory díky produkci jedovatých mykotoxinů (Barker 2008). V mnoha případech obsazení rostliny endofytickými houbami se dá mluvit o mutualismu. A to když endofytické houby usídlené v rostlinných pletivech rostou asymptomaticky a zároveň způsobují nižší preference býložravců k napadené rostlině (Crawford, Land et al. 2010). Ne vždy však přítomnost mikroorganismů působí deterrentně. Patogenní *Marssonina betulae* zvýšila kvalitu listů břízy *Betula pendula* pro herbivorní druh *Eucera phis betulae*, takže nejenže mšice více preferovaly infikované listy, ale vykazovaly i vyšší populační růst na napadných rostlinách (Johnson, Douglas et al. 2003).

## 3.3 Ostatní

### 3.3.1 Stavba rostliny

Také morfologická organizace rostliny ovlivňuje velké množství herbivorních živočichů. Z jednoho úhlu pohledu je pro bezkřídlé bezobratlé živočichy snadnější krmít se na nízké rostlině s přízemní růžicí než na vyšších vzpřímených druzích (Loranger, Meyer et al. 2012), na druhou stranu je zřejmé, že větší a strukturně komplexnější rostliny mohou hostit mnohem více jedinců (Haysom and Coulson 1998). Mezi znaky rostlinné architektury ovlivňující herbivorii patří i prostorové rozmístění listů. Prostorové rozmístění listů hraje roli i u dubu *Quercus alba*, jenž hostí 15 druhů housenek, které tráví většinu času svého larválního stádia v úkrytu vytvořeném ze dvou a více sousedních listů spojených pomocí hedvábí. Pokud

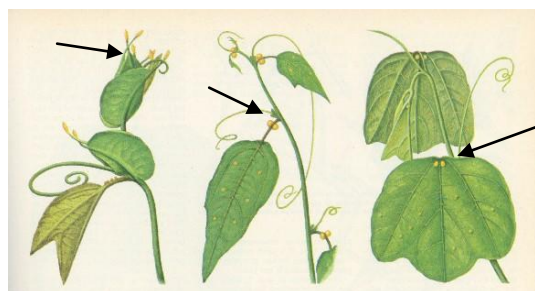
jsou listy fyzicky moc daleko od sebe, je pro ně nemožné z těchto listů úkryt vytvořit. Tedy míra překryvu listů ovlivňuje pravděpodobnost, že housenky obsadí daného jedince (Marquis, Lill et al. 2002).

### 3.3.2 Pohyby rostlin

Zatímco se mnoho živočichů brání predaci různými pohyby těla, včetně útěku, létání nebo protiútoky, obrana rostlin proti býložravcům je relativně statická. V některých případech ale hraje roli i rychlý pohyb. Například *Mimosa pudica* v reakci na přítomnost herbivora složí své listy a vystaví ochranné trny (Chehab, Eich et al. 2009). Jedná se však spíše o výjimku. Avšak pasivní pohyby rostlin mohou také sloužit k obraně. Většina nadzemních částí rostlin se často pohybuje díky proudění vzduchu či srážkám. Třes těchto orgánů může ztížit pohyb živočicha po povrchu rostliny, usnadnit odstranění nežádoucích látek či patogenů nebo napomoci šíření těkavých látek produkovaných rostlinou na větší vzdálenost. Jako příklad poslouží listy topolu *Populus alba*, které mají dlouhé, pružné a oboustranně zploštělé řapíky a třesou se tak i v nejmenším vánku. Disponují tedy všemi výše uvedenými výhodami (Yamazaki 2011).

### 3.3.3 Mimikry

Zvláštní strategií, již využívají některé rostliny, je působení klamným dojmem na živočichy interagující s rostlinou. Většinou jde o nalákání opylovačů, což se jim daří pomocí napodobování atraktivnějších druhů, předstíráním přítomnosti nektárií slibujících nektar, nebo například sexuální mizezí, kdy květy imitují samičky hmyzu, čímž lákají samečky. Ti pak působí jako opylovači. Ale podobné lsti mohou posloužit i opačnému záměru, a to k odlákání živočichů. Rostliny rodu *Passiflora* odrazují samičky motýlů rodu *Heliconius* od naklazení vajíček na jejich povrch tak, že předstírají přítomnost nakladených vajíček jinou samičkou. *Passiflora* přitom pouze nesou struktury podobné žlutým vajíčkům motýlů, které ale ovlivní výběr rostliny samičkou (Williams and Gilbert 1981).



Obr.1.: simulace vajíček motýlů rodu *Heliconius* mučenkou *Passiflora*  
(<http://www.ucl.ac.uk/~ucbhdjm/courses/b242/Coevol/Coevol.html>)

## 4 Indukovaná obrana

Rostliny dokážou aktivně vnímat poškození a vyvolat reakce k redukcí herbivorie a jejího vlivu na rostlinné fitness. Výhody indukované obrany jsou zřejmé, protože je možné pružně a efektivně reagovat. Pokud škůdce není přítomen, všechny zdroje rostlina investuje do svého vývoje. Neplýtvá tak energií na tvorbu obranných mechanismů, které by třeba ani neměly opodstatnění. Když ale dojde na setkání s herbivorem, rostlina okamžitě aktivuje nějaký obranný mechanismus. Díky tomu sníží šanci, že bude poškozena.

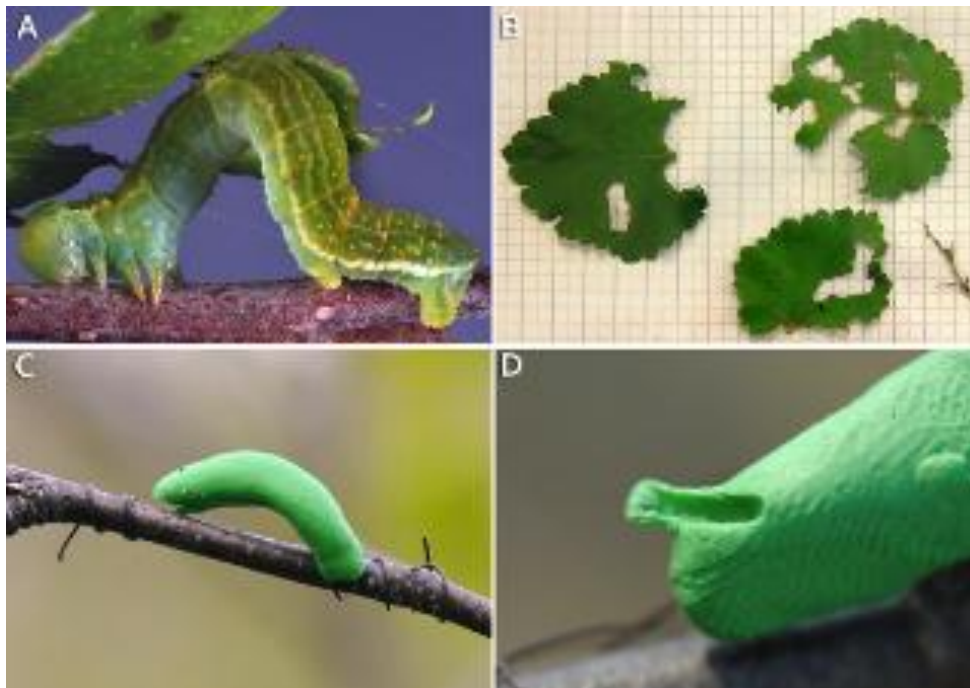
### 3.1 Přímá obrana

Přímá obrana nastává, když obranný efekt rostliny přímo působí na činitele, který způsobil poškození. Nejvíce studií se zabývá rozličnými sekundárními metabolity aktivovanými skrze indukci. U ředkve druhu *Raphanus sativus* se po indukci žírem housenek běláška (*Pieris rapae*) zvýšila koncentrace toxických glukosinolátů v listech i korunních plátcích. V případě korunních plátků byla koncentrace zvýšena i na rostlinách, které nebyly poškozeny (Strauss, Irwin et al. 2004). Také rostliny disponující mléčnicemi (*Asclepias* spp.) bojují s larvami motýlů monarchů *Danaus plexippus* L. pomocí produkce toxických kardenolidů (Rasmann and Agrawal 2011).

### 3.2 Nepřímá obrana

Mnohem zajímavější je obrana nepřímá, protože rostliny mohou použít své metabolity k nalákání přirozených nepřátel (predátoři, paraziti, patogeny) svých herbivorů. K tomu rostliny využívají dvou různých strategií. První je založena na produkci potravy, jejíž konzumace nemá na rostlinu negativní dopad, protože slouží právě k tomuto účelu. Druhou možností je spoléhat na smysly živočichů, kteří napadají býložravce a produkovat těkavé látky či je jinak informovat o napadení herbivory (Johnson 2011). Velmi známá je přítomnost extraflorálních nektárií, struktur, které produkují nektar, ale nejsou primárně určeny k nalákání opylovačů. Na tento způsob obrany sází mučenka (*Passiflora coccinea*), která nese jeden nebo dva páry extraflorálních nektárií na čepeli svých listů a sadu osmi až dvanácti žláz na hranici květních listenů. Přítomnost nektaru nalákala 22 druhů mravenců, jejichž aktivita proti termitům byla několikanásobně vyšší, než u kontrolních jedinců bez extraflorálních nektárií (Leal, Fischer et al. 2006). Strategii komunikace ilustrují následující experimenty. Insektivorní ptáci dokázali najít břízy (*Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii*) poškozené

housenkami druhu *Epirrita autumnata*, ačkoliv na stromy byly následně po konzumaci umístěny pouze housenky z plastelíny. Ptáci se mohli řídit buď pachovými signály díky produkci těkavých látek břízou po napadení herbivory či díky vizuálním signálům spočívajícím ve změně reflektance listů poškozených jedinců (Mantyla, Alessio et al. 2008). Ten samý princip obrany rostliny proti škůdcům nalezneme i pod úrovní země. Uvolněné těkavé látky z kořenů citrusu (*Citrus paradisi* Macf. × *Poncirus trifoliata* L. Raf.) po konzumaci larvami *Diaprepes abbreviatus* nalákaly mnohem více entomopatogenních hlístic *Steinernema diaprepes*, než pouze mechanicky poškozené kořeny (Ali, Alborn et al. 2010).



Obr.2.: Larva *Epirrita autumnata* (A) způsobuje škody na listech břízy *Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii* (B). Plastelínové makety (C) umístěné na strom místo živých larev byly poničeny hmyzožravými ptáky(D), kteří dokázali strom lokalizovat díky předchozímu žíru housenkami. (Mantyla, Alessio et al. 2008)



## 5 Trade-off

Každá z výše zmíněných strategií (konstitutivní x indukovaná obrana) má své výhody i nevýhody. Alokace zdrojů do kvalitní konstitutivní obrany může fyziologicky omezit ostatní investice, protože i kdyby měla rostlina zdrojů dostatek, nelze je využívat rychleji, než určitou fyziologicky určenou rychlostí. Indukovaná obrana zase nemusí být příliš efektivní například v případě oddenkatých rostlin, které informaci o lokálním útoku herbivora sdílejí s ostatními rametami. Pokud ostatní ramety nejsou následně také zasaženy, jsou jejich zdroje vyplývány zbytečně (Latzel, 2008). Většina rostlin je vystavena evolučnímu dilematu, kdy vysoké investice do jednoho druhu obrany odpovídají nízké investici do způsobu druhého. To platí pro plané rostliny, na rozdíl od kultivarů, u kterých trade-off mezi konstitutivní a indukovanou rezistencí vymizelo (Kempel, Schädler et al. 2011). Stejní autoři také potvrdili teorie, že pomalu rostoucí druhy spoléhají více na konstitutivní rezistenci, zatímco ty rychle rostoucí na obranu indukovanou. A dále, konkurenceschopnější druhy vykazovaly vyšší schopnost indukovat svou obranu proti škůdcům.

## 6 Strategie tolerance

Tolerance je schopnost rostlin vyrovnat se s poškozením či snížit jeho účinky na rostlinné fitness. Rostlina se musí dokázat zotavit po konzumaci herbivorem a také je třeba dočasně fungovat s redukovanou biomasou. Ke zvýšení rostlinného fitness napomáhají různé mechanismy, které mohou vyplývat ze způsobu poškození býložravcem (Strauss and Agrawal 1999).

### 6.1 Kompenzační růst

Za indikátor míry tolerance bývá často považován kompenzační růst. Ten je definován jako jakákoliv pozitivní reakce rostliny na poškození (Belsky 1986). Narušení rostliny může mít za následek změnu trajektorie jejího růstu, což umožňuje rostlině nahradit pletiva odstraněná herbivorem. Relativně snadné zotavení z následků herbivorie vyplývá z přítomnosti meristémů, jež obsahují buňky s dělivou funkcí. Rostliny kompenzují své ztráty v různém rozsahu. Výsledná produkce může být ve srovnání s neporušenou rostlinou nižší,

stejná ale i vyšší. Případ, kdy má rostlina vyšší fitness po poškození herbivorem než rostlina nepoškozená, přesahuje běžné pojetí tolerance. Rostliny totiž těžší z toho, že jsou konzumovány, živočichové mají prospěch ze samotné konzumace, je tu tedy patrný oboustranně prospěšný mutualistický vztah (Agrawal 2000). Rozdíly v rozsahu kompenzačního růstu mohou záviset na mnohých faktorech, jako je počet, rozmístění a způsob aktivace meristémů (Stowe, Marquis et al. 2000), obsah živin v půdě (Bellingham and Sparrow 2000) či míra poničení rostliny (Huhta, Hellström et al. 2003)

## 6.2 Zvýšená fotosyntetická aktivita

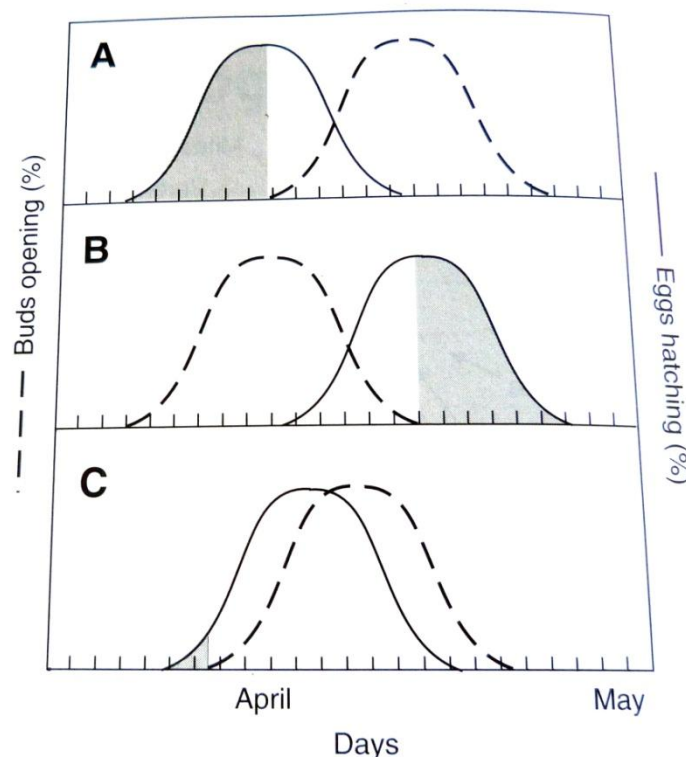
Další adaptací rostlin může být zvýšená fotosyntetická aktivita v jejich nepoškozených částech. To je možné, protože rostliny většinou nevyužívají maximální fotosyntetický potenciál listů (Trumble, Kolodny-Hirsch et al. 1993). V některých případech byla míra asimilace zvýšena díky lepší dostupnosti světla pro zbývající listy (Gold and Caldwell 1989), zatímco v jiných studiích můžeme vidět přímou souvislost s herbivory. Autoři studie dokazující tento mechanismus (Halitschke, Hamilton et al. 2011) pozorovali, že látky obsažené ve slinných výměšcích larvy lišaje druhu *Manduca sexta* měly za následek zvýšení fotosyntetické aktivity v listech tabáku (*Nicotiana attenuata*), protože tak může rostlina získat více potřebné energie a uhlíku k tomu, aby se vyrovnala se ztrátami způsobenými herbivorií.

## 6.3 Alokace zdrojů

Některé látky jsou pro rostliny velmi cenné, proto je jedním z důležitých mechanismů tolerance herbivorie přesun nově získaných zdrojů (hlavně C a N) daleko od místa poškození do jiných, netknutých částí (Anten and Pierik 2010). Tyto zdroje mohou být alokovány do zásobních orgánů, jako v případě kukuřice *Zea mays*, u které byl po indukci býložravým sarančetem druhu *Romalea guttata* zjištěn pozitivní vztah mezi herbivorií a ukládáním uhlíku do zásobních kořenů (Holland, Cheng et al. 1996). Jiné rostliny mohou přerozdělit zdroje do růstu nových pletiv či do syntézy obranných složek. Dřeviny například investují do obnovy vegetativní biomasy před reprodukcí, naopak rostliny s krátkým životním cyklem následně po herbivorii často zvýší přísun zdrojů do generativních částí k zajištění další generace (Haukioja and Koricheva 2000).

## 6.4 Fenologie rostlin

Základním předpokladem pro úspěch herbivorů je synchronizace jejich životních cyklů s některými ději v životě rostlin, které ale mohou být ovlivněny abiotickými činiteli. Díky změnám klimatických podmínek v posledních letech byla posunuta doba pučení listů dubu *Quercus robur*, což vede ke stále horšímu načasování doby, kdy se z vajíček líhnou larvy píďalky podzimní (*Operophtera brumata*). Vzhledem k tomu, že se píďalky mohou krmit pouze po omezenou dobu po rozevření listového pupene, je toto načasování velmi důležité. Pokud se housenky vylíhnou dříve nebo naopak později, doba jejich hladovění je prodloužena, což vede k vyšší mortalitě mladých píďalek (Visser and Holleman 2001). Dalším způsobem, jak může fenologie rostliny ovlivnit její toleranci, je odklad růstu, kvetení či produkce semen následkem herbivorie. Genotypy, u kterých je oddálení těchto dějů nejkratší, vykazují vyšší míru tolerance k herbivorii v sezónním prostředí. Jejich reprodukce totiž není tolik limitována koncem vegetační sezóny, jelikož pouze tyto genotypy dokážou včas vyprodukovat dostatek semen (Tiffin 2000).



Obr.3.: Načasování líhnutí larev *Operophtera brumata* a otevření listových pupenů dubu. Vyšrafovaná plocha značí hladovění larev (Schoonhoven, Loon et al. 2005)

## 7 Faktory prostředí

Je známo několik teorií, které se snaží poskytnout vysvětlení variací v obraně rostlin. Jejich cílem je nastínit zákonitosti investic do obrany a selektivní tlaky, které vedly ke vzniku řady defenzivních strategií napříč druhy. Vybrala jsem dvě z těchto teorií, které jsou nejznámější, ale to neznamená, že nejsou sporné.

### 7.1 Zeměpisná šířka

Zdá se, že rostliny žijící v nižších zeměpisných šířkách jsou vystaveny silnějším biotickým interakcím (Schemske, Mittelbach et al. 2009). Větší tlak herbivorů v těchto polohách nabízí teorii, že rostliny z nízkých zeměpisných šířek se budou lépe bránit. Obsáhlá analýza dat ukázala, že míra poškození listů herbivory za rok byla významně vyšší v tropických pralesích než v listnatých lesích mírného pásma (Coley and Barone 1996). Na příkladu rostlin s mléčnicemi (*Asclepias spp.*) bylo ukázáno, že indukce toxických kardenoidů souvisí se zeměpisnou šířkou, tedy že druhy s vyšší induktibilitou se častěji vyvíjí v nižších zeměpisných polohách. Avšak zeměpisná šířka sama o sobě není hlavní příčinou tohoto jevu (Rasmann and Agrawal 2011). Metaanalýza studií provedená kolektivem vědců však tyto teorie nepotvrdila, naopak bylo zjištěno, že pouze 5 z 28 srovnávacích studií terestrických ekosystémů vykazovalo vyšší míru herbivorie v nižších zeměpisných šířkách (Moles, Bonser et al. 2011).

### 7.2 Dostupnost zdrojů

Je zřejmé, že produkce obranných struktur je zvýhodněna přirozeným výběrem pouze v případě, že jsou výhody plynoucí z obrany vyšší než náklady na její produkci. Podle *resource availability hypothesis* (RAH) se v prostředí bohatém na zdroje vyskytují rychle rostoucí druhy a naopak v prostředí s omezenými zdroji druhy rostoucí pomalu. Tyto skupiny pak podle RAH i různou měrou investují do obrany proti herbivorům. Pro rychle rostoucí druhy jsou náklady obětované na obranu příliš vysoké. Naopak negativní dopad poškození herbivory pro rychle rostoucí druhy není tak vysoký, protože dokážou ztráty rychle nahradit. Oproti tomu pro pomalu rostoucí druhy se jako vhodnější strategie jeví vyšší investice do

obranu proti herbivorům, protože z omezených zdrojů vyplývajících z prostředí nelze ztráty nahrazovat příliš rychle a je tedy nutné, aby k nim nedocházelo (Coley, Bryant et al. 1985).

Ke zjištění pravdivosti této hypotézy byla provedena metaanalýza padesáti studií (Endara and Coley 2011). V původních člancích se za prostředí bohaté nebo chudé na zdroje považovaly ty, ve kterých byla vysoká respektive nízká dostupnost živin a světla. Na základě výsledků analýzy bylo potvrzeno několik základních předpokladů:

- **Množství zdrojů ovlivňuje rychlost růstu rostliny**, což znamená, že v prostředích bohatších na živiny a světlo budou rostliny růst rychleji. Tento předpoklad byl potvrzen napříč ekosystémy, ale v rámci studie pouze na dřevinách.
- **Rychlost růstu ovlivňuje délku života listu**. Rychleji rostoucí rostliny mají kratší délku života svých listů a naopak. U pomalu rostoucích rostlin je délka života listů odůvodněna tím, že dlouho žijící listy minimalizují ztráty na živinách, které si naopak rychle rostoucí rostliny z (na živiny) bohatých prostředí mohou dovolit.
- **Rychlost růstu ovlivňuje obranu**. Výsledky analýzy potvrdily, že rychlost růstu rostliny negativně ovlivňuje celkové množství prostředků investovaných do obrany. Ovšem pouze při porovnávání druhů v rámci jednoho habitatu. Napříč prostředími se toto dokázat nepodařilo.
- **Rychlost růstu ovlivňuje míru herbivorie**. Podle výsledků analýzy se potvrdil předpoklad RAH, že rychleji rostoucí rostliny trpí větším počtem útoků herbivorů než pomaleji rostoucí rostliny, a to ve stejném habitatu.

## 8 Predikce

Mnoho otázek týkajících se interakcí rostlin s herbivory již bylo zodpovězeno, ale některé jsou stále předmětem bádání. Například relativní úloha různých vlastností rostlin v obraně proti škůdcům je otázka, na kterou ještě nebyla nalezena jednoznačná odpověď (Johnson 2011). Možná také z důvodu, že je velmi nepravděpodobné, že jednotlivé znaky rostlin působí samostatně (Agrawal 2011). Jak je vidno v předchozích kapitolách, ve velkém počtu studií se autoři zabývali znaky rostlin, které mají na první pohled souvislost s obranou proti herbivorům. Bylo provedeno i množství pokusů, díky kterým bylo zjištěno, že rostlinné znaky bez zjevné souvislosti s odolností mohou ovlivnit preference herbivorů. A zdá se, že malé množství z těchto všech zkoumaných vlastností rostlin, navzdory komplexitě a složitosti herbivorů, rostlin a jejich interakcí, ovlivňuje preference býložravců předvídatelným způsobem (Pérez-Harguindeguy, Díaz et al. 2003).

### 8.1 Metody studia atraktivity rostlin pro herbivory

Způsobem, jak zjistit potravní preference živočichů a zároveň znaky, které jsou za atraktivitu rostliny zodpovědné, je analýza konzumace. Experimenty zjišťující spotřebu rostlinného materiálu herbivory mohou probíhat v různých podmínkách a různými způsoby. Následuje přehled nejčastěji využívaných postupů.

#### 8.1.1 Laboratoř

Prostředí laboratoře poskytuje mnoho možností pro design experimentu. Živočichům můžeme předkládat například listy a části listů (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2003) či pouze kousky filtračního papíru napuštěné extrakty z rostlin (Grime *et al.* 1996). Testy, na základě kterých je možno zjistit živočichovy preference, můžeme rozdělit podle toho, zda a z jakého množství vzorků má herbivor na výběr:

- Experimenty, při kterých není možnost výběru, protože je testována poživatelnost pouze jednoho druhu potravy.
- Experimenty, kdy už živočich na výběr má, ale pouze ze dvou druhů vzorků.

- Testy, při nichž je možné vybrat si z více nabízených možností a nejvíce tak simulovat přirozené podmínky.

Poslednímu typu testu odpovídá takzvaný *cafeteria experiment*, kdy je konzumentovi předloženo více typů potravy ve stejném množství tak, aby dostupnost nezasahovala do měření preferencí. Do nádoby, ať už obyčejné Petriho misky, nebo propracovanější *feeding areny* (Grime, Cornelissen et al. 1996), jsou umístěni herbivoři společně se vzorky zkoumaných rostlin v náhodných pozicích, pokud možno stejně daleko od počátečního umístění živočichů. Po uplynutí určitého časového úseku, po který jsou živočichové ponecháni v nádobě a mají možnost se selektivně krmit na předložených rostlinách, jsou odebráni a následuje měření zkonsumovaného listového materiálu. Nejvýhodnější je vizuální stanovení chybějící listové plochy v procentech. Další metody jsou časově náročnější nebo, v případě vážení listových vzorků, může dojít ke zkreslení výsledků v důsledku významných změn v obsahu vody v listech během pokusu (Ibanez, Lavorel et al. 2013). Samotnému experimentu předchází sběr a příprava rostlinného materiálu a snaha o udržení jeho čerstvosti. Musí být zajištěni vhodní herbivorní generalisté, předem vyhladovělí a nejlépe bez předchozí zkušenosti se zkoumanými rostlinami. To je považováno za důležité, protože tak nedojde ke zkreslení výsledků díky aklimatizaci (Pérez-Harguindeguy, Díaz et al. 2003).

Nevýhodou testů v laboratoři, zvláště při využívání listových transektů, může být přílišné vysychání listů (Ibanez, Lavorel et al. 2013). Dále může být složité zajistit optimální podmínky pro život herbivorních živočichů.

### 8.1.2 Zahradní experiment

Výzkum probíhá v prostoru ohraničeném tak, aby byl herbivorovi znemožněn útěk a zároveň je třeba, aby bylo zabráněno vniknutí dalších organismů dovnitř. Vnitřní plocha je rozdělena na jednotlivé buňky, ve kterých jsou zasazeny rostliny. Toto rozdělení umožní souměrné rozmístění rostlin. Každá druhá buňka je pak ponechána neosazená, čímž se docílí přirozenějších podmínek, stejně jako ponecháním volného průběhu růstu rostlin (Buschmann, Edwards et al. 2006). Po stanoveném čase je měřena míra poničení jednotlivých druhů rostlin.

Oproti předchozímu typu experimentu jsou zajištěny přirozenější podmínky. Je ale potřeba ohlídat, aby všechny rostliny před začátkem pokusu prosperovaly, uschle a jinak nepoužitelné jedince vyhodit a nahradit. Problémem může být také nepropařená hlína a v ní žijící organismy, které mohou ovlivnit výsledky.

### 8.1.3 Sběr v terénu

Nejméně ovlivnitelný způsob, jak zjistit poškození listů herbivory, je sběr již poškozených částí rostlin přímo v terénu a následné změření zkonsumované plochy listů.

Nevýhodou této metody je, že nevíme, co poškození způsobilo nebo to alespoň není snadné zjistit. A také nezanedbatelný vliv podmínek, ve kterých rostlina rostla, na její charakteristiky. Těžko totiž nalezneme srovnávané druhy na jednom stanovišti a ve stejném čase.

### 8.1.4 Souhrn

Vzhledem k tomu, že preference živočichů nejsou ovlivněny jen vlastními znaky rostlin, ale důležitý je i kontext prostředí, ve kterém rostliny rostou (Cuevas-Reyes, Oyama et al. 2011), jeví se jako výhodný postup srovnávací studie konzumace v simulovaných podmínkách společně se vzorky z terénu (Pérez-Harguindeguy, Díaz et al. 2003).

### 8.1.5 Výsledky

Studie zabývající se predikcí herbivorie potřebují mít k dispozici velké množství podkladových dat, na kterých jsou zjišťovány párové korelační koeficienty mezi hodnotami jednotlivých vlastností rostlin a citlivostí herbivorů. Získané výstupy jsou podrobovány různým dalším analýzám. Většina předešlých výzkumů se zaměřila pouze na jeden nebo málo znaků. Anebo, když už bylo bráno v úvahu znaků více, tak byly zkoumány pouze jednotlivě. Toto je potenciálně problematické, protože vlastnosti rostlin se na ovlivnění herbivorie mohou podílet podle složitějších vzorců, což nemusí být při jejich jednotlivém zkoumání zřejmé (Loranger, Meyer et al. 2012). Obecně se došlo k závěru, že sekundární metabolity v průměru nepředvídají odolnost rostlin vůči bezobratlým herbivorům. Jediným chemickým detergentem působícím obecně na bezobratlé herbivory byl uznán obsah ligninu (Carmona, Lajeunesse et al. 2011) Oproti tomu se jako nejdůležitější jeví nutriční kvalita rostlin, konkrétně obsah dusíku, potažmo poměr uhlíku a dusíku. Rostliny bohatší na živiny jsou preferovanější, protože poměr C:N v živočišných tkáních je mnohem nižší, což předurčuje dusík jako limitující faktor. Také růstová forma rostliny, typ stonku či doba života rostliny koreluje s preferencemi herbivorů (Loranger, Meyer et al. 2012). Tyto vlastnosti ale spíše souvisí s dostupností potravy. Dostupnost se totiž může lišit mezi jednotlivými druhy a také v celkovém kontextu. Výška rostliny nebude překážkou pro létající konzumenty a tak podobně. Jinými slovy pokud je rostlina dostupná, bude rozsah herbivorie očekáván dle nutriční kvality rostliny (Pérez-Harguindeguy, Díaz et al. 2003). Zjištění, že sekundární



metabolity hrají podřadnou roli v obraně rostlin, je překvapující, nicméně většina studií zabývajících se důležitostí těchto látek zkoumala specifické interakce mezi jednotlivými rostlinami, jednotlivými druhy a specifickými sekundárními metabolity. Jak už bylo psáno výše, sekundární metabolity mohou působit odlišně na různé živočichy. Zatímco na někoho působí stimulačně, jiného mezitím dokážou odradit. Tedy nemohou být silným prediktivním znakem (Loranger, Meyer et al. 2012).

## 9 Carduoideae

Bodlákovité (*Carduoideae*) je název pro podčeď vyšších dvouděložných rostlin náležících pod čeď hvězdnicovitých (*Asteraceae*). Jejich květy jsou uspořádány v homogamní úbory. Z vnější strany úboru je vyvinut takzvaný zákrov, skládající se z hrotitých, přívěskatých nebo háčkovitých zákrovních listenů.

Tato skupina hostí mnoho druhů, které byly na některých místech uznány jako invazivní. Pro východní část USA jsou to například druhy *Centaurea maculosa*, *Cirsium Arvense* či *Carduus Acanthoides* (Van Driesche, 2002). U druhů z podčeledi *Carduoideae* je známo mnoho přirozených nepřátel. Mezi ně patří velké množství zástupců z řad hmyzu, kteří se živí různými částmi rostlin (listy, stonky, kořeny i semena). Jako jejich příklad uvedu tyto druhy: *Cassida rubiginosa*, *Larinus planus*, *Cleonis pigra* *Rhinocyllus conicus* nebo *Trichosirocalus horridus*. Vzhledem k invazivní povaze některých druhů rostlin z podčeledi *Carduoideae* je zajímavé zjistit, co řídí výběr herbivorů žijících se na těchto rostlinách. Existuje studie srovnávající obsah chemických komponentů mezi rody *Carduus* a *Cirsium*, která naznačuje, že porovnání chemie blízké příbuzných rostlin může přispět ke zlepšení predikce herbivorie (Jordon-Thaden and Louda 2003). Dále bylo na základě analýzy listů shromážděných v terénu zjištěno, že mezi znaky ovlivňující konzumaci herbivorem patří například obsah vody, fosforu či specifická listová plocha. Výsledky tedy naznačují, že kvalita listu je pro herbivory důležitější než přítomnost specifických obranných mechanismů, jakými jsou například trichomy (Münzbergová and Skuhrovec 2013). Identifikace vlastností, které umožní predikovat hostitelskou specializaci herbivorů, by mohla pomoci předejít případům, jako když byl v USA introdukován *Rhinocyllus conicus* coby biokontrolní agens k potlačení populace některých evropských pcháčů. Ovšem *Rhinocyllus conicus* začal likvidovat i populace domácích pcháčů včetně chráněných druhů *Cirsium canescens* a *C. undulatum* (Louda, Kendall et al. 1997)

# 10 Závěr

Vzhledem k tomu, že schopnost rostlin odolat/tolerovat herbivorii je zprostředkována jejich funkčními vlastnostmi, jednotlivé druhy rostlin lišící se právě ve svých znacích vykazují různou míru poničení herbivory. V této práci jsme se seznámili s těmito vlastnostmi rostlin ovlivňující jejich interakce s býložravci. Jednotlivé znaky byly podpořeny studiemi, které jejich dopad na živočichy ukázaly. To však byly studie pečlivě vybrané. V některých případech existují i experimenty, jejichž výsledky souvislost daného znaku s preferencemi herbivorů nepotvrdily. Což není překvapením například z důvodu, že pojem „bezobratlý herbivor“ je velice obecný. Jak již bylo psáno, do této charakteristiky zapadají zástupci mnoha skupin, lišící se například svými nároky, velikostí těla i ústním ústrojím. Svou roli hraje také prostředí, ve kterém rostliny s živočichy koexistují. V případě predikce je tedy zřejmé, že pouze malé množství z velkého počtu zkoumaných znaků bude univerzálně určovat interakce s herbivory. Diskutované sekundární metabolity působí většinou natolik specificky, že nemohou být silným prediktivním znakem pro velké množství živočichů. Naopak kvalita potravy je důležitá pro všechny živočichy a mohla by tedy být klíčovým znakem při posuzování atraktivity rostlin pro herbivory.

Poslední kapitola představuje podčeleď *Carduoideae* a to z důvodu případné navazující diplomové práce. Jejím cílem by mělo být především zjištění, jaké vlastnosti ovlivňují míru herbivorie v mezidruhovém srovnání u rostlin z této podčeledi.

# Přehled literatury

Agrawal, A. A. (2000). "Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism." Trends in Plant Science **5**(7): 309-313.

Agrawal, A. A. (2011). "Current trends in the evolutionary ecology of plant defence." Functional Ecology **25**(2): 420-432.

Ali, J., et al. (2010). "Subterranean Herbivore-induced Volatiles Released by Citrus Roots upon Feeding by *Diaprepes abbreviatus* Recruit Entomopathogenic Nematodes." Journal of Chemical Ecology **36**(4): 361-368.

Anten, N. P. R. and R. Pierik (2010). "Moving resources away from the herbivore: regulation and adaptive significance." New Phytologist **188**(3): 643-645.

Barker, G. M. (2008). "Mollusc herbivory influenced by endophytic clavicipitaceous fungal infections in grasses." Annals of Applied Biology **153**(3): 381-393.

Barthlott, W., et al. (1998). "Classification and terminology of plant epicuticular waxes." Botanical Journal of the Linnean Society **126**(3): 237-260.

Bellingham, P. J. and A. D. Sparrow (2000). "Resprouting as a life history strategy in woody plant communities." Oikos **89**(2): 409-416.

Belsky, A. J. (1986). "Does herbivores benefit plants-a review of the evidence" American Naturalist **127**(6): 870-892.

Bennett, R. N. and R. M. Wallsgrave (1994). "Tansley Review No. 72. Secondary Metabolites in Plant Defence Mechanisms." New Phytologist **127**(4): 617-633.

Björkman, C. and D. Anderson (1990). "Trade-off among antiherbivore defences in a South American blackberry (*Rubus bogotensis*)." Oecologia **85**(2): 247-249.

Brennan, E. B. and S. A. Weinbaum (2001). "Stylet penetration and survival of three psyllid species on adult leaves and 'waxy' and 'de-waxed' juvenile leaves of *Eucalyptus globulus*." Entomologia Experimentalis et Applicata **100**(3): 355-363.

Bullas-Appleton, E., et al. (2004). "Potato leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) varietal preferences in edible beans in relation to visual and olfactory cues." Environmental entomology **33**(5): 1381-1388.

Buschmann, H., et al. (2006). "Responses of native and invasive Brassicaceae species to slug herbivory." Acta Oecologica **30**(2): 126-135.

Carmona, D., et al. (2011). "Plant traits that predict resistance to herbivores." Functional Ecology **25**(2): 358-367.

Coley, P. D. and J. Barone (1996). "Herbivory and plant defenses in tropical forests." Annual Review of Ecology and Systematics: 305-335.

Coley, P. D., et al. (1985). "Resource availability and plant antiherbivore defense." Science(Washington) **230**(4728): 895-899.

Coley, P. D. and T. Aide (1991). "Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests." Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Wiley, New York **25**: 49.

Crawford, K., et al. (2010). "Fungal endophytes of native grasses decrease insect herbivore preference and performance." Oecologia **164**(2): 431-444.

Crawley, M. J. (1983). Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions, Blackwell Scientific Publications.

Cuevas-Reyes, P., et al. (2011). "Contrasting herbivory patterns and leaf fluctuating asymmetry in *Heliocarpus pallidus* between different habitat types within a Mexican tropical dry forest." Journal of Tropical Ecology **27**(4): 383-391.

Endara, M. J. and P. D. Coley (2011). "The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis." Functional Ecology **25**(2): 389-398.

Gold, W. G. and M. M. Caldwell (1989). "The Effects of the Spatial Pattern of Defoliation on Regrowth of a Tussock Grass. I. Growth Responses." Oecologia **80**(3): 289-296.

Grime, J. P., et al. (1996). "Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves." Oikos: 489-494.

Grime, J. P., et al. (1968). "an investigation of leaf palatability using snail *caepa nemoralis* L.." Journal of Ecology **56**(2): 405-&.

Grubb, P. J. (1992). "A positive distrust in simplicity—lessons from plant defences and from competition among plants and among animals." Journal of Ecology **80**(4): 585-610.

Halitschke, R., et al. (2011). "Herbivore-specific elicitation of photosynthesis by mirid bug salivary secretions in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*." New Phytologist **191**(2): 528-535.

Hanley, M. E., et al. (2007). "Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence." Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **8**(4): 157-178.

Haukioja, E. and J. Koricheva (2000). "Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants." Evolutionary Ecology **14**(4-6): 551-562.

Haysom, K. A. and J. C. Coulson (1998). "The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity." Ecological Entomology **23**(4): 377-385.

Henriksson, J., et al. (2003). "Effects of host shading on consumption and growth of the geometrid *Epirrita autumnata*: interactive roles of water, primary and secondary compounds." Oikos **103**(1): 3-16.

Holland, J. N., et al. (1996). "Herbivore-Induced Changes in Plant Carbon Allocation: Assessment of Below-Ground C Fluxes Using Carbon-14." Oecologia **107**(1): 87-94.

Horgan, F. G., et al. (2009). "Effects of altitude of origin on trichome-mediated anti-herbivore resistance in wild Andean potatoes." Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants **204**(1): 49-62.

Howe, G. A. and G. Jander (2008). Plant immunity to insect herbivores. Annual Review of Plant Biology. Palo Alto, Annual Reviews. **59**: 41-66.

Huhta, A.-P., et al. (2003). "Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels?" Plant Ecology **166**(1): 49-61.

Chehab, E. W., et al. (2009). "Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation." Journal of experimental botany **60**(1): 43-56.

Ibanez, S., et al. (2013). "Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers." Functional Ecology.

Jetter, R., et al. (2000). "Leaf cuticular waxes are arranged in chemically and mechanically distinct layers: evidence from *Prunus laurocerasus* L." Plant, Cell & Environment **23**(6): 619-628.

Johnson, M. T. (2011). "Evolutionary ecology of plant defences against herbivores." Functional Ecology **25**(2): 305-311.

Johnson, S., et al. (2003). "Microbial impacts on plant-herbivore interactions: the indirect effects of a birch pathogen on a birch aphid." Oecologia **134**(3): 388-396.

Jordon-Thaden, I. E. and S. M. Louda (2003). "Chemistry of *Cirsium* and *Carduus*: a role in ecological risk assessment for biological control of weeds?" Biochemical Systematics and Ecology **31**(12): 1353-1396.

- Kempel, A., et al. (2011). "Tradeoffs associated with constitutive and induced plant resistance against herbivory." Proceedings of the National Academy of Sciences **108**(14): 5685-5689.
- Kotanen, P. M. and J. P. Rosenthal (2000). "Tolerating herbivory: does the plant care if the herbivore has a backbone?" Evolutionary Ecology **14**(4-6): 537-549.
- Leal, I. R., et al. (2006). "Ant protection against herbivores and nectar thieves in *Passiflora coccinea* flowers." Ecoscience **13**(4): 431-438.
- Levin, D. A. (1973). "The role of trichomes in plant defense." Quarterly Review of Biology: 3-15.
- Lombardero, M. J., et al. (2006). "Effects of fire and mechanical wounding on *Pinus resinosa* resin defenses, beetle attacks, and pathogens." Forest Ecology and Management **225**(1-3): 349-358.
- Loranger, J., et al. (2012). "Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures." Ecology **93**(12): 2674-2682.
- Louda, S. M., et al. (1997). "Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds." Science **277**(5329): 1088-1090.
- Mantyla, E., et al. (2008). "From Plants to Birds: Higher Avian Predation Rates in Trees Responding to Insect Herbivory." Plos One **3**(7).
- Marquis, R. J., et al. (2002). "Effect of plant architecture on colonization and damage by leafyiting caterpillars of *Quercus alba*." Oikos **99**(3): 531-537.
- Moles, A. T., et al. (2011). "Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory." Functional Ecology **25**(2): 380-388.
- Münzbergová, Z. and J. Skuhrovec (2013). "Effect of Habitat Conditions and Plant Traits on Leaf Damage in the *Carduoideae* Subfamily." Plos One **8**(5): e64639.
- Neilson, E. H., et al. (2013). "Plant chemical defense: at what cost?" Trends in Plant Science **18**(5): 250-258.
- Nenaah, G. E. (2011). "Toxic and antifeedant activities of potato glycoalkaloids against *Trogoderma granarium* (Coleoptera: Dermestidae)." Journal of Stored Products Research **47**(3): 185-190.
- Nobel, P. S., et al. (1975). "Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel." Plant Physiology **55**(6): 1067-1070.

- O'Reilly-Wapstra, J. M., et al. (2007). "The role of genetic and chemical variation of *Pinus sylvestris* seedlings in influencing slug herbivory." Oecologia **152**(1): 82-91.
- Obeso, J. (1997). "The induction of spinescence in European holly leaves by browsing ungulates." Plant Ecology **129**(2): 149-156.
- Pérez-Harguindeguy, N., et al. (2003). "Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments." Austral Ecology **28**(6): 642-650.
- Potter, D. A. and T. W. Kimmerer (1988). "Do holly leaf spines really deter herbivory?" Oecologia **75**(2): 216-221.
- Rasmann, S. and A. A. Agrawal (2011). "Latitudinal patterns in plant defense: evolution of cardenolides, their toxicity and induction following herbivory." Ecology Letters **14**(5): 476-483.
- Regnault-Roger, C. and A. Hamraoui (1995). "Fumigant toxic activity and reproductive inhibition induced by monoterpenes on *Acanthoscelides obtectus* (Say) (coleoptera), a bruchid of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.)." Journal of Stored Products Research **31**(4): 291-299.
- Schade, J. D., et al. (2003). "Stoichiometric tracking of soil nutrients by a desert insect herbivore." Ecology Letters **6**(2): 96-101.
- Scheidel, U. and H. Bruelheide (1999). "Selective slug grazing on montane meadow plants." Journal of Ecology **87**(5): 828-838.
- Schemske, D. W., et al. (2009). "Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions?" Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. **40**: 245-269.
- Speiser, B. and M. Rowell-Rahier (1991). "Effects of Food Availability, Nutritional Value, and Alkaloids on Food Choice in the Generalist Herbivore *Arianta arbustorum* (Gastropoda: Helicidae)." Oikos **62**(3): 306-318.
- Stowe, K. A., et al. (2000). "The Evolutionary Ecology of Tolerance to Consumer Damage." Annual Review of Ecology and Systematics **31**: 565-595.
- Strauss, S. Y. and A. A. Agrawal (1999). "The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory." Trends in Ecology & Evolution **14**(5): 179-185.
- Strauss, S. Y., et al. (2004). "Optimal defence theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish." Journal of Ecology **92**(1): 132-141.
- Tiffin, P. (2000). "Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know?" Evolutionary Ecology **14**(4-6): 523-536.

Trumble, J., et al. (1993). "Plant compensation for arthropod herbivory." Annual review of entomology **38**(1): 93-119.

Van Driesche, R., et al. (2002). "Biological control of invasive plants in the Eastern United States." Biological control of invasive plants in the Eastern United States.

Visser, M. E. and L. J. Holleman (2001). "Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology." Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **268**(1464): 289-294.

Williams, K. S. and L. E. Gilbert (1981). "Insects as selective agents on plant vegetative morphology-egg mimicry reduces egg-laying by butterflies." Science **212**(4493): 467-469.

Yamazaki, K. (2011). "Gone with the wind: trembling leaves may deter herbivory." Biological Journal of the Linnean Society **104**(4): 738-747.

Yencho, G. C. and W. M. Tingey (1994). "Glandular trichomes of *Solanum berthaultii* alter host preference of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*." Entomologia Experimentalis et Applicata **70**(3): 217-225.

Zalucki, M. P., et al. (2001). "Detrimental effects of latex and cardiac glycosides on survival and growth of first-instar monarch butterfly larvae *Danaus plexippus* feeding on the sandhill milkweed *Asclepias humistrata*." Ecological Entomology **26**(2): 212-224.

Zucker, W. V. (1982). "How Aphids Choose Leaves: The Roles of Phenolics in Host Selection by a Galling Aphid." Ecology **63**(4): 972-981.

Další zdroje:

Townsend, C. R., et al. (2010). Základy ekologie, Univerzita Palackého

Schoonhoven, L. M., et al. (2005). Insect-plant biology, Oxford University Press