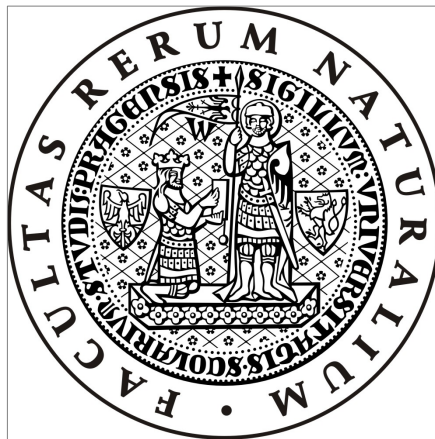


**Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky**

**Charles University in Prague, Faculty of Science
Department of Botany**

Doktorský studijní program: Botanika
Ph.D. study program: Botany

Autoreferát disertační práce / Summary of the Ph.D. Thesis



Vliv opylovačů a herbivorů na individuální přežívání a populační dynamiku
druhu *Scorzonera hispanica*

Effect of plant-animal interactions on individual performance and
population dynamics of *Scorzonera hispanica*

Zita Červenková

Školitel/Supervisor: Zuzana Münzbergová

Praha, 31/05/2016

OBSAH

ABSTRACT	2
ABSTRAKT	3
ÚVOD	4
CÍLE	7
SEZNAM A POPIS DÍLČÍCH PRACÍ	7
INTRODUCTION	10
AIMS	13
LIST OF THE STUDIES	14
REFERENCES	15
CURICULUM VITAE	19
PUBLICATIONS	20

ABSTRACT

The population dynamics of plants with regard to plant-animal interactions is a remarkably complex topic. To look into how individual life stages are influenced in different directions by various animals is beyond the scope of a single paper. For each of the studies described below, I and my co-authors attempted to collect data that would cover as much of the plant life cycle as possible, focusing on interactions between plants and different animals during the flowering period and their consequences for the overall dynamics of the species *Scorzonera hispanica* at the local and landscape scale. Putting all the studies together allowed me to gain a better picture of the network of relationships between plant properties, animal activity and their effects on overall plant performance.

In **Study 1**, we focus on factors influencing germination, early growth and survival. The results show better performance in seedlings from larger seeds and from larger populations. Seed weight affected the germination rate, seedling growth within the first two months and seedling survival. Mother plant traits did not affect any of the variables studied, even though the performance of seedlings from individual mother plants did differ. Because the seed mass was the most important factor affecting germination and seedling growth, in further studies we focused our attention on factors that may affect it.

In **Study 2**, we discuss the results of a field experiment aimed at finding out the preferences of pollinators. Based on a comparison with open-pollinated and supplementally pollinated plants, we examined whether the plants were pollen-limited. We did not record any significant effects of pollinators on the reproduction of *S. hispanica*. Seed number, seed mass and ratio of developed seeds were connected neither with the floral visitation rate nor with supplemental pollination. The number of seeds depended solely on plant height, which was further connected with microsite characteristics, suggesting that the plants studied were likely resource-limited. Even if pollen limitation did occur, none of the flowering traits we measured correlated with the rate of pollinator visitation.

In **Study 3**, we report how by monitoring a population in short intervals we ascertained the preferences herbivores and the effect of herbivory on plant reproduction. We found a significant influence of herbivory on seed production whereas neither flowering in the next season nor survival of flowering plants was affected by the rate of herbivory. Flowering in the following season correlated only with plant height, which was further connected with microsite characteristics, which suggests a tendency towards resource limitation. Herbivores preferred plants with greater numbers of initial flower buds.

In **Study 4**, we present a dynamic, spatially explicit model to predict the prospects of the species at the landscape scale under various levels of herbivory and random population destruction. The results show that the landscape-level population dynamics under the present rate of herbivory are approximately in equilibrium allowing fluctuations of the rate of herbivory on the order of per cent. The extent of herbivory plays a large role in landscape-level population dynamics, especially when combined with disturbance events. The results of our simulation also revealed a higher survival probability of large populations than that of small ones.

Although we revealed some aspects of plant animal interactions driving population dynamics of the species, there is still room for further research into little-known processes such pollinator behaviour at the landscape scale or a direct influence of plant-animal interactions on germination and seedling performance regardless of seed mass

ABSTRAKT

Populační dynamika rostlin ve spojení s interakcemi s živočichy představuje nesmírně složitou problematiku, kterou lze málokdy shrnout v rámci jedné studie. Ovlivnění různých životních fází různými směry ze stran různých živočichů vyžaduje sebrání velkého objemu dat a překračuje rámec běžného článku. V dílčích studiích jsem se pokusila sebrat taková data, která by pokrývala co největší část životního cyklu rostliny a zaměřila se na interakce s různými živočichy v době kvetení a jejich důsledky pro celkovou dynamiku modelového druhu *Scorzonera hispanica* na lokální i krajinné škále. Spojení dílčích studií pak umožnilo celkový pohled na síť souvislostí mezi vlastnostmi rostliny, činností živočichů, a jejími následky na overall plant performance.

Ve **Studii 1** jsme se ve skleníkovém experimentu zaměřili na faktory ovlivňující klíčení, raný růst a přežívání semenáčků. Zjistili jsme lepší klíčivost i přežívání u těžších semen a semen z větších populací. Kladný vliv hmotnosti semena na růst semenáčku se projevoval po dobu 2 měsíců. Vlastnosti mateřských rostlin – výška a počet květů – neměly na klíčení, růst a přežívání semenáčků žádný průkazný vliv, přesto, že semenáčky od různých mateřských rostlin se lišily. Jelikož nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím růst a klíčení semenáčků se ukázala být hmotnost semínka, zaměřili jsme se na ni v dalších studiích.

Ve **Studii 2** jsme terénním pokusem zjišťovali preference opylovačů a na základě srovnání přirozeně opylených a uměle doopylených rostlin zkoumali, jestli je rostlina limitována pylem. Neobjevili jsme žádný průkazný vliv opylovačů na reprodukci. Počet, hmotnost, ani podíl vyvinutých semen nebyl závislý ani na návštěvnosti květů, ani na umělém doopylení. Počet a hmotnost semen pozitivně korelovala s výškou mateřské rostliny, která byla dále korelovaná s pokryvností vegetace na mikrostanovišti. Tyto výsledky ukazují spíše na limitaci zdroji než přenosem pylu. Také návštěvnost opylovačů nesouvisela s měřenými vlastnostmi rostlin, ale spíše s mikrostanovištěm.

Ve **Studii 3** jsme sledováním populace na lokalitě v krátkých intervalech zjišťovali preference herbivorů a vliv herbivorie na reprodukci rostliny. Našli jsme průkazný vliv herbivorie na produkci semen, zatímco kvetení v další sezóně nebo přežívání herbivorií ovlivněno není. Kvetení v další sezóně souviselo s výškou rostliny a mikrostanovištěm, což stejně jako v předchozí studii poukazuje na limitaci zdroji. Herbivoři upřednostňovali rostliny s větším počtem květních pupenů, bez ohledu na výšku.

Ve **Studii 4** jsme použili dynamický, prostorově explicitní model k odhadu budoucích vyhlídek populací modelového druhu na krajinné úrovni při různé míře herbivorie. Výsledky ukázaly, že současný stav populací s přirozenou mírou herbivorie je zhruba v rovnováze. Kolísání míry herbivorie však hraje v krajinné populační dynamice druhu důležitou roli, zejména v kombinaci s náhodnými disturbancemi. Model také ukázal vyšší pravděpodobnost přežití větších populací. Přestože jsem ve své práci rozkryla mnohé aspekty interakcí s živočichy a jejich vlivu na populační dynamiku druhu, pořád zůstává řada neprozkoumaných procesů jako například chování opylovačů na krajinném měřítku nebo přímý vliv interakcí s živočichy na klíčení a růst rostliny, bez ohledu na hmotnost semínka.

ÚVOD

Žádná rostlina není ostrov sám pro sebe. Osud každé jednotlivé rostliny je pevně propleten s celým jejím biotickým a abiotickým okolím. Abychom pochopili, proč rostlina roste zrovna tak, jak roste, je potřeba ponořit se do složitého přediva vztahů s celým jejím okolím. Od prvního okamžiku, kdy na povrch půdy dopadlo semínko. Nebo raději už od okamžiku, kdy semínko uzrálo na mateřské rostlině? Co dovolilo tomu semínku uzrát, jakým nástrahám muselo odolat? A která shoda náhod způsobila, že se semínko začalo vyvíjet? Proč zrovna tohle vajíčko v tomhle květu bylo oplozeno a dalo vyvinout životaschopnému semínku. A co dovolilo právě této rostlině vykvést a vyplodit semena, ve složitých podmínkách boje o přežití s konkurenty, predátory, parazity i mutualisty? A tak se kruhem ocitáme zase zpět u klíčícího semínka, u životního cyklu rostlin a jejich interakce s ostatními organismy. A když potom o krok ustoupíme, spatříme rostlinu jako součást populace jednoho druhu, v němž všichni jedinci bojují své drobné boje.

Text disertační práce nemá ambice obsáhnout celou šíři problematiky životního cyklu rostlin a jejich interakcí s okolím. Na danou problematiku se dívám prizmatem našeho modelového systému. Proto některé aspekty rozvedu víc a o jiných, které jsou pro náš systém nepodstatné, se zmíním jen ve stručnosti. Ačkoliv těžištěm práce je studium interakcí s živočichy, bude chvíli trvat, než se k němu v textu dostanu. Začnu totiž trochu ze široka a hlavně od začátku – od semínka.

Semínko a jeho vlastnosti

Semena umožňují rostlinám realizovat různé strategie přežití a šíření. Tyto strategie by měly vést k co nejmenším ztrátám semen a semenáčků pod selekčním tlakem prostředí. U vytrvalých rostlin je navíc nutno brát v úvahu i trade-off mezi možnostmi reprodukce teď a v budoucnu (Obeso 2002).

Semena se mohou lišit v mnoha aspektech – schopnost šíření, přežití v semenné bance, nebo ta nejspodněji měřitelná – **hmotnost semínka** (která navíc s oběma dříve zmíněnými aspekty souvisí). Asi nejzásadnějším jevem spojeným s hmotností semínka, kde navíc panuje všeobecná shoda, je pozitivní korelace hmotnosti s klíčivostí, platná jak mezidruhově (Moles & Westoby 2006), tak v rámci druhu (Counts & Lee 1991, Castro 1999, Khera et al. 2004, Lehtila & Ehrlén 2005, Van Molken et al. 2005, Benard & Toft 2007). Na základě těchto poměrně dobře prostudovaných korelací mezi hmotností semínka a jeho persistencí, šířením nebo klíčivostí můžeme zhruba odhadovat, co se semínkem bude. Proto patří hmotnost semínka ke klíčovým proměnným při zkoumání vlivů působících na rostliny a jejich dalších konsekvencí. Ale kromě evolucí dobře zajeté strategie můžeme hledat ještě další hybatele variability v hmotnosti semen.

Hmotnost semínek v rámci druhu se různí na mnoha hierarchických úrovních. Na nejhrubším měřítku se liší mezi jednotlivými populacemi, často v souvislosti jejich vlastnostmi jako stanovištní podmínky, izolovanost nebo velikost populace (Heschel & Paige 1995, Ouborg & Vantreuren 1995, Münzbergová & Plačková 2010b).

Na úrovni populace mohou být rozdíly mezi jednotlivými mateřskými rostlinami (Ouborg & Vantreuren 1995, Weiner et al. 1997, Hereford & Moriuchi 2005), někdy spojené s jejich měřitelnými vlastnostmi (např. suchou biomasou viz (Sletvold 2002).

Hmotnost semínek kolísá také v rámci mateřské rostliny, ať už v průběhu času v rámci sezóny (Cavers & Steel 1984, Wolfe 1992), v průběhu života vytrvalé rostliny (Herrera 1991a) nebo v rámci pozice na rostlině (Herrera 1991b, Diggle 1997, Ehlers 1999, Diggle 2003, Buide 2004). Pro náš systém zajímavá je i heterokarpie u čeledi Asteraceae (Gibson & Tomlinson 2002, De Clavijo 2005, Van Molken et al. 2005, Torices & Mendez 2010).

Dále se hmotností semen liší i v závislosti na aktuální situaci, ve které se rostlina právě nachází. Experimentální studie ukazují pozitivní souvislost hmotnosti semen s dostupností živin nebo vody pro mateřskou rostlinu (Gianoli 2002, Drenovsky & Richards 2005, Valencia-Díaz & Montana 2005, Breen & Richards 2008). A mohou hmotnost a další vlastnosti semen ovlivnit i interakce s živočichy? Prosím, čtěte dál!

Klíčení

Klíčení a růst semenáčků, jeho rychlost a načasování, je určující pro celý další život rostliny. Rychlejší klíčení může představovat konkurenční výhodu (Castro 2006, De Luis et al. 2008), stejně jako větší velikost (Wulff 1986b, Ortmans et al. 2016) nebo hmotnost semenáčku (Benard & Toft 2007) a může tak ovlivnit další stadia a tím i celkovou fitness (Wulff 1986a, De Luis et al. 2008, Mercer et al. 2011, Cogoni et al. 2013). Toto ovlivnění životního cyklu se ještě výrazněji projevuje u vytrvalých než monokarpických rostlin (Verdu & Traveset 2005). Právě tyto výhody bývají pozitivně korelovány s hmotností semen (Wulff 1986a, Benard & Toft 2007, Ortmans et al. 2016). To už je druhý pádný důvod - krom souvislosti s vyšší klíčivostí - proč se seed mass zabývat.

Někdy ale výše zmíněné konkurenční výhody s velikostí semínka nesouvisí (Castro 1999), nebo ovlivňují jen krátké období klíčení a s dalším růstem rostliny už neexistuje průkazná souvislost (El-Keblawy & Lovett-Doust 1998, Meyer & Carlson 2001). Struktura dalších faktorů ovlivňujících růst mladé rostliny je podobná jako u semínek: jsou to rozdíly mezi mateřskými rostlinami ať už dané geneticky (Lacey 1996, Weiner et al. 1997) nebo epigenetickou cestou přes vlastnosti matky a jejího prostředí (Ouborg & Vantreuren 1995, Galloway 2001, Hereford & Moriuchi 2005, Latzel et al. 2009, Cendan et al. 2013); nebo životní osud (El-Keblawy & Lovett-Doust 1998, Steets & Ashman 2010). Stejně jako hmotnost semen, i klíčení se liší mezi populacemi (Lamont et al. 1993, Heschel & Paige 1995, Fischer et al. 2000, Münzbergová & Plačková 2010a).

Pro klíčení a další růst rostliny samozřejmě důležitý i vliv prostředí (Breen & Richards 2008, Cogoni et al. 2013). Zároveň místo, kde semínka vyklíčí, může mít pak vliv na plant-animal interakce (Benard & Toft 2008, Cogoni et al. 2013). A tak to, co bylo předtím ovlivňováno, nadále ovlivňuje další interakce. Ale tím už se dostáváme do další kapitoly života rostliny.

Životní cyklus rostliny aneb Skeptická vsuvka

Ačkoliv se ve své disertační práci snažím tvářit, že mezi vyklíčením semenáčku a vykvetením dospělé rostliny se nic neděje, opak je pravdou. Ve skutečnosti jsou samozřejmě děje v jednotlivých stádiích života vzájemně provázané. A tak např. vlastnosti kvetoucí rostliny můžou být výsledkem selekčních tlaků v nějakém předchozím stádiu, jak revidoval např. Ehrlén (2015) pro období kvetení. Z populační biologie rostlin je známo, že sensitivita jednotlivých přechodů mezi životními stadii k zásahu zvenčí se liší. Případná změna přežívání v nenápadném období růstu vegetativních rostlin tak může mít mnohem větší dopad na celkový životní cyklus než redukce počtu vyprodukovaných semen (Silvertown et al. 1993) A to se týká jak biotických interakcí, tak i stanovištních nároků, které se mohou také v průběhu života měnit.

Z výše zmíněných důvodů je proto ideální ve studiích používat dlouhodobější demografická data. Já jsem nebyla schopná taková data sebrat. Ve své práci vycházím z dlouholeté zkušenosti s modelovým druhem, na jejímž základě jsme vlivy v některých stádiích života zanedbali

Dospělá rostlina a její vlastnosti

Protože v našem modelovém systému není v ohledu interakcí zajímavá – nepozorovali jsme žádné interakce s živočichy mimo dobu kvetení, podíváme se blíže až na periodu plození, v rámci plant life cycle nejnápadnější. Vlastnosti kvetoucí rostliny, často v kombinaci s vlastnostmi jejího mikrostanoviště, mohou jak přímo tak nepřímo ovlivnit budoucnost potomků. Některé z těchto vlastností totiž hrají roli jako kritérium pro interakce s živočichy. Pro náš modelový systém jsem považovala za relevantní **čas kvetení, výšku rostliny a počet a velikost květů.**

Interakce

Interakce s živočichy jsou nedílnou součástí života rostliny a jako takové i hojně studovaným fenoménem. Pro získání povědomí o jejich vlivu na životní cyklus rostliny je třeba podchytit co nejvíc interakcí a zjistit jejich dopady a vzájemné ovlivňování. Takto komplexní studie jsou zatím poměrně vzácné (Ehrlén et al. 2016).

Interagující organismy můžeme klasicky rozdělit na **mutualistické** – sem patří např. opylovači a šířiči semen a **antagonistické** – v širším smyslu herbivoři. Tyto 2 typy interakcí někdy vytváří na rostlinu protichůdné selekční tlaky (Brody 1997, Herrera et al. 2002).

Opylovači umožňují přenos pylu a tím i páření mezi nepříbuznými rostlinami. Mezi nepostradatelností a nepotřebností se rozpíná celá škála důležitosti opylovačů pro rostlinu. Ke snadno sledovatelným přínosům opylení cizím pylem patří hlavně vyšší množství a hmotnost semen (ale viz Lloyd 1992, Ashman et al. 2004 pro možný neg.vztah mezi počtem a hmotností semen) nebo přežívání u potomk (Colling et al. 2004b). Nedostatek opylovačů, potažmo přenosu pylu, způsobuje rostlinám **limitaci pylem** (Ashman et al. 2004, Knight et al. 2005). Příčiny této nerovnováhy mezi potenciálem rostliny produkovat semena a omezeným přenosem pylu vinou nedostatku opylovačů mohou být různé, a vzhledem ke změnám ve struktuře krajiny a i druhového zastoupení interagujících živočichů lze limitaci pylem v našem systému očekávat.

Limitace pylem může vést u rostlin k selekci na vlastnosti kvetení (Ashman et al. 2004), protože zvýhodňuje rostliny, které více přitahují opylovače (Haig & Westoby 1988). K podchycení takových selekčních tlaků musíme nejdřív zjistit, jestli jsou populace limitovány pylem. To se standardně dělá srovnáním přirozeně opylených a uměle doopylených rostlin (García & Ehrlén 2002, Pflugshaupt et al. 2002, Andrieu et al. 2007). Dále je potřeba najít souvislost mezi návštěvností opylovačů a vlastnostmi kvetení, jako je velikost květu nebo květenství, výška rostliny nebo načasování kvetení. Ovšem jako kritérium volby opylovačů mohou fungovat i vlastnosti mikrostanoviště (Caruso 2002, Ghazoul 2005, Torang et al. 2006), Caruso 2002). Protože v našem modelovém systému mají opylovači své nenahraditelné místo, je potřeba se ptát, jakou roli v reprodukci rostliny hrají všechny tyto aspekty.

Herbivorie má obvykle negativní účinky na fitness rostliny (Belsky 1986, Hawkes & Sullivan 2001, Russell et al. 2001, Maron & Crone 2006). V době kvetení působí nejvíc přes produkci semen (Augustine & Frelich 1998, Maron & Crone 2006, Lin & Galloway 2009), ale ovlivňuje i přežívání dospělých rostlin (Brys et al. 2011) a pravděpodobnost kvetení (Ehrlén & Van Groenendael 2001, Knight 2003, Ehrlén & Münzbergová 2009, Brys et al. 2011) a produkci semen (Puentes & Agren 2012) v další sezóně. Předpokládáme, že mohou ovlivnit i vlastnosti semen jako je průměrná hmotnost (Meyer 2000, Pilson & Decker 2002) nebo klíčivost (Aikens & Roach 2015).

V našem systému přicházejí z širokého spektra herbivorů v úvahu pouze velcí herbivoři, ukusující přednostně kvetoucí rostliny (Augustine & Frelich 1998, Boege & Marquis 2005, Lin & Galloway 2009, Davalos et al. 2014). Často si vybírají podle vlastností rostlin – např. výšky (Freeman et al. 2003, Koh et al. 2010, Fujita & Koda 2015, Prendeville et al. 2015) nebo počtu květů (Ehrlén 1997, Gomez 2005).

Ačkoliv patří mezi nejkoumanější hybatele životního cyklu rostlin (Ehrlén et al. 2016), ve studiu vlivů herbivorie se najde i několik mezer v našich dosavadních znalostech. Jedním z nich je studium detailních aspektů herbivorie, jako je přesné načasování nebo míra poškození a jejich vlivu na rostlinu. Málo studií se také zabývá propojením toho všeho: preference herbivorů, míry herbivorie a jejím účinkem zároveň. Právě toto propojení je přitom klíčové pro pochopení role vzájemně se ovlivňujících vlastností kvetoucích rostlin a interagujících živočichů.

Vlastnosti kvetení jsou s reprodukčním úspěchem rostliny spojeny přímo i nepřímo (Obeso 2002), na jedné straně jako korelát dostupnosti zdrojů a přes interakce s živočichy na druhé straně. Jak už bylo řečeno, interakce s živočichy mohou ovlivnit i vlastnosti semen a reprodukční vlastnosti rostliny do dalších let. Tím navazujeme zase zpátky na úvodní problematiku vztahu mezi mateřskou rostlinou a jejími semínky a semenáčky.

Krajinné měřítko, populace a jejich vlastnosti

Síť vztahů, příčin a následků v rámci lokality a krátkého časového úseku je velmi složitá. Ale ani lokalita nebývá ostrovem, ale součástí metapopulace (Freckleton & Watkinson 2002). Na důsledky interakcí se má proto pohlížet i na širším měřítku.

Jako jednotlivé rostliny, i populace mají svoje charakteristiky. Pro náš systém jsou z hlediska interakcí s živočichy a ovlivnění prospívání a produkce rostlin podstatné zejména **velikost populace a vlastnosti stanoviště** jako jeho vhodnost pro daný druh, vegetační pokryv nebo poloha v krajině.

Protože jednotlivé populace se v těchto vlastnostech liší, je lepší nezakládat studii pouze na znalosti jedné populace. Zkoumání většího počtu populací po delší časový úsek je jednou z dalších mezer ve studiích o hybatelích populační demografie rostlin (Ehrlén et al. 2016). Struktura krajiny se v posledních letech mění, stejně jako počty herbivorů. Nicméně, u druhů, které na změny krajiny reagují pomalu, se tyto změny nemusí na jejich populační dynamice přímo projevit. Můžou však hrát významnou roli v kombinaci s faktory ovlivňujícími populační dynamiku na malém měřítku. Krajinový pohled na interakce tak může poznatky získané detailním studiem populace zasadit do širšího kontextu a umožnit lépe uchopit jejich význam pro dynamiku celého druhu.

Modelový systém

Jako modelový druh pro studii jsme vybrali vytrvalou rostlinu suchých trávníků - hadí mord španělský - *Scorzonera hispanica* L. (Asteraceae). Druh je považován za samosprašný, ale není schopen samoopylení bez účasti opylovačů (Banga 1961, Münzbergová & Plačková 2010b).

Kvetoucí lodyhy hadího mordu jsou na lokalitách hojně ukusovány spárkatou zvěří (Hemrová et al. 2012). Žádný jiný typ herbivorie v přirozeném prostředí jsme nepozorovali. Populace ale mohou být ničeny přerýtím divokými prasaty, přeoráním nebo stavbou solárních elektráren. Detailní popis populací viz Münzbergová (2006).

Druh se na studovaném území vyskytuje na jasně vymezených plochách. Přesto, že je u nás považován za ohrožený, na studovaném území - suchých trávnících svazu Bromion na Litoměřicku - je poměrně hojný. Většina lokalit je neobhospodařovaná a trávníky zarůstají dřevinami. Detailní popis studovaného území viz (Chýlová & Münzbergová 2008).

CÍLE

Cílem práce bylo prostudování sítě vztahů mezi modelovým druhem a interagujícími živočichy jak na lokálním, tak i krajinovém měřítku, a definovat jejich vliv na život rostlin od vyklíčení až po reprodukci.

Hlavní otázky stojí takto: (1) Jakou roli pro klíčení a růst semenáčků hrají vlastnosti semínek, mateřských rostlin a populací? (2) Které interakce s živočichy jsou pro rostlinu relevantní a jak ovlivňují její okamžitou a budoucí reprodukci? (3) Podle čeho si živočichové vybírají konkrétní rostliny pro své záměry? (4) Jaké jsou vyhlídky populací hadího mordu v současné krajině a jak mohou být ovlivněny činností herbivorů?

SEZNAM A POPIS DÍLČÍCH PRACÍ

Vliv hmotnosti semene a velikosti populace na klíčení druhu *Scorzonera hispanica*

Studovali jsme klíčivost semínek a vývoj semenáčků v závislosti na vlastnostech semínka, mateřské rostliny a populace. Srovnáním semen různých hmotností, od různých mateřských rostlin z několika populací ve studovaném území a z nich pocházejících semenáčků ve skleníkovém pokusu jsme chtěli pozorovat tyto 3 vlivy navzájem odděleně. Data jsme analyzovali pomocí mixed effects modelů.

Nejvýznamnější faktor ovlivňující klíčení a růst semenáčků byla hmotnost semen. Těžší semena měla vyšší klíčivost, úspěšnost přežití, a semenáčky z těchto semen byly větší (tento efekt přetrval po 2 měsíce) a více z nich přežilo po dobu 6 měsíců.

Dále jsme vyšší klíčivost a přežívání semenáčků pozorovali u semen z větších populací. Nicméně ani současná, ani dřívější studie na modelovém druhu nepotvrdily souvislost velikosti

populace s genetickou diverzitou nebo jinými biotickými či abiotickými faktory, včetně interakcí s živočichy.

Přesto, že se růst semenáčků se mezi jednotlivými mateřskými rostlinami lišily, tento jev se nepodařilo vysvětlit měřeními vlastnostmi rostlin (výškou ani počtem květů).

Limitace přenosem pylu a preference opylovačů u druhu *Scorzonera hispanica*

Na jedné modelové lokalitě jsme zjišťovali, jestli je produkce semen limitována přenosem pylu a podle jakých vlastností kvetoucí rostliny (výška a počet květů) či jejího mikrostanoviště si opylovači vybírají. Limitaci pylem jsme sledovali na základě srovnání uměle doopylených rostlin s kontrolními, přirozeně opylenými ve dvou po sobě jdoucích cyklech. Zároveň jsme určili druhy opylovačů na lokalitě. Pomocí path-analýz jsme zjišťovali vzájemné souvislosti mezi vlastnostmi rostliny, mikrostanoviště, návštěvností opylovačů a produkcí semen.

Opylovači se při výběru více řídili mikrostanovištěm rostliny, než jejími vlastnostmi. Preferovali osamocené rostliny (s nižším počtem kvetoucích „sousedů“) v blízkosti stromů. V prvním cyklu jsme pozorovali 2x vyšší návštěvnost opylovačů. I přes velký počet nevyvinutých semen v květech se nám ručním doopylením nepodařilo prokázat limitaci pylem. Produkce semen silně pozitivně korelovala s výškou a počtem květů rostliny, jako je výška a počet květů. Tyto vlastnosti zase korelovaly s vegetačním pokryvem na mikrostanovišti, což ukazuje spíše na limitaci dostupností zdrojů, než přenosem pylu. Průměrná hmotnost semen nebyla ovlivněná žádnou ze zkoumaných proměnných.

Vliv velkých herbivorů na reprodukci druhu *Scorzonera hispanica*

Podobným způsobem jako v předchozí studii jsme sledovali vlivy a preference velkých herbivorů. Pomocí pravidelného měření v 1-týdenních intervalech jsme monitorovali přesné načasování a míru poškození herbivorem. Pomocí path-analýz jsme pak zjišťovali vztah mezi vlastnostmi rostlin, výběrem herbivorů vč. míry a načasování a různými aspekty reprodukce.

Herbivoři konzistentně upřednostňovali rostliny v hustší vegetaci a s vyšším počtem květních pupenů, zatímco výška rostlin neměla průkazný vliv. Herbivorie několikanásobně snížila produkci semen u ukousnutých rostlin oproti netknutým. Kvetení v další sezóně nebylo incidencí herbivorie ovlivněno (což bylo v souladu se srovnáním přirozeně okusovaných a klecemi chráněných rostlin v poslední studii), ale souviselo s načasováním a mírou poškození. Rostliny, které byly ukousnuté dříve a větší proporce, měly vyšší pravděpodobnost kvetení v dalším roce.

Nejvýznamnějším faktorem ovlivňujícím kvetení v dalším roce však nebyla herbivorie, ale výška lodyhy na začátku sezony, korelovaná s vegetačním pokryvem mikrostanoviště. Souvislost počáteční výšky lodyhy s počtem semen nebyla průkazná, na rozdíl od výsledků v Chapter 2, kde jsme však analyzovali jen neukousané rostliny. Vliv herbivorie tedy tuto souvislost zjevně ruší, i když výška rostliny průkazně neovlivnila preference herbivorů.

Experimenty v první a druhé studii byly zajímavé tím, že sledovaly pouze neukousané rostliny, přičemž zjištěná míra herbivorie napříč všemi populacemi postihuje kolem 60 % kvetoucích jedinců. (Studie 4). Většina rostlin – těch okusovaných – tedy hraje podle jiných pravidel. Zatímco v neokousaném souboru ve 2. studii počet vyvinutých semen průkazně koreloval s výškou rostliny, při přirozené míře herbivorie (viz studie 3) už se tato souvislost ztrácí.

Vliv velkých herbivorů na krajinnou dynamiku vytrvalé rostliny

Modelovali jsme účinky herbivorie a příležitostných disturbancí populací modelového druhu na krajinné úrovni, použivše dynamický, prostorově explicitní model. Model vycházel z informací o rozmístění lokalit vhodných pro druh ve studovaném území, aktuálních velikostí populací druhu na jejich stanovištích, způsobu šíření a lokální populační dynamiky. Lokální populační dynamiku jsme modelovali na základě přechodových populačních matic, kde jsme manipulovali přechody ovlivněné

herbivorií. Při manipulaci jsme vycházeli ze srovnání reprodukce volně okusovaných a kontrolních (zaklecovaných) rostlin. Rozdíly mezi nimi spočívaly hlavně v produkci semen. Rozdíly spočívaly ve snížené produkci semen a snížené tvorbě vegetativních ramet u ukousaných jedinců. Simulace předpovídaly vyhlídky populací v následujících 30 letech při různé míře herbivorie a různých frekvencích disturbancí.

Přes vysokou přirozenou míru herbivorie je krajinná populační dynamika druhu přibližně v rovnováze. Nárůst nebo snížení herbivorie o 20 % už by vedlo k rapidnímu snížení, resp. expanzi populací. Efekt vymírání populací je mnohem silnější při začlenění častých disturbancí. Důvodem je pravděpodobně to, že herbivorie ovlivňuje jen okrajově nebo vůbec přežívání rostlin – významné to fáze životního cyklu ve stabilních podmínkách. Disturbance ale mohou tyto radikálně měnit důležitost jednotlivých fází pro celkovou fitness rostlin. Herbivorií snížená produkce semen tak může znesnadnit regeneraci populace po případné destrukci.

Z hlediska krajinné dynamiky druhu tak může mít okusování velkými herbivory na budoucí vyhlídky druhu dramatický vliv, který bychom nemohli detekovat pouze na základě studie lokální populační dynamiky jedné nebo několika málo populací.

INTRODUCTION

Plant-animal interactions in the population dynamics of *Scorzonera hispanica*

No plant is an island, entire of it selfe. The destiny of each plant is tightly linked with its entire environment. To understand why a plant grows the way it does, it is necessary to delve into the complex web of relationships with the entire environment from the moment the seed fell on to the surface of the soil, or better, from the moment it has matured on the mother plant. Why did that very egg get fertilized and give rise to a viable seed. What allowed it to develop and mature? What hardships did it have to endure? How was this very plant able to flower and produce seeds under pressure from competitors, predators, parasites and even mutualists? This brings us back to the germinating seed, the plant life cycle and interactions between plants and other organisms. We must take a step back to view the plant as a component of a population, in which all individuals fight their own little battles.

The following text does not aspire to cover the entire breadth of the topics of the plant life cycle and plant-animal interactions. As I am looking at them through the prism of my model system, I will cover some of their aspects in more depth than others that are not as important. The main topic of this thesis are plant-animal interactions, but it will take me quite a while to get to it, as I have to start from a general perspective and, more importantly, from the beginning – the seed.

The seed and its properties

The seed is where everything starts. Different plants have different strategies for survival and dispersal. These strategies come as a response to selection pressures and lead to the least possible loss to the seed set and during consequent seedling germination. In polycarpic plants, it is also necessary to consider the trade-off between current and future reproductive output (Obeso 2002).

Seeds can differ in numerous aspects such as dispersal traits, persistence or the one that is the most easy to measure seed mass (which is

also associated with dispersal and persistence). Probably the most fundamental, and generally acknowledged, phenomenon related to seed mass is the positive relationship between seed mass and the rate of germination, which applies both between , and within species (Counts & Lee 1991, Castro 1999, Khera et al. 2004, Lehtila & Ehrlén 2005, Van Molken et al. 2005, Benard & Toft 2007). On the basis of all these well studied correlations between the seed mass and its persistence, dispersal or germination we are able to approximately guess what will happen to the seed. Seed mass is therefore one of the key variables used when studying how various factors affect plants. But besides strategies that are well tested by evolution, there are surely other drivers of seed mass variability that deserve to be looked into.

Seed mass varies at many hierarchical levels. On the coarsest scale, studies deal with variability among populations. Variability in seed weight among populations may be a result of differences in habitat conditions such as habitat productivity, population size or isolation of populations (Heschel & Paige 1995, Ouborg & Vantreuren 1995, Münzbergová & Plačková 2010a).

At the within-population level, differences in seed weight may be caused by differences between individual mother plants . This variation is often related to the traits of the mother plant (e.g. depending on maternal plant biomass in Sletvold 2002).

Seed weight can vary within a single plant over the course of the season as well as over the life of the plant in polycarpic perennials (Herrera 1991a). It also depends on the position of the seed on the plant (Herrera 1991b, Diggle 1997, Ehlers 1999, Diggle 2003, Buide 2004). Within the subfamily Cichorioideae of the family Asteraceae, heterocarpy is a known phenomenon (Gibson & Tomlinson 2002, De Clavijo 2005, Van Molken et al. 2005, Torices & Mendez 2010).

Seed mass variability, of course, also responds to the current situation the plant is in. Experimental studies have revealed a positive connection between seed mass and the resource or water status of the maternal plant . The question remains whether seed mass and other properties of

seeds have any influence on plant-animal interactions. So please bear with me, I have yet to develop my story.

Germination

Seedling establishment, its rate and timing determine the entire remaining life of the plant. More rapid germination can bring a competitive advantage (Castro 2006, De Luis et al. 2008), as is also true in the case of larger leaf area (Wulff 1986b, Ortmans et al. 2016), and seedling weight (Benard & Toft 2007) can have an impact on later life stages, affecting overall fitness (Wulff 1986a, De Luis et al. 2008, Mercer et al. 2011, Cogoni et al. 2013). It is these beneficial traits that tend to be positively correlated with seed mass (Wulff 1986a, Benard & Toft 2007, Ortmans et al. 2016). And this is the second good reason – besides the connection with higher germination rates – why to pay attention to seed mass.

Sometimes, however, the competitive advantages outlined above are not related to seed size (Castro 1999) or affect only the short germination stage without a clear connection with the future growth of the plant (El-Keblawy & Lovett-Doust 1998, Meyer & Carlson 2001). The structure of the other factors affecting germination is similar like the drivers of seed mass – it differs among populations (Lamont et al. 1993, Heschel & Paige 1995, Fischer et al. 2000, Münzbergová & Plačková 2010b), maternal plants both determined genetically or by other, possibly epigenetic, maternal effects related to conditions of the mother plant's microhabitat (Ouborg and Vantreuren 1995; Hereford and Moriuchi 2005; Lacey 1996; Galloway 2001; Cendan 2013) or to what happened to it during its life (El-Keblawy & Lovett-Doust 1998, Steets & Ashman 2010).

There is, of course, one additional factor that significantly affects seedling establishment – the environment (Breen & Richards 2008, Cogoni et al. 2013). At the same time, even the place where seeds germinate can influence plant-animal interactions (Benard & Toft 2008, Cogoni et al. 2013). And so, what was once influenced by various factors continues to affect further interactions. This, however, takes us to the next chapter in the life of the plant.

The plant life cycle and demography: a sceptical interlude

Although in the present theses I am trying to pretend that nothing happens between seedling germination and plant maturity, the opposite is true. In fact, processes taking place in individual life-cycle stages are, of course, interconnected. So, for example, plant flowering traits can be a result of selection pressures in some previous life stage (*e.g.* flowering phenology reviewed in Ehrlen 2015).

As we know from plant population biology, the susceptibility to external stress differs among the single life-stages. Altered survival during the inconspicuous stages of vegetative growth can thus have a much larger effect on the whole life cycle of a perennial plant than reduced seed production (Silwertown 1993).

For the reasons outlined above, it is ideal to use long-term demographic data. Unfortunately, I myself was unable to collect such data, but long-term experience with the model species allowed me to neglect the effects of certain life-stages. Of course, they might still play a role, but more data would be necessary to examine it closely.

The adult plant and its flowering traits

Our model system does not consider this stage interesting with regard to interactions, as we did not observe any plant-animal interactions outside anthesis. Let us look closer at the flowering and fruit-bearing period, the most conspicuous of the plant life cycle.

The flowering traits in connection with the micro-site characteristics are connected both directly and indirectly with the offspring performance. Some of them can play an important role as a criterion for plant-animal interactions. The traits I am interested in were flowering phenology, plant height and size and number of flowerheads.

Interactions

Plant-animal interactions are an integral part of the life of each plant as well as an extensively studied phenomenon. To gain insight into their effect on the plant life cycle, it is necessary to capture and examine as many interactions as possible. Complex studies are still relatively rare (Ehrlén et al. 2016).

Interactions between organisms are either mutualistic (i.a. involving pollinators or dispersers) or antagonistic (e.g. involving herbivores in the wide sense). These two kinds of interactions exert conflicting selective pressures (Brody 1997, Herrera et al. 2002).

Pollinators facilitate pollen transport and thereby mating between outbreeding plants. For self-incompatible species, they are indispensable, while self-compatible species do not depend on them. Between these extremes is a whole spectrum of how important pollinators are to plants. One of the most easily observable benefits of cross-pollination is a larger seed set and greater seed mass (Lloyd 1992, but see Ashman 2004 for a possible negative correlation between the number of seeds and seed mass) or the survival of offspring (Colling et al. 2004b). Lack of pollinators and pollen transport causes **pollen limitation** in plants (reviewed in Ashman et al. 2004; Knight et al. 2005). The causes of this imbalance between the potential of plants to produce seeds and limited pollen transport caused by a lack of pollinators can differ. Considering the recent changes of the landscape, climate and insect species composition, we expected to find pollen limitation in our model system.

Pollen limitation can lead to selection for floral traits (Ashman et al. 2004) because it gives an advantage to plants bearing traits that enhance pollinator attraction (Haig & Westoby 1988). To detect such selection pressures, it is first necessary to find out whether populations are pollen-limited. This is usually achieved by comparing open-pollinated and supplement-pollinated plants (García & Ehrlén 2002, Pflugshaupt et al. 2002, Andrieu et al. 2007). It is also necessary to look for connections between pollinator abundance and plant flowering traits such as flower display, plant height or flowering phenology. However, conditions of the microhabitat may also work as selection criteria for pollinators (Caruso 2002, Ghazoul 2005, Torang et al. 2006). Because pollinators play an irreplaceable role in our model system, it is necessary to ask what roles all these aspects play in plant reproduction.

Herbivory usually adversely affects plant performance (Belsky 1986, Hawkes & Sullivan 2001, Russell et al. 2001, Maron & Crone 2006). In anthesis, it has the strongest direct effect on fitness via the seed set (Augustine & Frelich 1998, Maron & Crone 2006, Lin & Galloway 2009), but it also affects the survival of adult plants (Brys et al. 2011), flowering probability (Ehrlén & Van Groenendael 2001, Knight 2003, Ehrlén & Münzbergová 2009, Brys et al. 2011) and seed production in the following season (Puentes & Agren 2012). We assume that they can also affect seed properties such as mean seed mass (Meyer 2000, Pilson & Decker 2002) or germinability (Aikens & Roach 2015).

There are several types of herbivory, however, the large herbivores are the only relevant for our model system. Browsers preferentially feed on flowering plants (Augustine & Frelich 1998, Boege & Marquis 2005, Lin & Galloway 2009, Davalos et al. 2014). They can choose depending on plant traits such as plant height (Freeman et al. 2003, Koh et al. 2010, Fujita & Koda 2015, Prendeville et al. 2015) or number of flowers (Ehrlén 1997, Gomez 2005).

Although herbivory is one of the most studied drivers of the plant life cycle (Ehrlén et al. 2016), there are still notable knowledge gaps in the study of its effects. One of them concerns the detailed aspects of herbivory such as the timing or the rate of damage and the effect on plant performance. Few studies have also attempted to look at herbivore preferences, the extent of herbivory and its effects on plant performance together. Yet this very connection is crucial for better understanding the role of plant flowering traits and plant-animal interactions, which mutually influence each other.

Flowering traits are related to reproduction success both directly and indirectly (Obeso 2002) as a proxy of resource limitation on the one hand and via animal-plant interactions on the other. As said

above, plant-animal interactions can also affect seed properties and plant reproductive traits for years to come. This brings us back to the relationship between the maternal plant, seed traits and seedling performance.

Populations and their properties at the landscape scale

The network of relationships, causes and effects within a locality, even over a short time frame, is exceedingly complex. Not even a locality is an island, but part of a metapopulation (Freckleton & Watkinson 2002).

Just like individual plants, populations have their own characteristics, too. Those relevant for our model system in the view of plant-animal interactions are **population size** and the **site characteristics** (e.g habitat suitability, vegetation cover or its situation within the landscape).

Because the individual populations can differ in these aspects it is better not to base a study merely on knowledge of one population. The number of populations and the length of the study period are additional shortcomings of studies of drivers of plant demography (Ehrlén et al. 2016). The structure of the landscape has been changing in recent years, as has the abundance of herbivores. However, for species that respond slowly to landscape change , changes in landscape structure may not be the most important factor influencing species dynamics. They can, however, also play a significant role when combined with factors that affect local populations in the short term. The landscape perspective of interactions can thus put findings obtained by studying populations in detail into a wider context and help better grasp their importance for the dynamics of the whole species.

Model system

As the model species for our study, we selected the polycarpic perennial grassland herb *Scorzonera hispanica* L. (Asteraceae). The species can thus be classified as self-compatible but not capable of spontaneous selfing, so a pollinator is needed in all cases (Banga 1961; Münzbergová & Plačková 2010).

Flowering stalks of *S. hispanica* are often browsed by ungulates (Hemrová et al., 2012). No other type of herbivory has been observed. We have also observed the destruction of habitats of *S. hispanica* within the study region, primarily due to ploughing, the construction of solar power stations and rooting by wild boars. For detailed information on the populations under study, see Table 1 in Münzbergová (2006).

In the area, the species occurs on clearly delimited patches.

Although *S. hispanica* is considered endangered in the Czech Republic, it is still common in the study area of dry grasslands in northern Bohemia. Most of the localities are now abandoned, covered with a mosaic of grasslands and expanding shrubs and trees (Chýlová & Münzbergová 2008).

AIMS

The aim of this thesis was to explore the network of animal-plant interactions both at the local and landscape scale, and to define its effects on plant performance from the seed to reproduction. My main questions were: (1) What is the role of mother populations, mother plants and seed traits in the germination and growth of offspring? (2) Which plant-animal interactions are relevant and how do they affect present and future reproduction of *S. hispanica*? (3) How is the choice of interacting animals related to individual plant traits? (4) What are the future prospects of *S. hispanica* in the current landscape, and how are they likely to be affected by herbivory?

LIST OF THE STUDIES

Červenková Z & Münzbergová Z. *manuscript*. **Seed mass and population size affect germination and seedling performance in *Scorzonera hispanica*.**

We studied how properties of the seed, the mother plant and the mother population affect germination and subsequent plant performance. By comparing seeds of different weights and seedlings coming from these seeds from different mother plants growing in several populations within the study area, we aimed to observe these three influences separately in a greenhouse experiment. The data were analyzed using the mixed effect models.

The most important factor affecting seedling performance was seed weight. Heavier seeds had a higher germination rate, seedling survival within six months, and the seedlings that emerged from these seeds were larger. This influence was observable for two months.

We also observed a higher germination rate and seedling survival in seeds from larger populations. Neither this or our previous study, however, confirmed a connection between population size and genetic diversity or any other biotic or abiotic factor such as habitat suitability or plant-animal interactions.

Even though seedling performance differed between individual mother plants, this effect, could not be explained by mother plant traits (height and flower number).

Seed weight was not provably influenced by any of the population or mother plant traits under study, and none of the factors we studied had any significant effect on the time to germination.

Červenková Z & Münzbergová Z. 2014. **Pollen limitation and pollinator preferences in *Scorzonera hispanica*. *Plant biology* 16(5): 967–972**

We examined at the model locality whether *S. hispanica* suffers from pollen limitation and which flowering traits and environmental variables pollinators base their choice on. We assessed pollen limitation by comparing the seed set of supplementally pollinated plants with that of open-pollinated ones in two consecutive experimental runs. At the same time, we identified all floral visitors at the model locality. Using path analyses, we attempted to unravel the interconnections between properties of plants, the microhabitat and pollinator visitation rates.

Pollinator choice was governed more by the micro-sites of plants than their flowering traits. Pollinators preferred solitary plants (with a smaller number of co-flowering neighbours) in the vicinity of trees. During the first experimental run, we observed two-fold greater visitation rates. Despite the large number of undeveloped seeds, we were unable to prove pollen limitation by manual supplemental pollination. Instead, the seed set and weight of seeds were correlated with plant size traits (height and flowerhead number), as larger plants produced more seeds with a higher viable/aborted seed ratio. These traits were instead correlated with micro-site characteristics such as the cover of woody species in the vegetation. This suggests that the plants under study were likely resource-limited. Mean seed mass per plant was not related to any of the variables studied.

Červenková Z & Münzbergová Z. *manuscript*. **Effect of ungulate herbivory on reproduction of *Scorzonera hispanica***

We monitored the effects and preferences of ungulate herbivores at the same model locality like in the previous study. By taking regular measurements during weekly censuses, we monitored the exact timing and extent of herbivore damage. Using path analyses, we then assessed the effects of plant flowering traits, herbivore choice and intensity of herbivory on various aspects of plant reproduction.

Herbivores consistently preferred plants growing in denser vegetation and with a greater number of flower buds. Plant height was not a significant factor. The impact of herbivory on seed production was quite high; browsed plants produced several-fold fewer seeds than untouched plants. Flowering in the following season was not affected by herbivory as a factor (which is in line with the

results of comparing browsed and caged plants in Chapter 4), but instead with the timing and extent of browsing. Plants that were browsed earlier and more severely had a higher probability of flowering in the following season.

However, the most important factor affecting the probability of flowering in the following season was not herbivory, but initial stalk height, which was correlated with site characteristics – the vegetation cover. The connection between initial stalk height and seed number was never significant, in contrast to the results presented in Chapter 2, where we, however, analysed only untouched plants. The influence of herbivory therefore obviously cancels this relationship, even though plant height did not demonstrably affect herbivore choice.

Experiments described in Chapters 1 and 2 were interesting in that they dealt only with unbrowsed plants whereas herbivory affected around 60 % of flowering individuals across all populations (Chapter 4). Most plants that fall victim to herbivores therefore seem to play according to different rules. While in the intact set of plants from Chapter 2, the number of developed seeds significantly correlated with plant height, under natural herbivore pressure, this connection disappeared.

Hemrová L, Červenková Z, Münzbergová Z. 2012. **The effects of large herbivores on the landscape dynamics of a perennial herb.** *Annals of Botany* 110:1411–1421

We modelled the effects of herbivory and occasional destruction of species' populations at the landscape-level using a dynamic, spatially explicit model. The model was based on information about the locations of patches suitable for *S. hispanica* within the study area, initial population sizes, the dispersal rate of the species and local population dynamics. We modelled local population dynamics using transition matrices and manipulated transitions, including the impact of herbivores. We manipulated these transitions based on a comparison of the reproduction of browsed and control (caged) flowering plants. These differences resided in decreased seed production and decreased production of clonal vegetative ramets in browsed individuals. Simulations were performed pertaining to the prospects of *S. hispanica* over the next 30 years under different rates of herbivory (browsing intensity) and varying frequencies of population destruction (e.g. by human activity).

Although a high rate of herbivory was detected in most populations of *S. hispanica*, the landscape-level dynamics of *S. hispanica* were approximately in equilibrium. Any decline or increase of over 20% in the rate of herbivory caused *S. hispanica* to rapidly expand or decline, respectively. This effect was much stronger in the presence of population

destruction. The probable reason is that herbivory only marginally affects the survival of vegetative plants and seedlings – important transitions in the plant life cycle under stable conditions. Disturbances, however, can radically alter these contributions to changes in total fitness. Decreased seed production due to herbivory can thus complicate the regeneration of a population after its destruction.

Therefore, from the perspective of the species' dynamics in the landscape, browsing by ungulate herbivores can have a dramatic effect on its future prospects that would be impossible to predict by studying local dynamics in one or a few populations.

REFERENCES

- Aikens ML, Roach DA. 2015. Potential impacts of tolerance to herbivory on population dynamics of a monocarpic herb. *Am. J. Bot.* 102:1901-1911.
- Andrieu E, Debussche M, Galloni M, Thompson JD. 2007. The interplay of pollination, costs of reproduction and plant size in maternal fertility limitation in perennial *Paeonia officinalis*. *Oecologia* 152:515-524.
- Ashman TL, Knight TM, Steets JA, Amarasekare P, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mazer SJ, Mitchell RJ, Morgan MT, Wilson WG. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85:2408-2421.

- Augustine DJ, Frelich LE. 1998. Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. *Conserv. Biol.* 12:995-1004.
- Banga O. 1961. Breeding *Scorzonera hispanica* L by polycross method. *Euphytica* 10:49-&.
- Belsky AJ. 1986. Does Herbivory Benefit Plants - a Review of the Evidence. *Am. Nat.* 127:870-892.
- Benard RB, Toft CA. 2007. Effect of seed size on seedling performance in a long-lived desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences* 168:1027-1033.
- Benard RB, Toft CA. 2008. Fine-scale spatial heterogeneity and seed size determine early seedling survival in a desert perennial shrub (*Ericameria nauseosa*: Asteraceae). *Plant Ecol.* 194:195-205.
- Boege K, Marquis RJ. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends Ecol. Evol.* 20:441-448.
- Breen AN, Richards JH. 2008. Irrigation and fertilization effects on seed number, size, germination and seedling growth: Implications for desert shrub establishment. *Oecologia* 157:13-19.
- Brody AK. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78:1624-1631.
- Brys R, Shefferson RP, Jacquemyn H. 2011. Impact of herbivory on flowering behaviour and life history trade-offs in a polycarpic herb: a 10-year experiment. *Oecologia* 166:293-303.
- Buide ML. 2004. Intra-inflorescence variation in floral traits and reproductive success of the hermaphrodite *Silene acutifolia*. *Annals of Botany* 94:441-448.
- Caruso CM. 2002. Influence of plant abundance on pollination and selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 83:241-254.
- Castro J. 1999. Seed mass versus seedling performance in Scots pine: A maternally dependent trait. *New Phytol.* 144:153-161.
- Castro J. 2006. Short delay in timing of emergence determines establishment success in *Pinus sylvestris* across microhabitats. *Annals of Botany* 98:1233-1240.
- Cavers PB, Steel MG. 1984. Patterns of change in seed weight over time on individual plants. *Am. Nat.* 124:324-335.
- Cendan C, Sampedro L, Zas R. 2013. The maternal environment determines the timing of germination in *Pinus pinaster*. *Environ. Exp. Bot.* 94:66-72.
- Cogoni D, Fenu G, Bacchetta G. 2013. Effects of timing of emergence and microhabitat conditions on the seedling performance of a coastal Mediterranean plant. *Ecoscience* 20:131-136.
- Colling G, Reckinger C, Matthies D. 2004b. Effects of pollen quantity and quality on reproduction and offspring vigor in the rare plant *Scorzonera humilis* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 91:1774-1782.
- Counts RL, Lee PF. 1991. Germination and early seedling growth in some northern wild-rice (*Zizania-Palustris*) populations differing in seed size. *Can. J. Bot.-Rev. Can. Bot.* 69:689-696.
- Davalos A, Nuzzo V, Blossey B. 2014. Demographic responses of rare forest plants to multiple stressors: the role of deer, invasive species and nutrients. *J. Ecol.* 102:1222-1233.
- De Clavijo ER. 2005. The reproductive strategies of the heterocarpic annual *Calendula arvensis* (Asteraceae). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 28:119-126.
- De Luis M, Verdu M, Raventos J. 2008. Early to rise makes a plant healthy, wealthy, and wise. *Ecology* 89:3061-3071.
- Diggle PK. 1997. Ontogenetic contingency and floral morphology: The effects of architecture and resource limitation. *International Journal of Plant Sciences* 158:S99-S107.
- Diggle PK. 2003. Architectural effects on floral form and function: A review. *Deep Morphology: Toward a Renaissance of Morphology in Plant Systematics* 141:63-80.
- Drenovsky RE, Richards JH. 2005. Nitrogen addition increases fecundity in the desert shrub *Sarcobatus vermiculatus*. *Oecologia* 143:349-356.
- Ehlers BK. 1999. Variation in fruit set within and among natural populations of the self-incompatible herb *Centaurea scabiosa* (Asteraceae). *Nord. J. Bot.* 19:653-663.
- Ehrlén J. 1997. Risk of grazing and flower number in a perennial plant. *Oikos* 80:428-434.
- Ehrlén J. 2015. Selection on flowering time in a life-cycle context. *Oikos* 124:92-101.
- Ehrlén J, Morris WF, von Euler T, Dahlgren JP. 2016. Advancing environmentally explicit structured population models of plants. *J. Ecol.* 104:292-305.
- Ehrlén J, Münzbergová Z. 2009. Timing of flowering: Opposed selection on different fitness components and trait covariation. *Am. Nat.* 173:819-830.
- Ehrlén J, Van Groenendael J. 2001. Storage and the delayed costs of reproduction in the understory perennial *Lathyrus vernus*. *J. Ecol.* 89:237-246.
- El-Keblawy A, Lovett-Doust J. 1998. Persistent, non-seed-size maternal effects on life-history traits in the progeny generation in squash, *Cucurbita pepo*. *New Phytol.* 140:655-665.
- Fischer M, van Kleunen M, Schmid B. 2000. Genetic Allee effects on performance, plasticity and developmental stability in a clonal plant. *Ecol. Lett.* 3:530-539.
- Freckleton RP, Watkinson AR. 2002. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *J. Ecol.* 90:419-434.

- Freeman RS, Brody AK, Neefus CD. 2003. Flowering phenology and compensation for herbivory in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 136:394-401.
- Fujita N, Koda R. 2015. Capitulum and rosette leaf avoidance from grazing by large herbivores in *Taraxacum*. *Ecological Research* 30:517-525.
- Galloway LF. 2001. Parental environmental effects on life history in the herbaceous plant *Campanula americana*. *Ecology* 82:2781-2789.
- García MB, Ehrlén J. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: Fitness components at the individual and population levels. *Am. J. Bot.* 89:1295-1302.
- Ghazoul J. 2005. Pollen and seed dispersal among dispersed plants. *Biol. Rev.* 80:413-443.
- Gianoli E. 2002. Maternal environmental effects on the phenotypic responses of the twining vine *Ipomoea purpurea* to support availability. *Oikos* 99:324-330.
- Gibson JP, Tomlinson AD. 2002. Genetic diversity and mating system comparisons between ray and disc achene seed pools of the heterocarpic species *Heterotheca subaxillaris* (Asteraceae). *International Journal of Plant Sciences* 163:1025-1034.
- Gomez JM. 2005. Long-term effects of ungulates on performance, abundance, and spatial distribution of two montane herbs. *Ecol. Monogr.* 75:231-258.
- Haig D, Westoby M. 1988. On limits to seed production. *Am. Nat.* 131:757-759.
- Hawkes CV, Sullivan JJ. 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: A meta-analysis. *Ecology* 82:2045-2058.
- Hemrová L, Červenková Z, Münzbergová Z. 2012. The effects of large herbivores on the landscape dynamics of a perennial herb. *Ann. Bot.* 110:1411-1421.
- Hereford J, Moriuchi KS. 2005. Variation among populations of *Diodia teres* (Rubiaceae) in environmental maternal effects. *J. Evol. Biol.* 18:124-131.
- Herrera CM. 1991a. Dissecting factors responsible for individual variation in plant fecundity. *Ecology* 72:1436-1448.
- Herrera CM, Medrano M, Rey PJ, Sanchez-Lafuente AM, Garcia MB, Guitian J, Manzaneda AJ. 2002. Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99:16823-16828.
- Herrera J. 1991b. Allocation of reproductive resources within and among inflorescences of *Lavandula stoechas* (Lamiaceae). *American Journal of Botany* 78:789-794.
- Heschel MS, Paige KN. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conserv. Biol.* 9:126-133.
- Chýlová T, Münzbergová Z. 2008. Past land use co-determines the present distribution of dry grassland plant species. *Preslia* 80:183-198.
- Khera N, Saxena AK, Singh RP. 2004. Seed size variability and its influence on germination and seedling growth of five multipurpose tree species. *Seed Sci. Technol.* 32:319-330.
- Knight TM. 2003. Effects of herbivory and its timing across populations of *Trillium grandiflorum* (Liliaceae). *Am. J. Bot.* 90:1207-1214.
- Knight TM, Steets JA, Vamosi JC, Mazer SJ, Burd M, Campbell DR, Dudash MR, Johnston MO, Mitchell RJ, Ashman TL. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36:467-497.
- Koh S, Bazely DR, Tanentzap AJ, Voigt DR, Da Silva E. 2010. *Trillium grandiflorum* height is an indicator of white-tailed deer density at local and regional scales. *For. Ecol. Manage.* 259:1472-1479.
- Lacey EP. 1996. Parental effects in *Plantago lanceolata* L. 1. A growth chamber experiment to examine pre- and postzygotic temperature effects. *Evolution* 50:865-878.
- Lamont BB, Klinkhamer PGL, Witkowski ETF. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* - a demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94:446-450.
- Latzel V, Hajek T, Klimesova J, Gomez S. 2009. Nutrients and disturbance history in two *Plantago* species: maternal effects as a clue for observed dichotomy between resprouting and seeding strategies. *Oikos* 118:1669-1678.
- Lehtila K, Ehrlén J. 2005. Seed size as an indicator of seed quality: A case study of *Primula veris*. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 28:207-212.
- Lin SM, Galloway LF. 2009. Environmental context determines within- and potential between-generation consequences of herbivory. *Oecologia* 163:911-920.
- Lloyd DG. 1992. Self-fertilization and cross-fertilization in plants. 2. the selection of self-fertilization. *Int. J. Plant Sci.* 153:370-380.
- Maron JL, Crone E. 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B-Biol. Sci.* 273:2575-2584.
- Mercer KL, Alexander HM, Snow AA. 2011. Selection on Seedling Emergence Timing and Size in an Annual Plant, *Helianthus Annuus* (Common Sunflower, Asteraceae). *American Journal of Botany* 98:975-985.
- Meyer GA. 2000. Interactive effects of soil fertility and herbivory on *Brassica nigra*. *Oikos* 88:433-441.
- Meyer SE, Carlson SL. 2001. Achene mass variation in *Ericameria nauseosus* (Asteraceae) in relation to dispersal ability and seedling fitness. *Funct. Ecol.* 15:274-281.

- Moles AT, Westoby M. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113:91-105.
- Münzbergová Z. 2006. Effect of population size on the prospect of species survival. *Folia Geobotanica* 41:137-150.
- Münzbergová Z, Plačková I. 2010a. Seed mass and population characteristics interact to determine performance of *Scorzonera hispanica* under common garden conditions. *Flora* 205:552-559.
- Münzbergová Z, Plačková I. 2010b. Seed mass and population characteristics interact to determine performance of *Scorzonera hispanica* under common garden conditions. *Flora* 205:552-559.
- Obeso JR. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytol.* 155:321-348.
- Ortmans W, Mahy G, Monty A. 2016. Effects of seed traits variation on seedling performance of the invasive weed, *Ambrosia artemisiifolia* L. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 71:39-46.
- Ouborg NJ, Vantreuren R. 1995. Variation in fitness-related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. *J. Ecol.* 83:369-380.
- Pflugshaupt K, Kollmann J, Fischer M, Roy B. 2002. Pollen quantity and quality affect fruit abortion in small populations of a rare fleshy-fruited shrub. *Basic Appl. Ecol.* 3:319-327.
- Pilson D, Decker KL. 2002. Compensation for herbivory in wild sunflower: Response to simulated damage by the head-clipping weevil. *Ecology* 83:3097-3107.
- Prendeville HR, Steven JC, Galloway LF. 2015. Spatiotemporal variation in deer browse and tolerance in a woodland herb. *Ecology* 96:471-478.
- Puentes A, Agren J. 2012. Additive and non-additive effects of simulated leaf and inflorescence damage on survival, growth and reproduction of the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. *Oecologia* 169:1033-1042.
- Russell FL, Zippin DB, Fowler NL. 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: A review. *Am. Midl. Nat.* 146:1-26.
- Silvertown J, Franco M, Pisanty I, Mendoza A. 1993. Comparative plant demography - relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.* 81:465-476.
- Sletvold N. 2002. Effects of plant size on reproductive output and offspring performance in the facultative biennial *Digitalis purpurea*. *J. Ecol.* 90:958-966.
- Steets JA, Ashman TL. 2010. Maternal effects of herbivory in *Impatiens capensis*. *International Journal of Plant Sciences* 171:509-518.
- Torang P, Ehrlen J, Agren J. 2006. Facilitation in an insect-pollinated herb with a floral display dimorphism. *Ecology* 87:2113-2117.
- Torices R, Mendez M. 2010. Fruit size decline from the margin to the center of capitula is the result of resource competition and architectural constraints. *Oecologia* 164:949-958.
- Valencia-Diaz S, Montana C. 2005. Temporal variability in the maternal environment and its effect on seed size and seed quality in *Flourensia cernua* DC. (*Asteraceae*). *Journal of Arid Environments* 63:686-695.
- Van Molken T, Jorritsma-Wienk LD, Van Hoek PHW, De Kroon H. 2005. Only seed size matters for germination in different populations of the dimorphic *Tragopogon pratensis* subsp *Pratensis* (*Asteraceae*). *American Journal of Botany* 92:432-437.
- Verdu M, Traveset A. 2005. Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology* 86:1385-1394.
- Weiner J, Martinez S, Muller-Scharer H, Stoll P, Schmid B. 1997. How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*. *J. Ecol.* 85:133-142.
- Wolfe LM. 1992. Why does the size of reproductive structures decline through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (*Hydrophyllaceae*) - developmental constraints vs resource limitation. *American Journal of Botany* 79:1286-1290.
- Wulff RD. 1986a. Seed Size Variation in *Desmodium paniculatum*. 3. Effects on Reproductive Yield and Competitive Ability. *J. Ecol.* 74:115-121.
- Wulff RD. 1986b. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. 2. Effects on seedling growth and physiological performance. *J. Ecol.* 74:99-114.

CURICULUM VITAE

Zita Červenková, born March on 9th, 1983, in Prague

Research interests

Plant population biology, plant-animal interactions, invasion biology

Education:

2002–2007: Undergraduate study: Faculty of Science, Charles University, Prague

2007: Master degree in Botany; Master thesis „Invasion of *Rumex alpinus* species in the Giant Mountains at the landscape scale“, supervisor Zuzana Münzbergová

2007–2016: Graduate study: Department of Botany, Faculty of Sciences, Charles University, Prague, Thesis „Impact of pollinators and herbivores on population dynamics of *Scorzonera hispanica*“, supervisor Zuzana Münzbergová

Employment:

2004–2005: Work for Institute of Botany of the Czech Academy of Sciences, Průhonice

2006: Department of Botany, Faculty of Science, Charles University, Prague – technical officer in research proposal

2009–2012: Department of Botany, Faculty of Science, Charles University, Prague – research officer in research proposal

Since 2011: Parental leave

Grants:

2007: FRVŠ - Invasion of *Rumex alpinus* species in the Giant Mountains at the landscape scale. Applicant J. Suda

2007 – 2010: GAČR, doctoral grant - Local adaptations in plant populations. Applicant T. Herben

2008 – 2011: GAUK - Impact of pollinators and herbivores on population dynamics of *Scorzonera hispanica*

Presentations:

Z. Červenková, Z. Münzbergová (2007): Invasion of *Rumex alpinus* species in the Giant Mountains at the landscape scale. PopBio in Basel

Z. Červenková, Z. Münzbergová (2008): Impact of plant-animal interactions on population dynamics of *Scorzonera hispanica*. PopBio at National Museum of Natural History in Luxembourg

Z. Červenková, Z. Münzbergová (2009): Impact of pollinators and herbivores on population dynamics of *Scorzonera hispanica*. 2nd European Congress of Conservation Biology in Prague

Z. Červenková, Z. Münzbergová (2010): Mother plant identity has a significant effect on plant performance independent of seed size. PopBio at the University of Nijmegen

Z. Červenková, Z. Münzbergová (2010): A dynamic spatial model of an invasion at the landscape scale, British Ecological Society Annual Meeting in Leeds

Z. Červenková, Z. Münzbergová (2011): Impact of pollinators on population dynamics of *Scorzonera hispanica*. ČSPE Kostelec nad Černými lesy

Teaching experiences:

Ecological-floristic field excursions

Field botanical course (3x)

PUBLICATIONS

Červenková Z & Münzbergová Z 2009. Susceptibility of the landscape of the Giant Mountains, Czech Republic, to invasion by *Rumex alpinus* – In: Pyšek, P & Pergl, J (Eds) (2009): Biological Invasions: Towards a Synthesis. *Neobiota* 8: 75-85

Hemrová L, **Červenková Z & Münzbergová Z** 2012. The effects of large herbivores on the landscape dynamics of a perennial herb. *Annals of Botany* 110:1411-1421.

Červenková Z & Münzbergová Z 2014. Pollen limitation and pollinator preferences in *Scorzonera hispanica*. *Plant Biology* 16:967-972.

Červenková Z & Münzbergová Z. *manuscript*. Seed mass and population size affect germination and seedling performance in *Scorzonera hispanica*.

Červenková Z & Münzbergová Z. *manuscript*. Effect of ungulate herbivory on reproduction of *Scorzonera hispanica*