

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Diverzita hálkotvorných členovců v hostitelsky rozdílných
lesích mírného pásu**

Diplomová práce

Bc. Martin Libra

Školitel: Mgr. Martin Volf

České Budějovice 2015

Libra, M., 2015: Diverzita hálkotvorných členovců v hostitelsky rozdílných lesích mírného pásu. [Diversity of gall-inducing arthropods in two different host communities in temperate forests, MSc. Thesis, in Czech] - 42p. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Gall inducing insects and mites are some of the most specialized herbivores. In this thesis I compared the differences in gall communities between two host diverse forests in Japan and Czech Republic. By sampling the entire gall community, I was able to compare the real structure of the gall community.

I tested the impact of plant traits and host phylogeny on community structure of Japanese canopy galls. Further I investigated the influence of vertical stratification on the gall community in Japan. This study furthers our understanding of the mechanisms maintaining herbivore diversity.

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

V Českých Budějovicích 23.4.2015

.....
Martin Libra

Poděkování: Chtěl bych poděkovat především mému školiteli Martinu Volfovi za jeho trpělivost a užitečné rady nejenom při psaní této práce. Vojtovi Novotnému za příležitost se podílet na výzkumu trendů globální diverzity, a mé rodině, za jejich podporu a zázemí. Sběr dat o japonských a moravských hálek byl realizován v rámci projektu Centrum excelence pro globální studium funkce a biodiverzity lesních ekosystémů reg. č. CZ.1.07/2.3.00/20.0064. Projekt je spolufinancován z Evropského sociálního fondu a státního rozpočtu České republiky.

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Interakce mezi rostlinami a herbivory	1
1.2	Potravní specialisté - hálkotvorné organismy.....	1
1.3	Diverzita hálek.....	2
1.4	Cíle práce	8
2	Metodika	9
2.1	Studované plochy	9
2.2	Sběr dat	10
2.2.1	Japonský dataset	10
2.2.2	Sběr hálek z korun stromů.....	11
2.2.3	Sběr hálek v keřovém patře.....	11
2.2.4	Mikulčický dataset	12
2.3	Dochování a určování hálek	12
2.4	Statistické zpracování a vyhodnocení dat.....	13
2.4.1	Listová plocha	13
2.4.2	Hustota trichomů a SLA.....	14
2.5	Porovnání diverzity a abundance hálek.....	15
2.5.1	Fylogenetická analýza.....	15
3	Výsledky	17
3.1	Japonské hálky z korunového patra.....	17
3.2	Japonské hálky z keřového patra	18

3.3	Mikulčické háčky	19
3.4	Porovnání mezi rozdílnými hostitelsky druhově bohatým lesy mírného pásu.	20
3.5	Porovnání keřového a korunového patra	21
3.6	Vliv obranných mechanismů hostitelských rostlin na společenstva hálek.....	22
3.7	Vliv štěpení fylogeneze hostitelských rostlin na společenstva hálek	24
4	Diskuse.....	26
5	Závěr	31
6	Literatura.....	32
7	Přílohy.....	38

1 Úvod

1.1 Interakce mezi rostlinami a herbivory

Herbivorní hmyz, představující až jednu čtvrtinu všech mnohobuněčných organismů, a rostliny, které tvoří největší podíl biomasy na světě, vytvářejí vztah, jenž ovlivňuje chod většiny suchozemských ekosystémů (Strong, 1984; Price, 2002; Schoonhoven et al., 2005). Společná koevoluce herbivorního hmyzu a rostlin trvající více jak 400 miliónů let (Labandeira, 2007) patrně stojí za druhovou bohatostí obou těchto skupin a vývojem nejrůznějších strategií, které proti sobě obě tyto skupiny navzájem uplatňují (Ehrlich and Raven, 1964; Bush, 1975; Wilson et al., 2012).

Rostliny se snaží bránit herbivorii různými způsoby, vytváří toxické sekundární metabolity, trichomy a další morfologické adaptace (Ehrlich and Raven, 1964; Dimarco et al., 2012; Volf et al., 2015). Herbivoři naopak reagují na obranné mechanismy rostlin uzpůsobením potravních zvyklostí, stávají se potravními specialisty – monofágy, nebo konzumují více rostlinných druhů a stávají se polyfágy (Fenton et al., 2000; Novotny et al., 2002b; Novotny and Basset, 2005; Pokon et al., 2005). Jak monofágní, tak polyfágní druhy reagují rozdílně na obranné látky a mechanismy (Volf et al., 2015). Polyfágní druhy se jen těžko vyrovnávají s toxickými sekundárními metabolity (Volf et al., 2015). Oproti tomu monofágové sledují evoluci svých hostitelských rostlin, a proto jsou na jejich sekundární metabolity vesměs dobře adaptováni (Becerra, 1997; Agrawal, 2005). Proti potravním specialistům tak v některých případech mohou být patrně účinnější morfologické adaptace rostlin, jako jsou trichomy nebo tuhé listy (Dimarco et al., 2012; Volf et al., 2015). Vzhledem k těmto významným odlišnostem mezi specialisty a generalisty se proto potravní specializace zdá být důležitým faktorem, který nám může pomoci k pochopení jednoho z nejzásadnějších vztahů na zemi – vztahu mezi herbivory a rostlinami.

1.2 Potravní specialisté - hálkotvorné organismy

První známí hmyzí herbivoři se živili rostlinnými sporami a nebyli patrně příliš specializovaní. Postupem času začaly v rámci herbivorního hmyzu vznikat nové způsoby využívání rostlinných pletiv jako potravy a vznikaly první potravní specializace (Schoonhoven et al.,

2005). Jednou z nejodvozenějších potravních specializací je tvorba hálek neboli cecidií. Spolu s vysoce specializovanými opylovači, mezi něž patří například fíkové vosičky (Agaonidae), patří druhy tvořící háčky mezi jedny z nejspecializovanějších druhů členovců mající nejužší a nejkompexnější vztahy se svými hostitelskými rostlinami (Shorthouse et al., 2005; Cook and Segar, 2010). Háčkovitý organismus, v našem případě především hmyz, dokáže zmanipulovat hostitelskou rostlinu, oslabit její obranné mechanismy, a donutit ji vytvořit útvar, který se od původní stavby rostlinného pletiva morfologicky liší.

Narostlý útvar tak slouží jako „spíž“ zásobních látek pro obyvatele háčky, která zůstává stále fyziologicky aktivní (Abrahamson, 1997; Hartley, 1998). Háčka slouží také jako ochranný obal proti nepříznivým vlivům abiotických faktorů nebo jako ochrana před parazitoidy (Stone and Schönrogge, 2003).

Samotný mechanismus, díky kterému dochází ke vzniku háčky, není dostatečně prozkoumaný (Stone and Schönrogge, 2003). Stone a Schönrogge ve své studii popisují několik způsobů, jak může být indukován vznik háčky. Jedna z teorií například tvrdí, že tvůrce háčky využívá signální molekuly velice podobné těm, které rostliny samotné používají při vlastním vývoji. U jednotlivých skupin tvůrců hálek se ale způsoby tvoření hálek patrně liší.

Zástupci háčkovitého hmyzu jsou ve většině případů potravními specialisty - monofágy, kteří nejenom že se specializují na jeden určitý druh rostliny, ale dokonce jsou často specializovaní na jednu specifickou část rostliny (Yukawa, 1996). Stejně tak je tomu i u roztočů, kteří napadají v zásadě pouze listy. V některých případech může dojít k situaci, kdy na svrchní straně listu může žít rozdílný druh roztoče než na straně spodní (Niemela et al., 2006).

1.3 Diverzita hálek

Zkoumání globální biodiverzity je v současné době jedním z hlavních témat ekologie. Velká část takových studií se soustřeďuje na herbivorní hmyz jakožto na jednu z druhově nejbohatších skupin organismů, protože faktory způsobující jeho vysokou diverzitu nám mohou pomoci pochopit i procesy utvářející diverzitu jiných skupin organismů (Basset et al., 2000; Novotny et al., 2007; Juliao et al., 2014). U většiny herbivorů můžeme sledovat nárůst druhové diverzity směrem k rovníku, sledují tzv. latitudinální trend diverzity.

Vysoká diverzita tropických herbivorů může být ovlivněna vysokou diverzitou hostitelských rostlin v tropech, kde se na jednom hektaru nachází až 7x více druhů dřevin než v temperátu (Novotny et al., 2006).

I když některé nové studie naznačují, že nárůst počtu druhů hmyzu směrem k rovníku nemusí být tak strmý, jak se dříve předpokládalo (Basset et al., 2012), je nárůst diverzity hmyzu v tropech vzhledem k obrovskému počtu hmyzích druhů jedním z nejnápadnějších rysů globální biodiverzity. Existuje několik teorií, které se snaží obrovskou diverzitu herbivorního hmyzu v tropech vysvětlit.

Trend, který by kromě vysokého počtu druhů hostitelských rostlin mohl zásadně ovlivňovat diverzitu tropických herbivorů, jsou případné rozdíly ve struktuře herbivorních společenstev, především pak podíl potravních specialistů a počet druhů žijících na jedné rostlině (Novotny et al., 2002a). Dříve se předpokládalo, že tropická společenstva jsou v těchto ohledech výrazně odlišná od těch v temperátu, avšak výsledky řady současných prací poukazují na to, že společenstva tropického herbivorního hmyzu jsou těm z mírného pásu daleko podobnější, než se očekávalo. Například celková abundance herbivorního hmyzu na jediné rostlině se směrem k rovníku nezvyšuje a zároveň se nezvyšuje ani celková úroveň herbivorie, což je v přímém rozporu s dřívějšími předpoklady (Andrew and Hughes, 2005, 2005b; Moles et al., 2011). Zdá se, že podél latitudinálního gradientu se nezvyšuje počet druhů herbivorů na jedné hostitelské rostlině (Janzen, 1988; Basset and Novotny, 1999; Novotny et al., 2006), a pokud ano, tak výsledky naznačující tento trend jsou sporné, a závisí na způsobu zpracování výsledků a na zkoumané skupině hmyzu (Andrew and Hughes, 2004, 2005). Navíc u některých důležitých skupin herbivorů, jako jsou například mšice, pilatky nebo čmeláci, se tento trend nevyskytuje vůbec a v tropech tyto skupiny v zásadě chybí anebo mají výrazně nižší diverzitu než v mírném pásu (Dixon et al., 1987; Begon, 2005; Nieves-Aldrey and Butterill, 2014).

Důležitým faktorem určujícím druhovou rozmanitost herbivorů je i chemické složení hostitelských rostlin. Vznik chemických obranných mechanismů, sekundárních metabolitů, je jedním z klíčových prvků, které ovlivňují druhovou diverzitu herbivorů během jejich koevoluce s rostlinami. Jedna z nejdůležitějších funkcí sekundárních metabolitů je ochrana před herbivorií. Herbivoři musí na obrovskou diverzitu obranných chemických látek reagovat a některé druhy se začaly potravně specializovat na potravu obsahující konkrétní sekundární metabolity.

Tento jev můžeme pozorovat například na závislosti nepodobnosti společenstev herbivorů s nepodobností chemických obranných látek. Se zvyšujícím se rozdílem v chemismu jednotlivých rostlinných druhů se zvyšuje také rozdílnost společenstva herbivorů (Volf et al., 2015).

Zatímco sekundární metabolity ovlivňují především generalisty, specialisté často reagují spíše na fylogenezi hostitelských rostlin (Volf et al., 2015). Většina hmyzu je ve výběru živné rostliny fylogeneticky konzervativní (Janz et al., 2001). Tento stav však patrně není ve většině případů výsledkem přímé koevoluce obou skupin (Janz et al., 2001). V mnoha případech jsou totiž linie hostitelských rostlin starší než linie herbivorů (Vane-Wright, 2004; Magallon and Sanderson, 2005). Častěji se proto pravděpodobně jedná o výsledek kolonizace již existující linie rostlin a následné radiace druhů specializovaných na její jednotlivé druhy (Janz et al., 2001; Nyman et al., 2006). Výsledkem je pak situace, kdy příbuzné druhy herbivorů využívají příbuzné druhy rostlin (Volf et al., 2015). Vliv fylogeneze na společenstva herbivorů lze proto sledovat především pro linie s vyšším výskytem potravních specialistů, protože v přítomnosti extrémně polyfágních druhů dochází k jisté ztrátě informace o vztahu mezi jednotlivými hostiteli (Volf et al., 2015).

Nejenom obranné chemické látky, ale taktéž obsah jednotlivých stavebních prvků hraje roli v druhové diverzitě herbivorů. Důležitý je především obsah dusíku, kterého rostlinná pletiva obsahují mnohem nižší koncentrace než tkáň hmyzu (Schoonhoven et al., 2005). Zejména rostoucí larvy hmyzu tak často preferují rostliny s vysokým obsahem dusíku, jejichž konzumace jim umožní pokrýt jeho potřebu (Coley et al., 2006). Podobně je tomu i u hálek. Bairstow et al. (2010) ve své práci uvádí, že faktorem určující diverzitu hálek žijících na australských akáciích je poměr uhlíku a dusíku. Chemismus je propojen se stavbou samotných listů. Specific leaf area (SLA) je korelována s obsahem vody, dusíku, tuhostí listů a reprezentuje tak faktor úzce související s kvalitou potravy (Rausher, 2001). A právě SLA bývá často korelována s druhovou bohatostí herbivorů (Ribeiro and Basset, 2007).

Herbivorní hmyz ovlivňují i další morfologické adaptace rostlin – zejména trichomy nebo epikutikulární vosky (Schoonhoven et al., 2005). Trichomy ovlivňují širokou škálu herbivorů včetně specialistů (Volf et al., 2015). Trichomy mohou znamenat především pro malé druhy herbivorů těžko překonatelnou bariéru, protože jim brání v pohybu nebo v dosažení pokožky

za účelem sání šťáv (Southwood, 1986). Samicím malých herbivorů mohou bránit i v ovipozici (Chiang and Norris, 1983; Southwood, 1986).

Kromě ovlivnění jednotlivých druhů hmyzu mají chemické vlastnosti rostlin vliv i na jejich vzájemnou interakci (Schoonhoven et al., 2005). Bylo prokázáno, že rostliny napadené herbivory na začátku růstové sezóny ovlivňují společenstva herbivorů v pozdějších stádiích růstu rostlin, pro které napadené rostliny už nejsou tak atraktivní (Denno et al., 1995; Viswanathan et al., 2005). Obdobný trend můžeme najít přímo u hálkotvorného hmyzu, který poškozením listů hálkami ovlivňuje společenstva jiných guild herbivorů (Kunkler et al., 2013). Na listech napadených hálkami byla naměřena vyšší hladina fenolů a nižší hladina dusíkatých sloučenin než u listů bez hálek. To překvapivě vedlo většímu poškození ze strany listožravých herbivorů (leaf chewers), kteří způsobovali v průměru až o 2/3 větší poškození listů než herbivoři vyskytující se na listech bez hálek. Na druhou stranu vliv herbivorů skeletujících listy byl vyšší u listů, na kterých se hálky nevyskytovaly (Kunkler et al., 2013). Vysoká abundance hálek tak může významně ovlivňovat společenstva ostatních herbivorů, i když se zdá, že různé potravní guildy na ně mohou reagovat různým způsobem.

Samotné hálky mohou ovlivňovat abundanci a diverzitu jiných hálek. U některých druhů preferujících mladé stromky s vysokým obsahem živin může docházet ke kompetici, a například u hálkotvorných mšic *Smynturodes betae* dochází k přímé kompetici mezi jednotlivými koloniemi (Inbar, 1998). Vedlejšími vlivy, které mohou mít vliv na druhovou bohatost spíše v lokálním měřítku, je vlhkost nebo dostupnost živin pro rostliny (Cuevas-Reyes et al., 2004).

Diverzita jednotlivých skupin hálkotvorných členovců je ovlivněna podobnými mechanismy, jaké ovlivňují i jiné skupiny herbivorů. Ve studii Cuevas-Reyes et al. (2004) byl zkoumán vliv diverzity hostitelských rostlin na diverzitu hálek. Kromě průkazného pozitivního vlivu diverzity hostitelských rostlin byla diverzita hálkotvorných členovců ovlivněna architekturou rostlin. Stromy a keře byly dle studie častěji napadeny hálkami než byliny, protože svojí složitější skladbou poskytují více prostoru, který mohou herbivoři využívat.

Zajímavou teorii o speciaci hálkotvorného hmyzu publikoval ve své práci Cornell (1983), který uvedl, že diverzita hálek může být ovlivněna parasitoidy, kteří napadají hálky. Herbivoři tvořící hálky mohou reagovat na přítomnost parasitoidů změnou stavby hálek. Velikost a síla stěny hálky ovlivňují šanci parasitoidů propíchnout obal a dostat se tak k larvám uvnitř hálky

(Hayward and Stone, 2005). Dalším faktorem, který ovlivňuje společenstva hálek, je vertikální stratifikace. V rozdílných patrech lesa se liší vlastnosti hostitelských rostlin, a proto můžeme očekávat také jiné druhy hálek (Cuevas-Reyes et al., 2004; Ribeiro and Basset, 2007; Hirao et al., 2009; Paniagua et al., 2009). Ribeiro a Basset (2007) porovnávali společenstva hálek mezi korunovým a keřovým patrem a poukázali na to, že 59 % z celkového počtu nalezených morfodruhů bylo vázáno na korunové patro. K tomu uvádí, že dle jejich studie nejvyšší patra vysokých tropických lesů jsou nejspíš místem s největší abundancí a diverzitou hálkotvorných členovců.

V současné době je odhadováno, že na světě se vyskytuje více jak 133 000 druhů hálkotvorného hmyzu (Espírito-Santo and Fernandes, 2007). Tento odhad byl založen na informacích z předchozích studií týkajících se počtu hálkotvorných druhů a počtu semenných rostlin. Nejpočetnější skupinou hálkotvorného hmyzu jsou bejломorky (Diptera; Cecidomyiidae). Bejломorky mohou zaujímat téměř dvě třetiny z celkového počtu druhů hmyzích hálek a nalezneme je v biotopech po celém světě (Espírito-Santo and Fernandes, 2007). Druhou početnou, a často zkoumanou skupinou, jsou zástupci blanokřídlého hmyzu - žlabatky (Hymenoptera; Cynipidae) a pilatky (Hymenoptera; Tenthredinidae). Žlabatky, na rozdíl od bejlomorek, mají převážně holarktický areál rozšíření, i když zástupci této čeledi byli nalezeni také v tropickém pásu (Nieves-Aldrey and Butterill, 2014). Pilatky, stejně jako žlabatky, se v tropech téměř nevyskytují (Mayhew, 2007).

Dalšími důležitými skupinami hálkotvorného hmyzu jsou mery (Homoptera; Psyllidae), mšice (Homoptera; Aphididae), červci (Homoptera, Coccoidea) nebo třásněnky (Thysanoptera; Phlaeothripidae) (Burckhardt and Basset, 2000; Mound, 2004; Raman, 2005). Kromě hálek vytvořených hmyzem se v přírodě setkáváme s hálkami vytvořenými roztoči – především vlnovníky (Eriophyidae, Prostigmata), hlísticemi (např. podřád Tylenchina), bakteriemi a viry (Raman, 2005). Roztoči patří mezi nejčastěji studované tvůrce hálek, i když se netěší takovému zájmu jako hmyz. Roztoči jsou jedním z nejčastějších tvůrců hálek, a právě díky své vysoké abundanci dokáží razantně ovlivnit fotosyntézu rostlin (Patankar et al., 2011).

Hmyzí i jiné háčky jsou hostitelsky velmi specifické (Shorthouse et al., 2005). Proto pomocí informace o hostitelské rostlině a často druhově unikátní tvaru háčky můžeme určit typ a druh tvůrce háčky (Mani, 1964; Price, 2005). Roztoči a nižší organismy tvoří háčky s poměrně jednoduchou strukturou, háčky často tvarem připomínají váčky, uzliny nebo „otoky“, u hálek

způsobených ve většině případů hmyzem nalezneme složitější, vícevrstevné útvary (Redfern et al., 2003).

Hálky vytvořené roztoči se od těch hmyzích liší v zásadě svým vstupním otvorem, který v případě hmyzích hálek bývá uzavřený. Oproti tomu u roztočů se setkáváme s otevřeným vstupním otvorem, často ochlupeným. Naprostá většina hálek napadá dvouděložné rostliny. Více jak 65 % herbivorů tvořících hálky napadá listy rostlin, 20 % stonky, 10 % květy a 5 % zbylé rostlinné orgány (Dauphin, 1997).

Druhová diverzita jednotlivých skupin hálkotvorných členovců se liší se zeměpisnou polohou, stejně tak jako u jiných skupin herbivorů. Na rozdíl od většiny herbivorního hmyzu, který má své hlavní centrum diverzity v tropických deštných lesích (Lewinsohn and Roslin, 2008), u hálkotvorného hmyzu by tomu mohlo být jinak. Dle studie Price et al (1998) se společenstva hálek s největší diverzitou nachází v oblastech mezi 23° - 38° severní a jižní šířky. Price a jeho kolegové vidí možnou příčinu vysoké diverzity hálek v těchto zeměpisných šířkách ve výskytu rostlin se skleromorfním typem listů s vysokými hodnotami SLA, které hálkám vyhovují, a které se v tropických lesích tak často nevyskytují. Ověřit toto vysvětlení je ale problematické a tímto tématem se zatím zabývalo jen několik prací (Ribeiro and Basset, 2007). Ačkoli se studiu diverzity hálek v jednotlivých oblastech věnují vědci již několik desítek let, je diverzita hálkotvorného hmyzu na mnoha místech světa spíše velkou neznámou. Častým problémem je zaměření studií pouze na jednu vybranou čeleď, ať už rostlinnou nebo hálkotvorného hmyzu (Skuhrava, 1989; Yukawa, 2000; Stone et al., 2002; Yukawa et al., 2005). Ještě méně informací je k dispozici o hálkách tvořených roztoči. To se týká nejen tropických lesů, ale třeba i dobře prostudovaných území, na což poukázal již profesor Emil Bayer ve své studii Zooecidie z území vlastního Království českého (Bayer, 1910).

Během 20. století došlo k výraznému nárůstu informací týkajících se druhové diverzity nejenom jednotlivých skupin hálek (Skuhrava, 1989), ale také informací o struktuře potravních sítí, často tritrofických (Paniagua et al., 2009). Díky vhodným kvantitativním metodám sběru dat (korunové jeřáby, kácení stromů) můžeme lépe poznat druhové složení hálkotvorného hmyzu a můžeme zachytit reálné druhové složení (Stork et al., 1997). Z pohledu taxonomie jednotlivých druhů nám pomáhají nové molekulární metody, které dokážou rozlišit kryptické druhy, které se morfologicky téměř neliší (Hrcek et al., 2011).

Díky těmto pokrokům se zdají být háčky ideální modelovou skupinou extrémně specializovaných herbivorů, která byla doposud do určité míry přehlížena.

1.4 Cíle práce

Některé z prací, které porovnávají diverzitu herbivorů, se zabývají porovnání společenstev v druhově chudých lesích mírného pásu a druhově bohatých lesích v tropech (Novotny et al., 2006; Dyer et al., 2007). Naopak studie srovnávající dva rozdílně bohaté lesy mírného pásu v podstatě chybí. Přitom právě porovnání hostitelsky rozdílně bohatých lesů v rámci stejného podnebného pásu může být klíčové pro porozumění latitudinálního trendu diverzity u většiny herbivorního hmyzu. Cílem této práce je proto porovnat diverzitu háčkovitých členovců mezi dvěma rozdílnými druhově bohatými typy temperátního lesa. Dalším cílem je zjistit, jaké vlastnosti hostitelských rostlin určují strukturu společenstev háčkovitých členovců (především jejich abundanci a diverzitu). Zejména zda je pro podobu jejich společenstev rozhodující fylogeneze hostitelských rostlin, jejich mechanická obrana anebo vliv jiných herbivorů.

Oproti některým předchozím studiím není tato práce zaměřená na určitou taxonomickou skupinu, ale na veškeré háčky tvořené jak hmyzem, tak roztoči. Navíc jsou do analýzy zahrnuty veškeré hostitelské rostliny rostoucí na vytyčené ploše představující tak část reálného lesa. Dataset proto reprezentuje skutečný stav společenstva.

Hypotézy:

- I) Diverzita hálek v hostitelsky bohatším lese by měla být oproti druhově chudšímu lesu vyšší kvůli vyššímu počtu druhů hostitelských rostlin.
- II) Vertikální stratifikace má vliv na strukturu společenstev háčkovitého hmyzu. Očekávám vyšší diverzitu hálek v korunovém patře.
- III) Obranné mechanismy a vlastnosti hostitelských rostlin nemají vzhledem k vysoké specializaci háčkovitých členovců vliv na společenstva hálek.
- IV) Společenstva hálek jsou ovlivněna spíše fylogenezí hostitelských rostlin, která je u specializovaných druhů herbivorů obecně dobrým prediktorem struktury společenstev.
- V) Poškození listů herbivory má vliv na abundanci a diverzitu hálek.

2 Metodika

2.1 Studované plochy

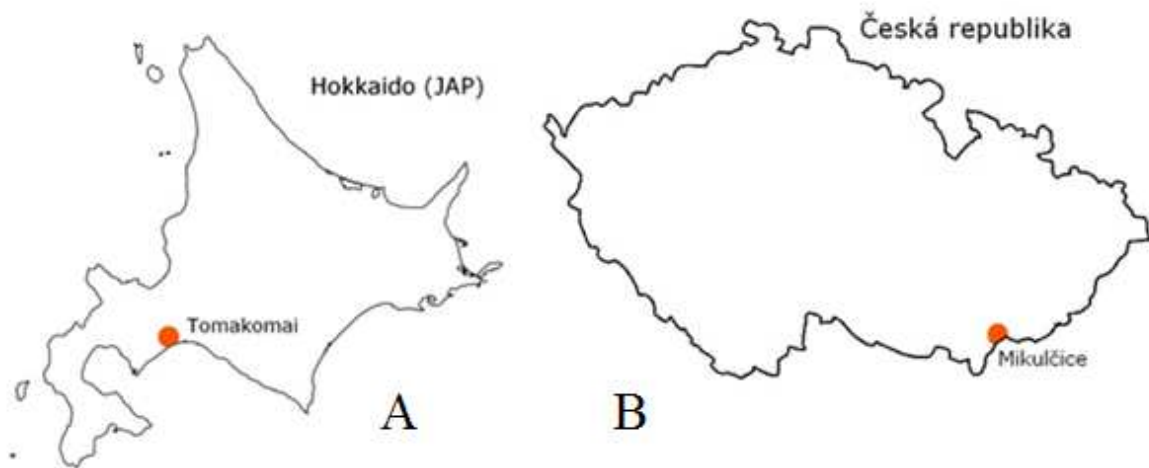
Sběr hálek byl proveden na dvou lokalitách: na japonském ostrově Hokkaidó a poblíž moravských Mikulčic. Obě plochy se nachází v temperátním opadavém lese, lišící se druhovou bohatostí hostitelských rostlin (Tabulka 1).

Sběr dat japonských hálek byl proveden v areálu experimentálního lesa poblíž města Tomakomai ležícího na jihovýchodním pobřeží ostrova Hokkaidó (TOEF-Tomakomai Experimental Forest; 42°42'35N 141°33'57E; Obrázek 1A). V oblasti Tomakomai Experimental Forest se nachází opadavý, druhově bohatý les. Průměrná roční teplota je 5,6°C. Průměrné množství srážek je 1 161mm. Nadmořská výška lokality je 90 m n. m. (Hirao et al., 2009). Výška studovaných stromů se pohybovala v rozmezí od 3,6 do 22,8m.

Data o druhovém složení moravských hálek byla získána z pokusné plochy ležící 3,5km jihovýchodně od Mikulčic (48°48'38.250"N, 17°5'33.508"E; Obrázek 1B). Ačkoli se jedná o zachovalý lužní les, který v rámci ČR patří mezi druhově bohaté, je počet druhů stromů, které se zde vyskytují, výrazně nižší než v TOEF. Průměrná roční teplota je 8,8 °C. Průměrné množství srážek je 580 mm. Výška stromů se pohybovala v rozmezí od 5,3m do 33,6m. Nadmořská výška výzkumné plochy je 175 m n. m. Sběr hálek byl proveden v období od května do června roku 2013.

Tabulka 1: Základní informace o výzkumných plochách.

	Tomakomai korunové patro	Mikulčice korunové patro	Tomakomai keřové patro
rozloha plochy	0,15 ha	0,10 ha	
počet druhů stromů	19 druhů	7 druhů	19 druhů
počet stromů	134	53	190
počet morfodruhů	64	38	67
počet hálek	977 792	449 113	279 688
doba sběru	květen - srpen 2014	květen – červen 2013	červen – srpen 2014
Teplota	5,6°C	8,8°C	5,6°C
nadm. Výška	90 m n. m.	175 m n. m.	90 m n. m.
výška stromů	3,6-22,8 m	5,3-33,6 m	0,5-6 m
DBH	≥5 cm	≥5 cm	1-5 cm
roční srážky	1 161 mm	580 mm	1 161 mm



Obrázek 1: Mapa lokalit: A -Tomakomai, Hokkaidó, Japonsko; B - Mikulčice, Morava, Česká republika. (zdroj: www.dmaps.com)

2.2 Sběr dat

2.2.1 Japonský dataset

Výzkumná stanice TOEF disponuje jedním z mála funkčních jeřábů umožňující studium společenstev korunového patra v listnatém lese mírného pásu. Jeřáb dovoluje sbírat data z korun stromů, aniž by došlo k jejich poškození.

Sběr hálek jsem provedl na ploše o rozloze 0,15 ha, v dosahu ramene korunového jeřábu. Pro sběr dat byly v ploše vybrány stromy, jejichž šířka kmene ve výšce prsou (DBH - Diameter at breast height) byla větší nebo rovna 5 cm. Sběr hálek byl proveden v období od května do srpna roku 2014.

Celkem bylo vybráno a prohlédnuto 134 stromů náležící do 19 druhů (Tabulka 2). Nasbíraná data reprezentují společenstva hálek, které se vyskytují v korunovém patře (*canopy*). Protože se společenstva herbivorního hmyzu mohou lišit v jednotlivých patrech lesa (Hirao et al., 2009; Paniagua et al., 2009), provedl jsem také sběr dat v keřovém patře (*understorey*, viz dále).

Sběr hálek proběhl tak, aby v jednotlivých stádiích sezóny byly sbírány stejné proporce zastoupených druhů stromů.

2.2.2 Sběr hálek z korun stromů

Jednotlivé stromy byly za pomoci korunového jeřábu (popř. žebříků) postupně prozkoumány, nalezené háčky byly zařazeny do morfodruhů, sečteny a získané informace zaznamenány do protokolů. Do protokolu jsem zaznamenával informace týkající se hostitelské rostliny, morfotyp háčky, datum sběru, počet napadených listů, počet hálek na list, celkový počet hálek, napadenou část rostliny (list, řapík, větev, květ, plod) a stručný popis nebo náčrt háčky. Abundance hálek byla odhadnuta jako průměrný počet hálek na listovou plochu. Každý morfotyp jsem vyfotil pro následné určení specialistou. Z každého stromu byla prozkoumána maximální dostupná část koruny. V průměru jsme osbírali 86,6 % z každé koruny, nikdy však méně než 70 %. Podíl neprozkoumané plochy při použití korunového jeřábu tak přibližně odpovídá podílu koruny zničenému při kácení stromů. Moje výsledky jsou proto do značné míry dobře porovnatelné s výsledky sběrů týmu prof. Novotného na jiných lokalitách (Mikulčice, PNG), který sběr herbivorního hmyzu z korun pokácených stromů používá jako standardní metodu.

2.2.3 Sběr hálek v keřovém patře

Při výzkumu hálek v keřovém patře proběhl sběr, na rozdíl od korunového patra, pouze ze země, a byl prohlédnutý vždy celý strom. Abych mohl porovnat společenstva a abundance hálek mezi korunovým a keřovým patrem, vybral jsem 10 individuí od každého hostitelského druhu zastoupeného v hlavní pokusné ploše, kde byly sbírány korunové háčky. Jako zástupce reprezentující keřové patro, jsem vybral mladé stromky s dbh kmene, která se pohybovala v rozmezí od 1 do 5 cm. Pokud byla výška stromku nižší než 1,8m, byl průměr kmene měřen ve 2/5 celkové výšky stromku. Kvůli nedostatku mladých stromků v hlavní zkoumané ploše jsem použil i stromy v nejbližším okolí plochy do vzdálenosti cca 150m. Sběr hálek probíhal podle stejného postupu a protokolu, jako tomu bylo v korunovém patře. Použil jsem stejné morfodruhy a členění do skupin jako pro háčky z korunového patra doplněné o nové morfodruhy z keřového patra. Sběr byl proveden od června do srpna 2014.

2.2.4 Mikulčický dataset

Sběr mikulčických hálek byl proveden v období od května do června roku 2013 na ploše o rozloze 0,1ha. Na rozdíl od sběru japonských hálek za pomoci korunového jeřábu, byl použit sběr z korun pokácených stromů. Celkem bylo pokáceno a prohlédnuto 53 stromů náležících do sedmi druhů (Tabulka 4). Háčky byly sbírány dle totožného protokolu jako háčky japonské, dochovávání bylo provedeno dle stejných pravidel. Sběru mikulčických hálek jsem se osobně nezúčastnil, dataset byl poskytnut školitelem Martinem Volfem. Jednotlivé druhy hálek byly určeny Philipem Butterillem.

2.3 Dochování a určování hálek

Háčky vytvořené hmyzem, popř. takové háčky, u kterých nebyl původ zcela jasný, jsem uložil k dochování. Háčky jsem uložil do plastových sáčků („zip lock“). V sáčku byla háčka uložena vždy společně s částí hostitelské rostliny, na které byla vytvořena. Pro zlepšení regulace vlhkosti byl v každém sáčku kus savého materiálu (toaletní papír). Sáčky se vzorky byly zavěšeny na šňůře, aby byly vystaveny dennímu světlu, které snižuje díky působení ultrafialového záření vznik plísní. Sáčky s háčkami jsem kontroloval každé 2 dny. Kontrolu jsem prováděl proto, abych zachoval vylíhlé dospělce v co nejlepší stavu, protože především u bejlo morek dochází k rychlé deformaci. Vylíhlé dospělce z hálek jsem uložil do 98 % ethanolu. Pokud byla háčka zasažena plísní, plíseň jsem mechanicky odstranil a háčku jsem přesunul do čistého sáčku. Pokud háčka nesla známky poškození nebo znehodnocení napadenou plísní, byla odstraněna. Háčky jsem uchovával po dobu jednoho měsíce.

Na základě morfologie, vylíhlých dospělců a informací o hostitelské rostlině jsem jednotlivé háčky roztrídil na morfodruhy. Hákotvorný hmyz patří ve většině případů k potravním specialistům (Raman, 2005; Shorthouse et al., 2005). Při rozdělování do morfodruhů jsem proto použil hostitelskou rostlinu jako hlavní rozdíl mezi morfologicky podobnými háčkami, a ve vypracovaných analýzách jsem s jednotlivými morfodruhy zacházel jako s potravními monofágy. Zařazení do morfodruhů jsem provedl sám, následné přesné druhové určení provádí emeritní profesor Dr. Junichi Yukawa z univerzity Kyushu.

Morfodruhy jsem rozdělil do tří skupin: na hálky tvořené roztoči (TOGM- Tomakomai galls Mites), hálky vytvořené blanokřídlým a dvoukřídlým hmyzem (TOGC – Tomakomai galls „Cynipidae, Cecidomyiidae atd.“) a na hálky, které byly vytvořeny jinými skupinami hmyzu (např. Psyllidae, Aphidae) než u TOGC, popř. jejichž původ není jasný (TOGO - Tomakomai galls - Others). Mikulčické hálky určené Philipem Butterillem jsem rozdělil obdobným způsobem.

2.4 Statistické zpracování a vyhodnocení dat

Při statistickém zpracování jsem provedl dva typy analýz: analýzy pro jednotlivé stromy, díky čemuž jsem popsal společenstva hálek na dané ploše na jednotlivých stromech, a porovnání mezi jednotlivými druhy hostitelských rostlin.

2.4.1 Listová plocha

Abundanci a diverzitu hálek jsem standardizoval celkovou plochou listů daného stromu. Celkový odhad počtu listů byl proveden tak, že jsem spočítal 100 listů na jedné větvi, následně jsem odhadl, kolik je na každé větvi stovek listů. Odhad byl proveden v bezprostřední blízkosti větvi během sběru dat, a to mi umožnilo určit poměrně přesně počet listů na daném stromu.

Pro zjištění průměrné velikosti jednoho listu bylo z každého stromu náhodně vybráno v průměru dvacet listů, které byly vyfoceny na uniformním podkladu (2x bílá plocha o rozměrech 50 x 50 cm). U stromů druhu *Magnolia obovata* byl z důvodu velikosti jednotlivých listů použit menší počet listů (7 listů/strom). Následně byla pomocí programu Adobe Photoshop CS6 vypočítána plocha jednotlivých listů. Pokud byly nafocené listy poškozené herbivory, byla chybějící plocha dopočítána pro odhad poškození listů způsobené herbivorií (HD) jako rozdíl hypotetické plochy zdravých listů před herbivorií a plochy po poškození (reálná plocha listů). Pro analýzy jsem použil hodnoty HD přepočtené pomocí arcsinové transformace.

Aritmetický průměr z analyzovaných listů jsem vynásobil počtem listů daného stromu a získal tak celkovou plochu listů daného stromu. Plocha jednotlivých druhů byla spočtena jako součet plochy jednotlivých stromů daného druhu.

Pro standardizaci abundance a diverzity hálek ve statistických analýzách jsem použil reálnou plochu listů, která zahrnovala poškození listů způsobené herbivory.

2.4.2 Hustota trichomů a SLA

Existují různé charakteristiky rostlin, které ovlivňují specializaci herbivorního hmyzu (Schoonhoven et al., 2005). Hálkotvorný hmyz je schopný ovlivňovat chemické složení rostlinných pletiv a je proto v některých případech méně ovlivněn sekundárními metabolity (Rausher, 2001). Naopak ho mohou více ovlivňovat morfologické adaptace rostlin, jako jsou trichomy (Chiang and Norris, 1983).

V mé práci jsem hodnotil vliv hustoty trichomů a také specific leaf area (SLA [kg/m^2]), která má obvykle významný vliv na abundanci a diverzitu herbivorů, protože bývá korelována s tuhostí listů, obsahem vody a dusíku a reprezentuje tak faktor úzce související s kvalitou potravy (Rausher, 2001).

Analýzy vlivu jednotlivých charakteristik hostitelských rostlin na abundanci a diverzitu jsem provedl v rámci datasetu zahrnující japonská korunová společenstva hálek. Data týkající se trichomů, SLA a herbivory damage mi byla poskytnuta školitelem. Pro měření hodnot SLA a hustoty trichomů byly použity listy nacházejících se ve střední části větévky. SLA byla spočítána jako poměr listové plochy a listové sušiny. Před měřením byly listy vysušeny pomocí silikagelu. Měření specific leaf area byla provedena pomocí vážení koleček z listů o známém průměru (20 ks na jeden strom, $d = 7\text{-}25\text{mm}$).

Hustota trichomů na daném stromu byla vypočtena z pěti náhodně vybraných plně vyvinutých listů vyfocených ze svrchní a spodní strany. Na každém z těchto listů byly spočítány veškeré trichomy na $0,5\text{cm}^2$ povrchu listu. Hodnoty pro svrchní a spodní stranou listů byly zprůměrovány. Množství a délka trichomů byly spočítány v programu ImageJ (ver.1.48). Výsledné hodnoty jsem použil pro výpočet průměrné hodnoty hustoty trichomů pro dané stromy (Tabulka 2).

2.5 Porovnání diverzity a abundance hálek

Pro porovnání diverzity hálkotvorného hmyzu mezi Japonskem a ČR jsem použil počet morfodruhů hálek a Simpsonův index diverzity (1-D), spočítaný v programu PAST (ver. 2.17c). Pro porovnání diverzity a abundance hálek mezi japonským a českým datasetem jsem provedl srovnání na základě hostitelských druhů rostlin i jednotlivých stromů. Pro porovnání mezi druhy jsem použil průměrné hodnoty diverzity vypočítané na základě hodnot pro jednotlivé stromy daných druhů. Tyto průměrné hodnoty jsem následně porovnal pomocí analýzy variance (ANOVA, (Field, 2007)). Pro porovnání druhové diverzity jednotlivých stromů jsem použil hierarchickou ANOVU.

Při testování vertikální stratifikace japonských hálek jsem pro standardizaci abundance a diverzity hálek použil počet listů, protože u keřového patra jsem neměl k dispozici údaje o listové ploše. Obdobně jako v případě srovnání mezi japonským a českým společenstvem hálek jsem provedl srovnání založené na hostitelských druzích rostlin (ANOVA) a pro jednotlivé stromy (hierarchická ANOVA). Testy analýzy variance jsem prováděl v programu R (RStudio, Version 0.98; (RStudio, 2014)).

Pro zjištění vlivu trichomů, SLA a poškození herbivory na společenstva hálek na jednotlivých stromech jsem použil metodu NLME (Nonlinear Mixed-Effects Models), který umožňuje vytvořit model zahrnující vysvětlující proměnné se smíšenými efekty (RStudio, Version 0.98). Jako prediktor s náhodným efektem byla použita druhová identita rostlin. Trichomy, SLA a poškození herbivory jsem použil jako proměnné s pevným efektem.

2.5.1 Fylogenetická analýza

Abych se vyhnul pseudoreplikacím, použil jsem při analýzách vlivu trichomů, SLA a HD na jednotlivých druzích stromů fylogenezi hostitelských rostlin. Fylogenetický strom pro analýzy mi poskytl školitel. Fylogeneze hostitelských rostlin byla rekonstruována na základě lokusů *rbcL*, *ITS*, *trnL-trnF* a *matK* pomocí Bayesianké inference v programu BEAST 2.1.2 s GTR+I+G substitučním modelem. Věková kalibrace byla převzata z Wikstrom et al. (2001).

Vliv jednotlivých vlastností rostlin (trichomy, SLA, HD) na společenstva hálek jsem otestoval pomocí pGLS (Phylogenetic Generalized Least Squares, RStudio, balík *ape3.2*).

Jako nejvhodnější model jsem vybral Brownian motion. Pro jednotlivé analýzy jsem použil data týkající se jednotlivých druhů hostitelských rostlin (průměrný počet trichomů, SLA a HD daného druhu hostitelské rostliny) a data týkající se abundance a druhové diverzity hálek (průměrný Simpsonův index, abundance hálek/m², počet morfodruhů/ m² na daném druhu hostitelské rostliny).

Pro určení vlivu fylogeneze na strukturu společenstev hálek jsem použil metodu PSR (Phylogenetic signal-representation curve) a PVR (Phylogenetic eigenvectors regression, VarPartplot (Diniz et al., 2012), které mi umožnily i) zjistit vliv fylogeneze hostitelských rostlin na formování společenstev hálek a ii) odhadnout jaká úroveň štěpení v rámci fylogeneze hostitelských rostlin má nejzásadnější dopad na diverzitu a abundanci hálek. PSR a PVR analýza byla provedena v programu RStudio (Version 0.98 (balík „PVR“)).

3 Výsledky

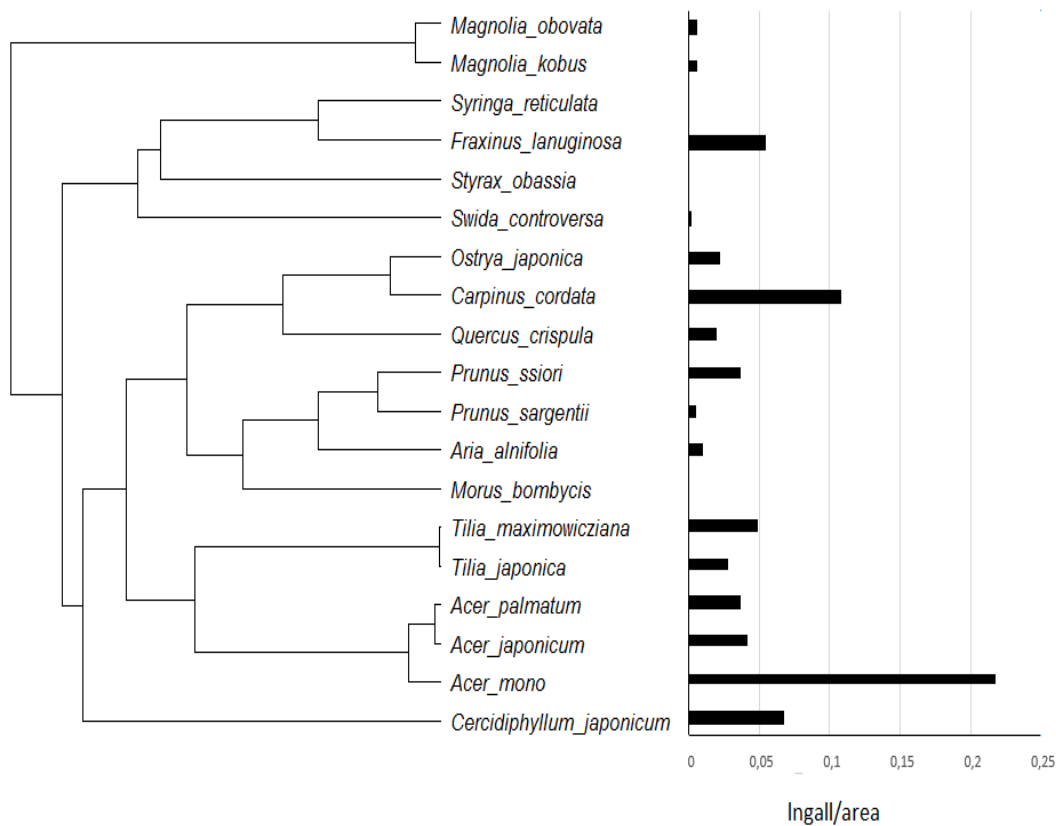
3.1 Japonské háčky z korunového patra

Za pomoci korunového jeřábu bylo na ploše 0,15ha prohlédnuto celkem 134 stromů. Sběr dat probíhal od 18. května do 4. srpna 2014. Na stromech patřících do 19 druhů bylo nalezeno 977 792 ks hálek vytvořených hálkotvornými členovci (Tabulka 2). Nejvíce aktivních hálek jsem zaznamenal v druhé polovině července a začátkem června. Veškeré nalezené háčky jsem vyfotil a rozdělil do morfodruhů. Morfodruhy jsem rozdělil do tří skupin podle taxonomické příslušnosti (Příloha 1).

Necelá tři procenta (2,99 %) hálek byla vytvořena dvoukřídlým a blanokřídlým hmyzem (TOGC – 29 218ks). Půl procenta (0,55 %) ze všech hálek bylo způsobeno hemipterním hmyzem, popř. nebylo zjištěno, co háčku způsobilo (TOGO – 5 346 ks). Zbýlých 96,47 % bylo způsobeno roztoči (TOGM – 943 227 ks). Jednotlivé druhy stromů se značně lišily v abundanci hálek (Tabulka 2, Obrázek 2). Háčky nebyly nalezeny na 42 stromech (Příloha 3).

Tabulka 2: Seznam druhů stromů, abundance hálek, počtu morfotypů, průměrných hodnot poškození herbivory (HD [%]), Specific leaf area (SLA [kg/m²]) a průměrného počtu trichomů/0,5 cm² v korunovém patře výzkumné plochy v Tomakomai.

Druh stromu	Abundance hálek	Morfodruhy	HD	SLA	Trichomy
<i>Acer japonicum</i>	192 022	4	0,274	25,413	0,812
<i>Acer mono</i>	222 726	16	1,669	19,523	1,499
<i>Acer palmatum</i>	8 454	4	0,253	19,899	0,235
<i>Aria alnifolia</i>	16	2	0,281	15,543	4,033
<i>Carpinus cordata</i>	287 559	2	1,429	26,021	7,696
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	100 051	3	0,256	16,304	0,047
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	4 175	3	3,094	21,139	0,109
<i>Magnolia kobus</i>	4	2	0,754	24,455	1,308
<i>Magnolia obovata</i>	18	2	2,095	25,509	5,156
<i>Morus bombycis</i>	0	0	0,287	27,913	5,354
<i>Ostrya japonica</i>	121 343	5	0,612	17,012	10,652
<i>Prunus sargentii</i>	16	2	2,492	21,306	0,038
<i>Prunus ssiori</i>	5 145	5	0,254	17,545	0,052
<i>Quercus crispula</i>	86	6	1,728	14,693	11,477
<i>Styrax obassis</i>	0	0	0,35	17,744	99,299
<i>Swida controversa</i>	3	1	2,247	29,256	7,93
<i>Syringa reticulata</i>	0	0	0,888	24,534	1,807
<i>Tilia japonica</i>	1 017	4	0,404	28,649	0,39
<i>Tilia maximowicziana</i>	35 156	3	2,294	21,211	70,995
Součet	977 792	64			



Obrázek 2: Kladogram hostitelských rostlin pro japonské druhy hálek. Pro jednotlivé druhy je uvedena abundance korunových hálek (ln abundance/m²).

3.2 Japonské háčky z keřového patra

Z mladých stromků v podrostu (190 stromů, 19 druhů) bylo nasbíráno 279 688 ks hálek (Tabulka 3). V keřovém patře jsem nasbíral 3 612 ks (1,29 %) hálek vytvořených dvoukřídlým a blanokřídlým hmyzem (TOGC). Hálek vytvořených hemipterním hmyzem, popř. hálek, které se následně nepodařilo určit (TOGO), jsem nasbíral 649 ks (0,23 %). Naprostá většina hálek byla stejně jako v korunovém patře vytvořena roztoči (TOGM - 275 426 ks, 98,48 %). V keřovém patře nebyly háčky nalezeny na 79 stromech.

Tabulka 1: Seznam druhů stromů, celkové abundance hálek, abundance jednotlivých skupin morfotypů (TOGC, TOGM, TOGO) a počtu morfodruhů hálek v keřovém patře výzkumné plochy v Tomakomai.

Druh stromu	Abundance hálek	Morfodruhy	TOGC	TOGM	TOGO
<i>Acer japonicum</i>	134 665	4	0	134 545	120
<i>Acer mono</i>	18 848	4	23	18 825	0
<i>Acer palmatum</i>	7 523	4	32	7 490	1
<i>Aria alnifolia</i>	312	3	5	101	206
<i>Carpinus cordata</i>	4 846	2	0	4 846	0
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	63 032	2	0	63 032	0
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	7 766	2	0	7 766	0
<i>Magnolia kobus</i>	2	1	0	2	0
<i>Magnolia obovata</i>	169	2	0	160	9
<i>Morus bombycis</i>	75	4	0	60	15
<i>Ostrya japonica</i>	899	2	0	891	8
<i>Prunus sargentii</i>	220	3	0	219	1
<i>Prunus ssiori</i>	1 221	2	0	1 221	0
<i>Quercus crispula</i>	128	11	107	1	20
<i>Styrax obassis</i>	372	3	372	0	0
<i>Swida controversa</i>	457	5	203	0	254
<i>Syringa reticulata</i>	4 633	1	0	4 633	0
<i>Tilia japonica</i>	21 364	7	131	21 233	0
<i>Tilia maximowicziana</i>	13 156	5	2 739	10 402	15
Součet	279 688	67	3 612	275 427	649

3.3 Mikulčické háčky

Pomocí metody postupného kácení bylo na ploše 0,10 ha prohlédnuto celkem 53 stromů. Sběr dat probíhal od 20. května do 20. června roku 2013. Na stromech patřících do 7 druhů bylo nalezeno 449 113 ks hálek vytvořených hálkotvornými členovci (Tabulka 4). Morfodruhy byly rozděleny dle stejných kritérií jako háčky z japonského lesa.

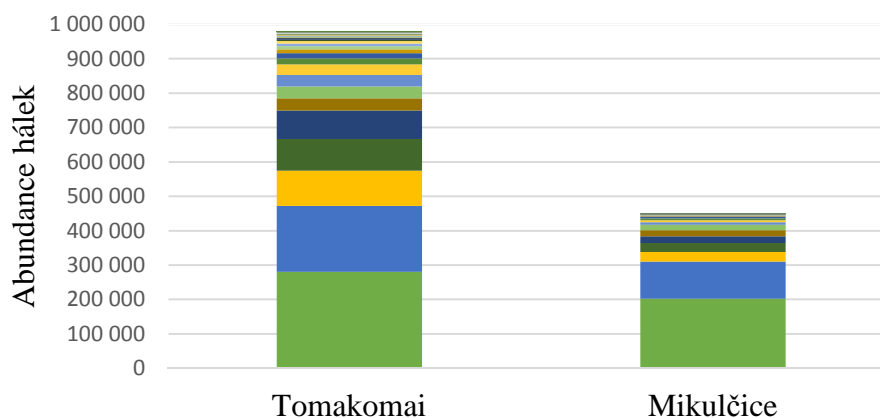
Z pokácených stromů bylo sebráno celkem 37 963 hálek způsobený blanokřídlými a dvoukřídlými (TOGC - 8,45 %). Stejně tak, jako tomu bylo v japonském lese, nejvíce hálek bylo vytvořeno roztoči (TOGM – 404 610 ks; 90,09 %). Necelých 6 540 ks hálek bylo vytvořeno hemipterním hmyzem, popřípadě původce nebyl určen (TOGO - 1,46 %). Pouze na dvou stromech nebyly prokázány háčky.

Tabulka 4: Seznam druhů stromů, celkové abundance hálek, počtu morfodruhů hálek a abundance jednotlivých skupin morfotypů (TOGC, TOGM, TOGO) v korunovém patře výzkumné plochy u Mikulčic.

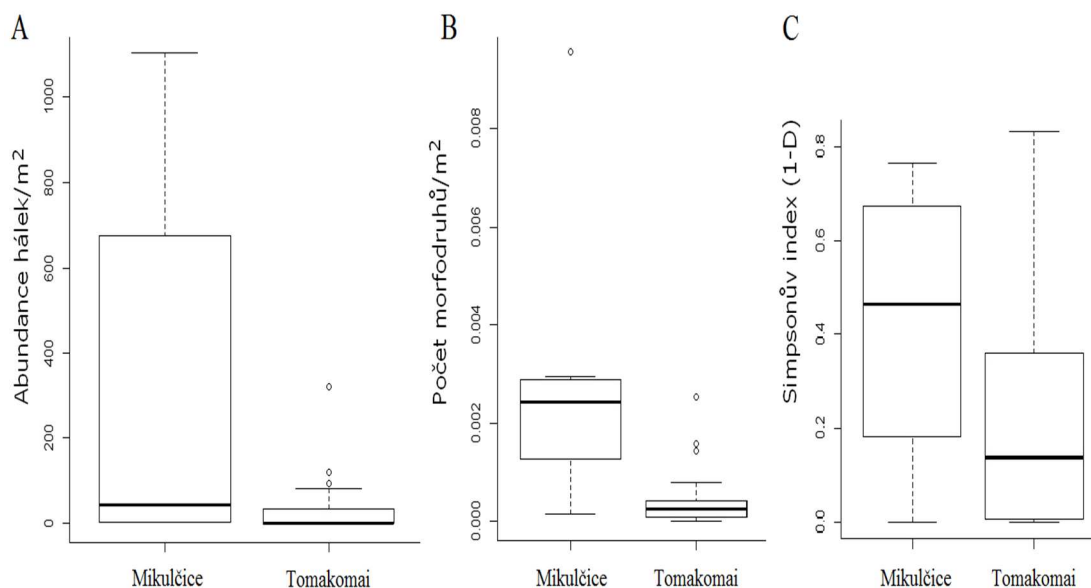
Druh stromu	Abundance hálek	Morfodruhy	TOGC	TOGM	TOGO
<i>Acer campestre</i>	151 468	8	5 613	145 855	0
<i>Carpinus betulus</i>	210 123	2	0	210 123	0
<i>Fraxinus angustifolia</i>	14 070	9	2 272	6 678	5 120
<i>Populus alba</i>	476	1	476	0	0
<i>Populus tremula</i>	168	2	168	0	0
<i>Quercus robur</i>	1 008	9	758	0	250
<i>Tilia cordata</i>	71 800	7	28 676	41 954	1 170
Součet	449 113	38	37 963	404 610	6 540

3.4 Porovnání mezi rozdílnými hostitelsky druhově bohatým lesy mírného pásu.

Vliv lokality na počet morfodruhů hálek pro jednotlivé druhy hostitelských rostlin byl průkazný ($F_{(1,24)} = 11,16$; $p = 0,0027$; Obrázek 4B). Stejně tak se mezi zkoumanými lokalitami lišila i průměrná abundance hálek na jednotlivých druzích rostlin ($F_{(1,24)} = 9,004$, $p = 0,0062$; Obrázek 4A). Na rozdíl od počtu morfodruhů a abundance hálek, které byly ovlivněny druhovou bohatostí hostitelských rostlin, vliv lokality na druhovou diverzitu vyjádřenou pomocí Simpsonova indexu (1-D) nebyl průkazný, ($F_{(1,24)} = 2,85$; $p = 0,104$, Obrázek 4C). Česká i japonská společenstva hálek byla dominována malým počtem velmi abundantních druhů hálek. V obou případech byly nejhojnější hálky indukované roztoči. Většina ostatních druhů hálek měla minimální relativní abundanci (Obrázek 3). To bylo patrné zejména v případě společenstva z moravských Mikulčic.



Obrázek 3: Zastoupení morfodruhů na jednotlivých plochách



Obrázek 4: Vliv lokality na společenstva hálek na jednotlivých druzích stromů testovaný ANOVOU. Abundance hálek/ m² (A), se mezi lokalitami prokazatelně lišila ($F_{(1,24)} = 9,004$; $p = 0,0062$). Počet morfodruhů/ m² (B) v závislosti na lokalitě se průkazně lišil ($F_{(1,24)} = 11,16$; $p = 0,0027$). Druhová diverzita (Simpsonův index (1-D); (C)) se mezi plochami nelišila ($F_{(1,24)} = 2,85$; $p = 0,104$.)

3.5 Porovnání keřového a korunového patra

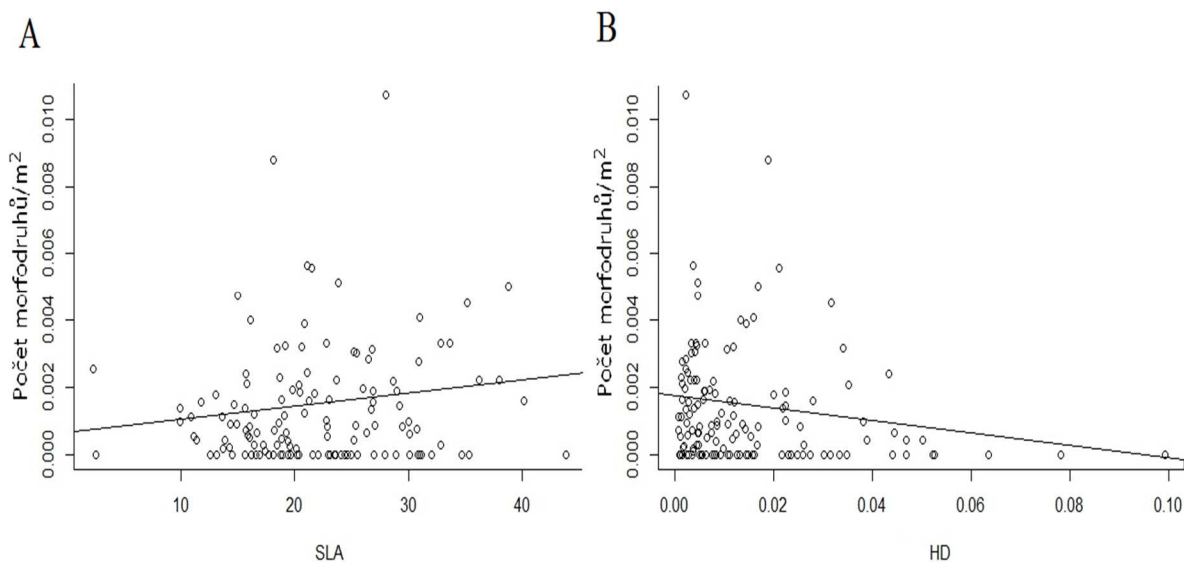
Pro porovnání keřového a korunového patra jsem použil stejné hostitelské druhy stromů jako v korunovém patře. V korunovém patře jsem zjistil 64 morfodruhů (Tabulka 2), v keřovém patře bylo nasbíráno 67 morfodruhů (Tabulka 3). Korunové patro obsahovalo, oproti keřovému, celkem 31 unikátních morfodruhů (tzn., sdílelo s keřovým 51,56 % morfodruhů). Keřové patro mělo 34 unikátních morfodruhů oproti patru korunovému (49,25 % sdílených morfodruhů). Celkem 33 identických morfodruhů bylo nalezeno v obou stratifikačních vrstvách. Diverzita hálek se mezi korunovým a keřovým patrem nelišila ($F_{(1,36)} = 0,023$; $p = 0,881$). V keřovém patře ale dosahovaly hálky přibližně 2,7x vyšší abundance než v korunovém patře ($F_{(1,301)} = 8,976$; $p = 0,00296$). Výsledky jsou uváděny pro jednotlivé stromy.

3.6 Vliv obranných mechanismů hositelských rostlin na společenstva hálek

Abundance a druhová diverzita hálek vyjádřená pomocí Simpsonova indexu nebyla na jednotlivých stromech korelována s jejich SLA, trichomy nebo HD (Tabulka 5). Naopak SLA (5A) a poškození herbivory mělo signifikantní vliv na počet morfodruhů, které se daném stromě vyskytovaly (SLA - $F_{(1)}=3,979$; $p= 0,0485$; HD – $F_{(1)}=4,136624$; $p= 0,0443$; 5B). Vliv trichomů na počet morfodruhů nebyl signifikantní.

Tabulka 5: Vliv vlastností rostlin (SLA, počet trichomů) a poškození herbivory na počet morfodruhů hálek, abundanci hálek a druhovou diverzitu (Simpson index) pro jednotlivé stromy analyzovaný pomocí LME.

Hálka	SLA	Trichomy	HD
morfodruh/m²	$F_{(1)}=3,979$; $p= \mathbf{0,0485}$	$F_{(1)}=2,623$; $p= 0,1081$	$F_{(1)}=4,136624$; $p= \mathbf{0,0443}$
abundance hálek/m²	$F_{(1)}=0,000$; $p= 0,9993$	$F_{(1)}=0,000$; $p= 0,9964$	$F_{(1)}=0,059114$; $p= 0,8083$
Simpson index (1-D)	$F_{(1)}=2,156$; $p= 0,1448$	$F_{(1)}=0,326$; $p= 0,5693$	$F_{(1)}=0,100318$; $p= 0,7520$

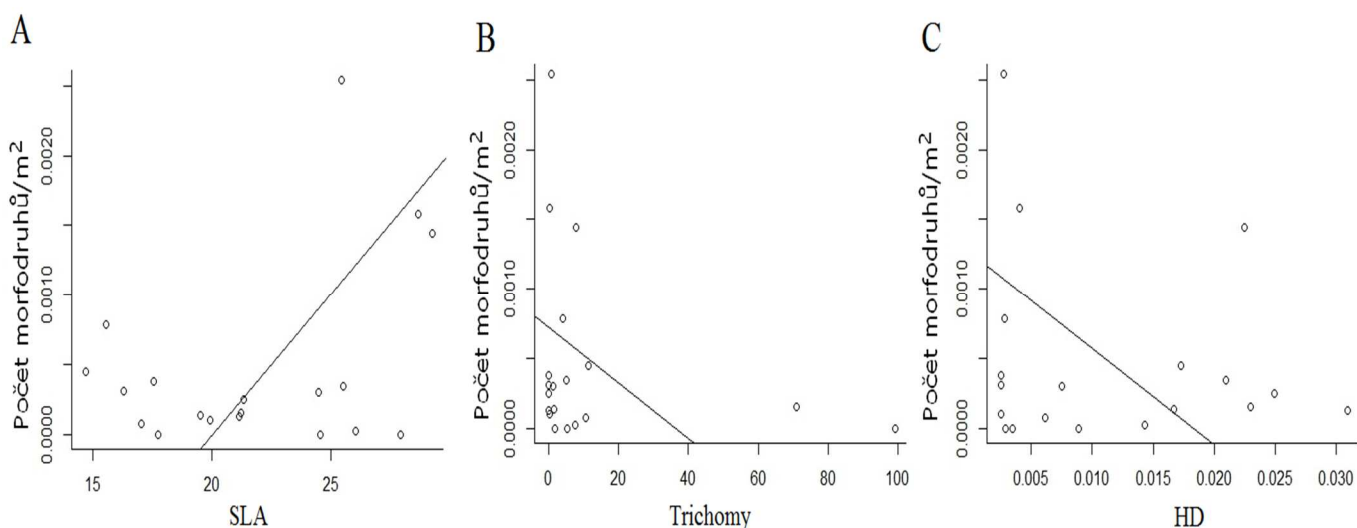


Obrázek 5: Vliv SLA a poškození herbivory na počet morfodruhů hálek pro jednotlivé stromy testovaný pomocí LME. Počet morfodruhů/ m² byl pozitivně korelován s SLA (A) ($F_{(1)}=3,979$; $p= 0,0485$). Počet morfodruhů/ m² byl záporně korelován s poškozením herbivory (B) ($F_{(1)}=4,136624$; $p= 0,0443$).

Po odstranění vlivu fylogeneze hostitelských rostlin, výsledky pGLS ukázaly zápornou korelaci mezi počtem morfodruhů a počtem trichomů a poškození herbivory na jednotlivých druhích stromů (Tabulka 6). Naopak byla prokázána kladná korelace mezi počtem morfodruhů a SLA (Obrázek 6).

Tabulka 6: Výsledky metody pGLS pro jednotlivé testované druhy stromů. Byly použity průměrné hodnoty druhu.

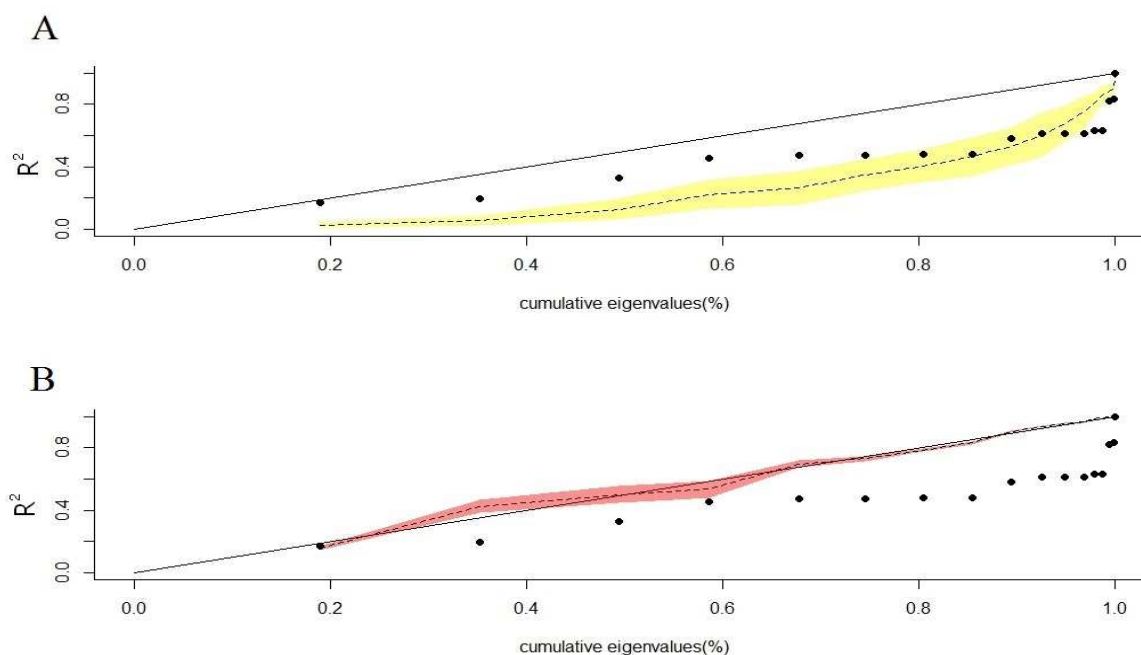
Charakteristika společenstva	Vlastnost host. rostliny	p	F
Hálky/m ²	SLA	0,2059	F _(1,16) = 0,4135
Hálky/ m ²	Trichomy	0,92	F _(1,16) = 0,1441
Hálky/ m ²	HD	0,9824	F _(1,16) = 1,123
Morfodruh/ m ²	SLA	0,0001	F _(1,16) = 2,14
Morfodruh/ m ²	Trichomy	0,0001	F _(1,16) = 0,3602
Morfodruh/ m ²	HD	0,0003	F _(1,16) = 0,704
Simpsonův index (1-D)	SLA	0,8571	F _(1,16) = 4,952
Simpsonův index (1-D)	Trichomy	0,1864	F _(1,16) = 0,4974
Simpsonův index (1-D)	HD	0,2631	F _(1,16) = 0,2943



Obrázek 6: Vliv trichomů, SLA a poškození herbivory na počet morfotypů/m² testovaných pomocí pGLS. U SLA byla prokázána pozitivní závislost počtu morfodruhů/m² (A) ($F_{(1,16)} = 2,14$; $p = <0,0001$). Počet morfodruhů byl negativně korelován s počtem trichomů (B) ($F_{(1,16)} = 0,3602$; $p = 0,0001$). Negativní závislost byla prokázána u vlivu poškození herbivorů na počet morfodruhů/m² (C) ($F_{(1,16)} = 0,704$; $p = 0,0003$).

3.7 Vliv štěpení fylogeneze hostitelských rostlin na společenstva hálek

PSR analýza ukázala, že na diverzitu japonských korunových hálek má vliv nejhlubší fylogeneze hostitelských rostlin a pak až finální dělení na jednotlivé druhy (v rámci obou těchto úrovní byl největší nárůst R^2), a nikoli štěpení na střední úrovni (Obrázek 7). PSR analýza vlivu fylogeneze hostitelských rostlin na abundanci a počet morfodruhů hálek poskytla podobné výsledky ukazující rozhodující vliv hlubokého štěpení druhové identity hostitelské rostliny (Příloha 4).

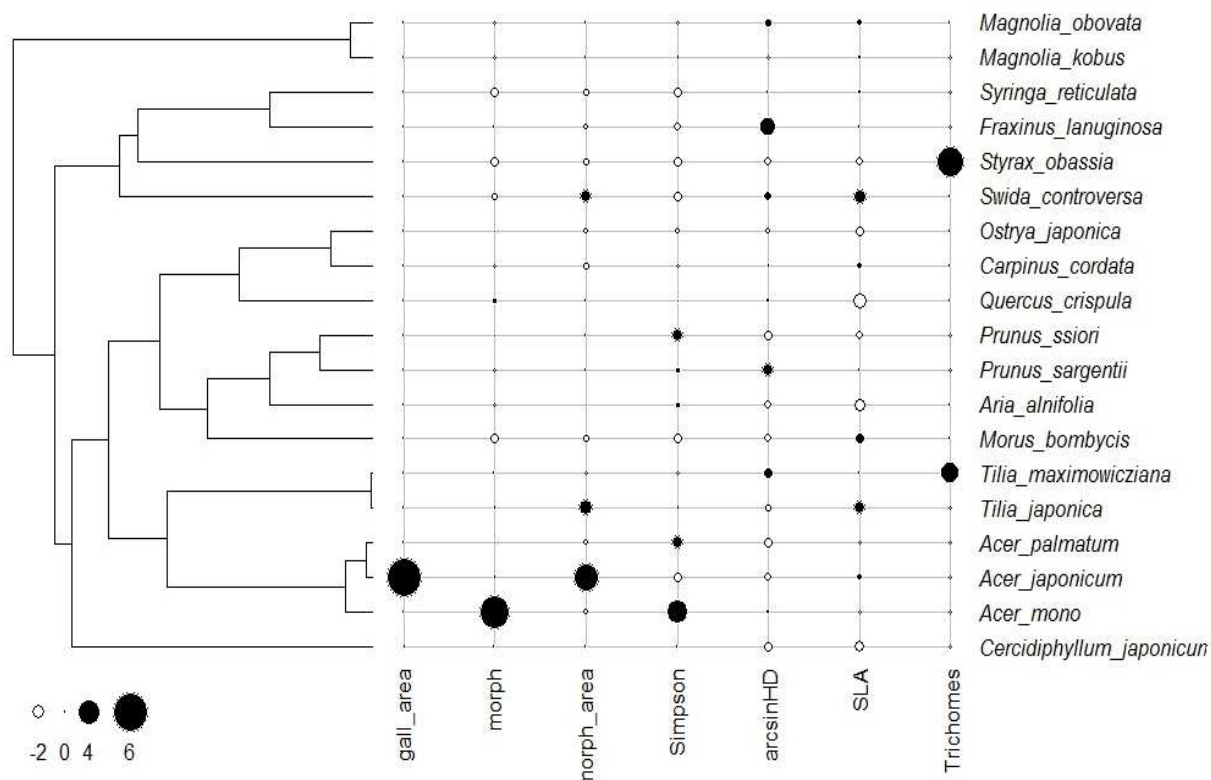


Obrázek 7: Vliv úrovně fylogenetického štěpení hostitelských rostlin na diverzitu hálek (Simpsonův index) analyzovaný pomocí PSR. Jednotlivé body reprezentují fylogenetické uzly. Obrázek A znázorňuje nulovou očekávanou křivku testované soustavy. Obrázek B představuje neutrální očekávanou křivku testované soustavy.

Pro znázornění jednotlivých vlastností hostitelských rostlin a informací týkajících se společenstev hálek jsem vytvořil pomocí metody PVR síť s jednotlivými proměnnými a otestoval vliv fylogeneze (Obrázek 8, Tabulka 7).

Tabulka 7: Výsledky PVR analýzy pro testované vysvětlující proměné v závislosti na fylogenezi hostitelských rostlin pro jednotlivé druhy stromů.

Testovaná charakteristika	p	R2
SLA	0,515	0,072
HD	0,112	0,0645
Trichomy	0,262	0,12
Hálky/m ²	0,01908	1
Morfotypy/ m ²	0,0716	0,134
Simpsonův index (1-D)	0,171	0,957



Obrázek 8: Znázornění testovaných vlastností rostlin a charakteristiky společenstva hálek v souvislosti s fylogenezí hostitelských rostlin. Velikost a barva kolečka poukazují na korelaci jednotlivých vlastností a charakteristik mezi jednotlivými druhy stromů. Velikost kolečka znázorňuje míru korelace. Barva označuje směr korelace - černá barva označuje pozitivní korelaci, bílá negativní.

4 Diskuse

V mé diplomové práci jsem se zabýval porovnáním společenstev hálkotvorných členovců a vlastnostmi hostitelských rostlin, které tato společenstva ovlivňují. Pro mnoho prací zabývajících se hálkotvorným hmyzem a roztoči je typické zaměření na určitou skupinu nebo jen na určitou část rostlinného patra (Askew, 1962; Skuhravy et al., 1983; Kampichler and Teschner, 2002; Mound, 2004). Proto je porovnání výsledků jednotlivých prací často velmi obtížné.

Data použitá v této práci jsou svým způsobem unikátní, protože reprezentují stav společenstva hálek ze všech rostlin s DBH>5cm vyskytujících se v dané části lesa a do značné míry tak reprezentují reálnou podobu společenstva hálkotvorných členovců. Stromy byly prohledány za pomoci korunového jeřábu nebo postupného kácení. Obě tyto metody mi proto dovolily získat data z téměř celého stromu. Získání kompletního obrazu společenstva hálek mi umožnilo provést porovnání u dvou rozdílně hostitelsky bohatých typů lesa v Japonsku a na Moravě.

V současné době se mnoho vědců snaží objasnit mechanismy určující diverzitu herbivorního hmyzu pomocí porovnání lokalit nacházejících se v tropickém a mírném pásmu. Lesy mírného a tropického pásma se dramaticky liší druhovou bohatostí hostitelských rostlin, což je považováno za jeden faktorů ovlivňujících latitudinální trend biodiverzity hmyzu (Novotny et al., 2006). Ve své práci jsem se věnoval porovnání dvou lesů mírného pásu, které se významně odlišovaly diverzitou hostitelských rostlin, ale nacházely se na přibližně stejné zeměpisné šířce. Zatímco v druhově chudém lese ležícím poblíž moravských Mikulčic bylo zastoupeno pouze sedm druhů stromů, v druhově bohatším lese poblíž japonského Tomakomai bylo zastoupen devatenáct druhů dřevin. Přesto nebyla diverzita hálek, oproti předpokladů dle hypotézy I, na obou lokalitách průkazně odlišná. V případě počtu morfodruhů a abundance hálek na plochu byla dokonce vyšší na zkoumané mikulčické ploše. Tento výsledek se liší od trendů zjištěných u jiných guild herbivorů, například housenek, jejichž diverzita se v oblastech s vysokým počtem druhů hostitelských rostlin, tj. tropech, zvyšuje (Dyer et al., 2007; Novotny et al., 2010).

Předpokládá se, že za vysokou diverzitou tropických housenek může mimo vlivu diverzity tropických rostlin stát i vyšší specializace těchto herbivorů (Dyer et al., 2007). Absence korelace diverzity hálek s diverzitou hostitelských rostlin je pravděpodobně způsobena jejich

vysokou hostitelskou specificitou hálek, která se s diverzitou lesa či zeměpisnou polohou nemění (Novotny et al., 2002b). Použití hálek jako modelové skupiny tak do značné míry umožňuje odfiltrovat vliv specializace na diverzitu společenstev herbivorů. Výsledný neprůkazný rozdíl mezi druhově rozdílně bohatými lesy tak může naznačovat, že ačkoliv je diverzita hostitelských rostlin nepochybně důležitá, nemusí být jediným faktorem určujícím diverzitu herbivorního hmyzu, jak někteří autoři předpokládají (Novotny et al., 2006). Nepřímo proto moje výsledky mohou podporovat teorii předpokládající, že rozdíly v diverzitě housenek mezi hostitelsky odlišně bohatými lesy jsou způsobeny i rozdíly ve specializaci (Dyer et al., 2007). Přestože byly abundance a počty morfodruhů vždy standardizovány na listovou plochu je dalším možným vysvětlením, že za vyšším relativním počtem hálek v Mikulčicích může stát i větší velikost tamních stromů, protože větší stromy se složitější architekturou obecně hostí více druhů hmyzu (Lawton, 1983).

Počet druhů hostitelských rostlin hraje důležitou roli v procesu speciace herbivorů. Proto pro formování společenstev herbivorů hraje důležitou roli také fylogenetická diverzita hostitelských rostlin (Novotny et al., 2002b). Většina druhů herbivorů je ve výběru potravy konzervativní a zaměřuje se převážně na příbuzné čeledi a rody hostitelských rostlin (Novotny et al., 2002b; Novotny et al., 2010; Volf et al., 2015). Společenstva rostlin skládající se z navzájem nepříbuzných linií proto hostí více specializovaný hmyz (a jen málo polyfágů, kteří by se živili na všech rostlinách ve společenstvu), což zvyšuje diverzitu společenstev hmyzu (Wheat et al., 2007). Proto jsem se rozhodl, v souladu s hypotézou IV, otestovat vliv fylogeneze hostitelských rostlin na společenstva hálek. Fylogeneze hostitelských rostlin ovlivňovala abundanci hálek. Na jejich diverzitu ale neměla celková podoba fylogeneze hostitelských rostlin vliv. To byla způsobeno pravděpodobně tím, že na společenstva hálek má v rámci fylogenetických vztahů hostitelských rostlin největší vliv štěpení na bazální linie krytosemenných, a pak až finální štěpení na jednotlivé druhy, jak ukázala PSR analýza. Naopak štěpení na střední úrovni fylogeneze hostitelských rostlin, tj. například štěpení na jednotlivé čeledi, patrně na strukturu a diverzitu společenstva hálek nemá vliv.

Malý vliv střední úrovně fylogeneze hostitelských rostlin je patrně způsoben tím, že schopnost tvořit háčky vznikla u některých skupin členovců relativně nedávno (Nyman et al., 2000; Ronquist and Liljeblad, 2001). Štěpení krytosemenných rostlin na jednotlivé čeledi se ale odehrálo z velké části již dříve – v případě čeledí zastoupených v mém datasetu přibližně před 70-19 miliony let (Wikstrom et al., 2001). Ve většině případů se proto zřejmě nedá

předpokládat koevoluce hálek a jejich hostitelských rostlin na hlubší úrovni. Místo toho mnohé druhy herbivorů tvořících háčky pravděpodobně kolonizovaly své hostitelské rostliny sekundárně. Na podobu společenstev hálek proto mají vliv velké rozdíly mezi vyššími taxony hostitelských rostlin, jenž odrážejí štěpení na bazální linie krytosemenných rostlin a divergence hostitelských rostlin na jednotlivé druhy, jak naznačují i mé výsledky.

Abundance a diverzita hálek je proto patrně určována především samotným druhem hostitelské rostliny a jeho vlastnostmi. Pro společenstva hálek jsem otestoval jednotlivé vlastnosti hostitelských rostlin, a snažil jsem se zjistit, která z nich ovlivňuje právě tato společenstva. Největší vliv na společenstva hálek měla SLA, která pozitivně ovlivňovala počet morfodruhů jak na jednotlivých stromech, tak na jednotlivých hostitelských družích. Vliv SLA je často uváděn jako jeden z faktorů ovlivňující druhovou bohatost hálek (Ribeiro and Basset, 2007). Hodnota SLA a nízká hladina dusíkatých látek korelují s tuhostí a životností rostlinných pletiv a společně jsou tyto charakteristiky znakem skleromorfní vegetace (Turner, 1994). Skleromorfní vegetace se nejčastěji vyskytuje v subtropickém pásu a v teplých temperátních oblastech. Právě z těchto oblastí je udávána nejvyšší diverzita hálek (Price et al., 1998). Vliv míry sklerofyzace listů na druhovou bohatost a abundanci hálek v panamském pralese zjistili i Ribeiro a Basset (2007). Oproti tomu Butterill, neprokázal závislost druhové bohatosti společenstev hálek na SLW (Specific leaf weight – $1/SLA$), která také odráží tuhost listů. Přesto se zdá, že tuhost listů, a s ní korelovaná SLA, může být jednou z vlastností hostitelských rostlin, určujících podobu společenstev hálek a významně ovlivňujících jejich diverzitu.

Další vlastností rostlin, která ovlivňovala společenstva mnou studovaných hálek, byla hustota trichomů. Trichomy negativně ovlivňují různé druhy hmyzu včetně potravních specialistů (Volf et al., 2015). Účinné jsou zejména proti malým druhům herbivorů, jejichž samicím mohou bránit v ovipozici (Chiang and Norris, 1983; Agrawal, 2004). Vysoká hustota trichomů může dokonce zabránit malým druhům sajícím rostlinné šťávy v dosažení pokožky rostliny a účinně tak hostitelskou rostlinu chránit před poškozením (Southwood, 1986). V rámci svých dat jsem oproti očekávání (hypotéza III) zjistil negativní korelaci mezi hustotou trichomů a počtem morfodruhů na jednotlivých družích hostitelských rostlin. Vliv trichomů na abundanci hálek a jejich diverzitu měřenou pomocí Simpsonova indexu však prokázán nebyl. Zatímco malé druhy hmyzu mohly být i v mém případě negativně ovlivněny trichomy kvůli jejich dopadu na ovipozici, na roztoče nemusí být vliv trichomů negativní. Některé druhy roztočů

dokonce nutí hostitelskou rostlinu při vytváření háčky vytvořit také nadbytečné trichomy, které slouží jako ochrana proti predátorům nebo k udržení potřebné vlhkosti (Bailey et al., 2009).

To může vysvětlovat absenci vlivu trichomů na celkovou abundanci hálek, protože v rámci mých dat představovali hlavní složku společenstva roztoči. Ačkoliv proto trichomy do určité míry mohou měnit strukturu společenstva hálkotvorných členovců nemusí být příliš účinné z hlediska obrany hostitelských rostlin, protože neovlivňují celkovou abundanci hálek. Podobně jako obrana proti jiným skupinám herbivorů (Agrawal, 2004; Volf et al., 2015), vyžaduje patrně i efektivní obrana před hálkotvornými členovci zapojení a souhru více obranných mechanismů.

Kromě vlastností samotných hostitelských rostlin mohou společenstva hálek ovlivňovat i jiní herbivoři (Strong, 1984; Denno et al., 1995). Moje výsledky v souladu s hypotézou V naznačují, že společenstva hálek, které se ve větší míře začaly objevovat až v pozdější fázi sezóny (druhá polovina června až srpen), mohla být negativně ovlivněna žírem larev listy okusujících druhů herbivorů na začátku vegetační sezóny. Počet morfodruhů na jednotlivých stromech i na druzích hostitelských rostlin byl totiž negativně korelovaný s poškozením rostlin herbivory. Moje závěry tedy nepodporují výsledky Kunklera et al. (2013), který zjistil, že abundance hálek na topolech může být pozitivně korelována s poškozením listů způsobeným listy okusujícími herbivory. Topoly a vrby na napadení herbivory často reagují kompenzačním růstem nových tkání bohatých na dusík, které jsou atraktivní pro herbivory (Nakamura et al., 2003). Vrbám a topolům na rozdíl od většiny stromů, které se vyskytovaly v mé pokusné ploše, přirůstají nové listy během celé sezóny. Interakce mezi jednotlivými herbivory tak pravděpodobně je do značné míry ovlivněna i fenologií hostitelských rostlin.

Typ vegetace a její vlastnosti se mohou měnit s vertikální stratifikací lesa. Vertikální stratifikace, v souladu s hypotézou II, se proto často významně podílí na utváření podoby společenstev herbivorního hmyzu a ovlivňuje jeho diverzitu (Basset, 2001). V případě společenstva japonských hálek jsem však vliv vertikální stratifikace na diverzitu hálek neprokázal, ačkoli absolutní počet morfotypů hálek byl vyšší v keřovém patře. Většina z těchto morfodruhů byla však velmi vzácná a na celkovou diverzitu, vyjádřenou pomocí Simpsonova indexu, neměla vliv. Výsledky jiných studií ale naznačují, že diverzita hálek se může mezi jednotlivými vrstvami lesa lišit (Paniagua et al., 2009; Ribeiro et al., 2014) a díky vyššímu podílu skleromorfních listů bývá vyšší v korunovém patře (Ribeiro and Basset, 2007).

Ribeiro et al.(2014) v korunovém patře tropického lesa zjistili i vyšší abundanci hálek. Oproti tomu v rámci mé výzkumné plochy jsem zjistil vyšší abundanci hálek v keřovém patře. Vyšší abundance hálek a větší absolutní počet morfodruhů v keřovém patře může být zčásti artefaktem ne zcela vhodné metodiky, kdy jsem ke standardizaci počtu hálek z korun a keřového patra použil počet listů. Vysoká abundance hálek v keřovém patře může však odrážet i nižší mobilitu některých hálkotvorných členovců a případně rozdíly v mortalitě mezi keřovým patrem v tropech a v mírném pásu. Podobně jako mšice, které mají problém najít hostitele v hustém tropickém pralese kvůli své nízké mobilitě (Kindlmann and Dixon, 1994), mohou mít někteří malí a málo mobilní hálkotvorní členovci problém dosáhnout korunového patra, které je vystavené silným poryvům větru, což může vést ke zvýšené mortalitě hálkotvorných členovců v korunovém patře. Naopak Ribeiro et al. (2014) zjistili značnou mortalitou hálek v keřovém patře tropického lesa způsobenou vysokou vlhkostí a patogeny. Rozdíly mezi mými výsledky a závěry práce Ribeiro et al. (2014), mohou být proto způsobeny i odlišnou mortalitou hálek a rizikem napadení plísněmi a patogeny v keřovém patře tropického a temperátního lesa.

5 Závěr

Studium potravních specialistů je důležitým tématem, které nám může pomoci pochopit faktory stojící za obrovskou diverzitou hmyzích herbivorů. Háčky byly ve srovnání s listy okusujícími herbivory donedávna spíše přehlíženy. Ačkoliv háčkovitní členovci představují extrémně specializovanou skupinu herbivorů, a závěry této práce jsou tak aplikovatelné na ostatní guildy herbivorního hmyzu jen do určité míry, ukazuje se, že právě studium háčkovitných členovců může hrát důležitou roli ve vysvětlení diverzifikace herbivorních členovců. Společenstva háčkovitných herbivorů představují vysoce hostitelsky specializované systémy, které by mohly být využity jako modelové společenstva pro budoucí výzkumy. Ve své diplomové práci jsem popsal společenstva hálek dvou rozdílně hostitelsky bohatých lesích mírného pásu. Mé výsledky ukazují, že druhová diverzita hálek v hostitelsky bohatším japonském lese není vyšší, jak by se dalo očekávat. Naopak počet morfodruhů byl vyšší v druhově chudším lese poblíž moravských Mikulčic než v případě japonského lesa bohatého na druhy hostitelských rostlin. To může být způsobeno vysokou specializací hálek, která se s počtem hostitelských rostlin a zeměpisnou polohou pravděpodobně nemění. Diverzita hálek je určena i vlastnostmi hostitelských rostlin – fylogenezí a morfologickými adaptacemi. Kromě toho diverzitu a abundanci hálek ovlivňují i interakce s jinými herbivory a vertikální stratifikace lesa. Jejich podoba se ale patrně mezi různými hostitelskými systémy a oblastmi s různými abiotickými podmínkami liší a jejich podrobná analýza bude vyžadovat další výzkum.

Pro rozšíření znalostí o faktorech určujících diverzitu a strukturu společenstev herbivorů by bylo dobré analyzovat i vliv vyšších trofických úrovní, v případě hálek zejména parazitoidů, kteří se mohou významně podílet na utváření společenstev herbivorního hmyzu.

6 Literatura

- Abrahamson, W. G., Weis, A. E. . 1997. Evolutionary ecology across three trophic levels: goldenrods, gallmakers, and natural Enemies Princeton University Press.
- Agrawal, A. A. 2004. Plant defense and density dependence in the population growth of herbivores. *American Naturalist* 164: 113-120.
- Agrawal, A. A. 2005. Natural selection on common milkweed (*Asclepias syriaca*) by a community of specialized insect herbivores. *Evol. Ecol. Res.* 7: 651-667.
- Andrew, N. R., and L. Hughes. 2004. Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Ecological Entomology* 29: 527-542.
- Andrew, N. R., and L. Hughes. 2005. Arthropod community structure along a latitudinal gradient: Implications for future impacts of climate change. *Austral Ecology* 30: 281-297.
- Andrew, N. R., and L. Hughes. 2005b. Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos* 108: 176-182.
- Askew, R. R. 1962. The distribution of galls of *Neuroterus* (Hym, Cynipidae) on oak. *Journal of Animal Ecology* 31: 439-455.
- Bailey, R. et al. 2009. Host niches and defensive extended phenotypes structure parasitoid wasp communities. *PLoS. Biol.* 7: 12.
- Bairstow, K. A., K. L. Clarke, M. A. McGeoch, and N. R. Andrew. 2010. Leaf miner and plant galler species richness on *Acacia*: relative importance of plant traits and climate. *Oecologia* 163: 437-448.
- Basset, Y. 2001. Invertebrates in the canopy of tropical rain forests - How much do we really know? *Plant Ecol.* 153: 87-107.
- Basset, Y. et al. 2012. Arthropod Diversity in a tropical forest. *Science* 338: 1481-1484.
- Basset, Y., and V. Novotny. 1999. Species richness of insect herbivore communities on *Ficus* in Papua New Guinea. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 477-499.
- Basset, Y., V. Novotny, S. E. Miller, and R. Pyle. 2000. Quantifying biodiversity: Experience with parataxonomists and digital photography in Papua New Guinea and Guyana. *Bioscience* 50: 899-908.
- Bayer, E. 1910. Les Zoocécidies de la Bohême. . *Marcellia, Rivista internazionale di Cecidologia* 9: 63—104, 127—158.
- Becerra, J. X. 1997. Insects on plants: Macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276: 253-256.
- Begon, M. T., C. R.; Harper, J. L. 2005. *Ecology : from individuals to ecosystems* 4ed. Blackwell Publishing Ltd.

- Burckhardt, D., and Y. Basset. 2000. The jumping plant-lice (Hemiptera, Psylloidea) associated with *Schinus* (Anacardiaceae): systematics, biogeography and host plant relationships. *Journal of Natural History* 34: 57-155.
- Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 339-364.
- Coley, P. D., M. L. Bateman, and T. A. Kursar. 2006. The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos* 115: 219-228.
- Cook, J. M., and S. T. Segar. 2010. Speciation in fig wasps. *Ecological Entomology* 35: 54-66.
- Cornell, H. V. 1983. The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera) - why and how. *Am. Midl. Nat.* 110: 225-234.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, P. Hanson, R. Dirzo, and K. Oyama. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *J. Ecol.* 92: 707-716.
- Dauphin, P. A., J-C. 1997. Les galles de France. *Mémoires de la Société Linnéenne de Bordeaux, Bordeaux.*
- Denno, R. F., M. S. McClure, and J. R. Ott. 1995. Interspecific Interactions in Phytophagous Insects: Competition Reexamined and Resurrected. *Annual Review of Entomology* 40: 297-331.
- Dimarco, R. D., C. C. Nice, and J. A. Fordyce. 2012. Family matters: effect of host plant variation in chemical and mechanical defenses on a sequestering specialist herbivore. *Oecologia* 170: 687-693.
- Diniz, J. A. F., T. F. Rangel, T. Santos, and L. M. Bini. 2012. Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regressions. *Evolution* 66: 1079-1090.
- Dixon, A. F. G., P. Kindlmann, J. Leps, and J. Holman. 1987. Why there are so few species of aphids, especially in the tropics. *American Naturalist* 129: 580-592.
- Dyer, L. A. et al. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448: 696-U699.
- Ehrlich, P. R., and P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Espirito-Santo, M. M., and G. W. Fernandes. 2007. How many species of gall-inducing insects are there on earth, and where are they? *Annals of the Entomological Society of America* 100: 95-99.
- Fenton, B., A. N. E. Birch, G. Malloch, P. G. Lanham, and R. M. Brennan. 2000. Gall mite molecular phylogeny and its relationship to the evolution of plant host specificity. *Exp. Appl. Acarol.* 24: 831-861.
- Field, A. P. 2007. Analysis of Variance (ANOVA). *Encyclopedia of Measurement and Statistics*. SAGE Publications, Inc. SAGE Publications, Inc., Thousand Oaks, CA.

- Hartley, S. E. 1998. The chemical composition of plant galls: are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former? *Oecologia* 113: 492-501.
- Hayward, A., and G. N. Stone. 2005. Oak gall wasp communities: Evolution and ecology. *Basic and Applied Ecology* 6: 435-443.
- Hirao, T., M. Murakami, and A. Kashizaki. 2009. Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in a temperate deciduous forest. *Ecological Research* 24: 263-272.
- Hrcek, J., S. E. Miller, D. L. J. Quicke, and M. A. Smith. 2011. Molecular detection of trophic links in a complex insect host-parasitoid food web. *Molecular Ecology Resources* 11: 786-794.
- Chiang, H.-S., and D. M. Norris. 1983. Morphological and physiological parameters of soybean resistance to Agromyzid beanflies.
- Inbar, M. 1998. Competition, territoriality and maternal defense in a gall-forming aphid. *Ethol. Ecol. Evol.* 10: 159-170.
- Janz, N., K. Nyblom, and S. Nylin. 2001. Evolutionary dynamics of host-plant specialization: A case study of the tribe Nymphalini. *Evolution* 55: 783-796.
- Janzen, D. H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* 20: 120-135.
- Juliao, G. R., E. M. Venticinque, G. W. Fernandes, and P. W. Price. 2014. Unexpected high diversity of galling insects in the amazonian upper canopy: the savanna out there. *PLoS One* 9: 20.
- Kampichler, C., and M. Teschner. 2002. The spatial distribution of leaf galls of *Mikiola fagi* (Diptera : Cecidomyiidae) and *Neuroterus quercusbaccarum* (Hymenoptera : Cynipidae) in the canopy of a Central European mixed forest. *European Journal of Entomology* 99: 79-84.
- Kindlmann, P., and A. F. G. Dixon. 1994. Evolution of host range in aphids. *European Journal of Entomology* 91: 91-96.
- Kunkler, N., R. Brandl, and M. Brandle. 2013. Changes in clonal poplar leaf chemistry caused by stem galls alter herbivory and leaf litter decomposition. *PLoS One* 8: 7.
- Labandeira, C. 2007. The origin of herbivory on land: Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. *Insect Science* 14: 259-275.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 28: 23-39.
- Lewinsohn, T. M., and T. Roslin. 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11: 398-416.
- Magallon, S. A., and M. J. Sanderson. 2005. Angiosperm divergence times: The effect of genes, codon positions, and time constraints. *Evolution* 59: 1653-1670.
- Mani, M. S. 1964. *Ecology of plant galls*. Dr. W. Junk, Publishers, The Hague.

- Mayhew, P. J. 2007. Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies. *Biol. Rev.* 82: 425-454.
- Moles, A. T., S. P. Bonser, A. G. B. Poore, I. R. Wallis, and W. J. Foley. 2011. Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. *Functional Ecology* 25: 380-388.
- Mound, L. A. 2004. Australian long-tailed gall thrips (Thysanoptera : Phlaeothripinae, Leeuweniini), with comments on related Old World taxa. *Australian Journal of Entomology* 43: 28-37.
- Nakamura, M., Y. Miyamoto, and T. Ohgushi. 2003. Gall initiation enhances the availability of food resources for herbivorous insects. *Functional Ecology* 17: 851-857.
- Niemela, P., H. Roininen, H. Vanhanen, and T. O. Veteli. 2006. Species richness of eriophyid mites on Finnish trees and shrubs. Springer-Verlag Tokyo, Tokyo.
- Nieves-Aldrey, J. L., and P. T. Butterill. 2014. First evidence of cynipids from the Oceanian Region: the description of *Lithonecrus papuanus* a new genus and species of cynipid inquiline from Papua New Guinea (Hymenoptera: Cynipidae, Synergini). *Zootaxa* 3846: 221-234.
- Novotny, V., and Y. Basset. 2005. Review - Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272: 1083-1090.
- Novotny, V., Y. Basset, S. E. Miller, P. Drozd, and L. Cizek. 2002a. Host specialization of leaf-chewing insects in a New Guinea rainforest. *Journal of Animal Ecology* 71: 400-412.
- Novotny, V. et al. 2002b. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841-844.
- Novotny, V. et al. 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313: 1115-1118.
- Novotny, V. et al. 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 79: 1193-1203.
- Novotny, V. et al. 2007. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* 448: 692-695.
- Nyman, T., B. D. Farrell, A. G. Zinoviev, and V. Vikberg. 2006. Larval habits, host-plant associations, and speciation in nematine sawflies (Hymenoptera : Tenthredinidae). *Evolution* 60: 1622-1637.
- Nyman, T., A. Widmer, and H. Roininen. 2000. Evolution of gall morphology and host-plant relationships in willow-feeding sawflies (Hymenoptera : Tenthredinidae). *Evolution* 54: 526-533.
- Paniagua, M. R., E. Medianero, and O. T. Lewis. 2009. Structure and vertical stratification of plant galler-parasitoid food webs in two tropical forests. *Ecological Entomology* 34: 310-320.
- Patankar, R., S. C. Thomas, and S. M. Smith. 2011. A gall-inducing arthropod drives declines in canopy tree photosynthesis. *Oecologia* 167: 701-709.

- Pokon, R., V. Novotny, and G. A. Samuelson. 2005. Host specialization and species richness of root-feeding chrysomelid larvae (Chrysomelidae, Coleoptera) in a New Guinea rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 21: 595-604.
- Price, P. W. 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17: 241-247.
- Price, P. W. 2005. Adaptive radiation of gall-inducing insects. *Basic and Applied Ecology* 6: 413-421.
- Price, P. W. et al. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography* 25: 581-591.
- Raman, A., Schaefer, C. W., & Withers, T. M. 2005. Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods. Science Publishers, Inc., New Hampshire.
- Rausher, M. D. 2001. Co-evolution and plant resistance to natural enemies. *Nature* 411: 857-864.
- Redfern, M., P. Shirley, and M. Bloxham. 2003. *British Plant Galls*. Field Studies Council.
- Ribeiro, S., Y. Basset, and R. Kitching. 2014. Density of insect galls in the forest understorey and canopy: Neotropical, Gondwanan or global patterns? In: G. W. Fernandes and J. C. Santos (eds.) *Neotropical Insect Galls*. p 129-141. Springer Netherlands.
- Ribeiro, S. P., and Y. Basset. 2007. Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: the importance of leaf sclerophylly. *Ecography* 30: 663-672.
- Ronquist, F., and J. Liljeblad. 2001. Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution* 55: 2503-2522.
- RStudio, I. 2014. RStudio: Integrated development environment for R. RStudio, Inc., Boston, MA.
- Shorthouse, J. D., D. Wool, and A. Raman. 2005. Gall-inducing insects - Nature's most sophisticated herbivores. *Basic and Applied Ecology* 6: 407-411.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. van Loon, and M. Dicke. 2005. *Insect-plant biology*. Second ed. Oxford University Press.
- Skuhrava, M. 1989. Taxonomic changes and records in palearctic Cecidomyiidae (Diptera). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 86: 202-233.
- Skuhravy, V., M. Skuhrava, and J. W. Brewer. 1983. Ecology of the saddle gall midge *Haplodiplosis marginata* (Vonrosler) (Diptera, Cecidomyiidae). *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie-Journal of Applied Entomology* 96: 476-490.
- Southwood, S. R. J., B. 1986. Plant surfaces and insects - an overview *Insects and the plant surface*. p 1-22. Edward Arnold, London.
- Stone, G. N., and K. Schönrogge. 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 512-522.
- Stone, G. N., K. Schonrogge, R. J. Atkinson, D. Bellido, and J. Pujade-Villar. 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera : Cynipidae). *Annual Review of Entomology* 47: 633-668.

- Stork, N. E., S. J. Wright, and S. S. Mulkey. 1997. Craning for a better view: The canopy crane network. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 418-420.
- Strong, D. R. L., J. H.; Southwood, Sir R. 1984. *Insects on plants. Community patterns and mechanisms.* Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Turner, I. M. 1994. Sclerophylly - primarily protective. *Functional Ecology* 8: 669-675.
- Vane-Wright, D. 2004. Entomology - Butterflies at that awkward age. *Nature* 428: 477-+.
- Viswanathan, D. V., A. J. T. Narwani, and J. S. Thaler. 2005. Specificity in induced plant responses shapes patterns of herbivore occurrence on *Solanum dulcamara*. *Ecology* 86: 886-896.
- Volf, M., J. Hrcek, R. Julkunen-Tiitto, and V. Novotny. 2015. To each its own: differential response of specialist and generalist herbivores to plant defence in willows. *Journal of Animal Ecology*.
- Wheat, C. W. et al. 2007. The genetic basis of a plant-insect coevolutionary key innovation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 20427-20431.
- Wikstrom, N., V. Savolainen, and M. W. Chase. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 268: 2211-2220.
- Wilson, J. S. et al. 2012. Host conservatism, host shifts and diversification across three trophic levels in two Neotropical forests. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 532-546.
- Yukawa, J. 2000. Synchronization of gallers with host plant phenology. *Population Ecology* 42: 105-113.
- Yukawa, J., N. Uechi, M. Tokuda, and S. Sato. 2005. Radiation of gall midges (Diptera : Cecidomyiidae) in Japan. *Basic and Applied Ecology* 6: 453-461.
- Yukawa, J. M., H. 1996. *Insect and mite galls of Japan in colors.* Zenkoku Nôson Kyôiku Kyôkai, Tokyo.

7 Přílohy

Příloha 1: Seznam druhy stromů, abundance hálek, abundance hálek pro jednotlivé morfo skupiny (TOGC, TOGM, TOGO), počet morfodruhů – korunové patro japonského lesa.

Druh stromu	Abundance hálek	TOGC	TOGM	TOGO	Morfodruhy
<i>Acer japonicum</i>	192 022	0	192 020	2	4
<i>Acer mono</i>	222 726	26 356	196 360	10	4
<i>Acer palmatum</i>	8 454	1 677	4 059	2 718	4
<i>Aria alnifolia</i>	16	10	6	0	3
<i>Carpinus cordata</i>	287 559	0	287 559	0	2
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	100 051	0	100 051	0	2
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	4 175	0	4 175	0	2
<i>Magnolia kobus</i>	4	0	3	1	1
<i>Magnolia obovata</i>	18	2	0	16	2
<i>Morus bombycis</i>	0	0	0	0	4
<i>Ostrya japonica</i>	121 343	0	121 340	3	2
<i>Prunus sargentii</i>	16	0	0	16	3
<i>Prunus ssiori</i>	5 145	0	2 612	2 533	2
<i>Quercus crispula</i>	86	39	0	47	11
<i>Styrax obassis</i>	0	0	0	0	3
<i>Swida controversa</i>	3	3	0	0	5
<i>Syringa reticulata</i>	0	0	0	0	1
<i>Tilia japonica</i>	1 017	28	989	0	7
<i>Tilia maximowicziana</i>	35 156	1 103	34 053	0	5
Součet	977 792	3 612	275 427	649	67

Příloha 2: Přehledem jednotlivých stromů z korunového patra v Japonsku

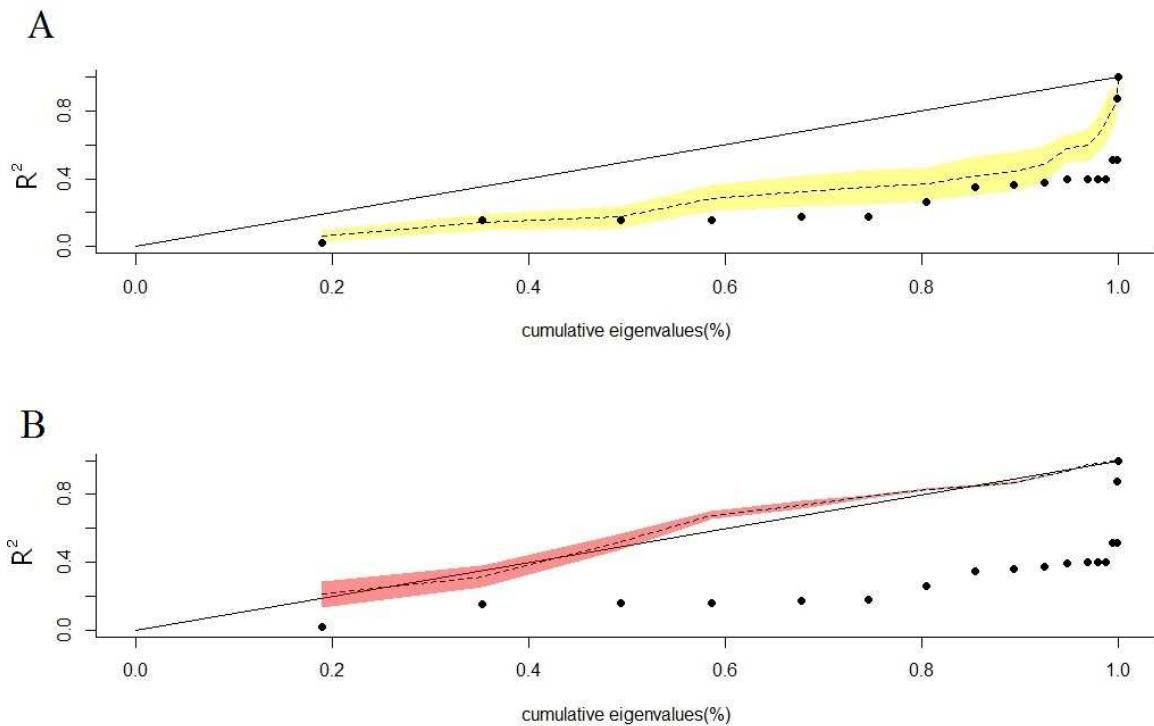
Číslo stromu (druh)	Abundance hálek	SLA	Počet trichomů	HD
10529 (<i>Ostrya japonica</i>)	34 667	20,096	14,984	0,376
10541 (<i>Carpinus cordata</i>)	66 894	32,884	6,959	0,448
10545 (<i>Acer palmatum</i>)	1 401	50,804	0,616	0,662
10546 (<i>Ostrya japonica</i>)	1 072	17,391	5,334	0,378
10547 (<i>Ostrya japonica</i>)	7	37,245	17,93	0,497
10548 (<i>Magnolia kobus</i>)	1	26,702	1,258	0,218
10549 (<i>Magnolia kobus</i>)	1	30,935	1,354	0,141
10550 (<i>Ostrya japonica</i>)	39 156	64,023	34,268	2,612
10552 (<i>Acer mono</i>)	3	45,581	6,242	4,468
10553 (<i>Acer palmatum</i>)	3 068	54,609	0,382	0,198
10555 (<i>Ostrya japonica</i>)	43 971	15,7	10,207	0,346
10556 (<i>Ostrya japonica</i>)	1	19,378	17,309	0,831
10558 (<i>Acer mono</i>)	10	35,362	4,347	3,622
10561 (<i>Acer mono</i>)	234	66,592	9,299	17,773
10564 (<i>Tilia maximowicziana</i>)	800	28,985	15,207	0,604
10579 (<i>Ostrya japonica</i>)	1 489	13,681	17,373	0,983
10616 (<i>Acer palmatum</i>)	1 168	92,069	0,637	0,604
10620 (<i>Acer mono</i>)	182	28,578	5,35	2,143
10621 (<i>Carpinus cordata</i>)	315	41,738	16,062	1,878
10623 (<i>Magnolia obovata</i>)	1	13,844	9,204	4,683
10624 (<i>Carpinus cordata</i>)	103 993	32,86	17,197	3,348
10625 (<i>Magnolia kobus</i>)	1	14,661	1,513	0,459
10626 (<i>Cercidiphyllum japonicum</i>)	70 588	14,232	0,111	0,175
10627 (<i>Cercidiphyllum japonicum</i>)	600	15,81	0,053	0,145
10628 (<i>Carpinus cordata</i>)	555	30,144	6,242	1,248
10630 (<i>Acer palmatum</i>)	23	22,836	1,099	0,111
10632 (<i>Swida controversa</i>)	3	29,256	7,93	2,247
10636 (<i>Ostrya japonica</i>)	980	14,886	11,535	1,374
10639 (<i>Carpinus cordata</i>)	9 040	42,456	22,261	5,603
10640 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	2 611	23,848	0,366	0,471
10641 (<i>Acer palmatum</i>)	532	32	0,605	1,01
10642 (<i>Acer mono</i>)	10	17,232	2,197	2,604
10646 (<i>Acer mono</i>)	34 370	78,066	0,398	1,922
10647 (<i>Acer palmatum</i>)	68	19,249	0,064	0,462
10649 (<i>Acer palmatum</i>)	2 093	47,512	0,287	0,766
10650 (<i>Carpinus cordata</i>)	70 345	18,44	19,761	0,478
10662 (<i>Acer mono</i>)	237	39,663	13,312	8,78
10664 (<i>Carpinus cordata</i>)	10	18,84	11,783	1,169
10719 (<i>Acer mono</i>)	32	40,957	2,962	4,473
10722 (<i>Prunus ssiori</i>)	1 088	40,694	0,172	0,393
10723 (<i>Carpinus cordata</i>)	17 841	60,021	4,586	7,617
13086 (<i>Acer mono</i>)	33	38,125	2,866	2,367
13087 (<i>Prunus sargentii</i>)	14	31,313	0,032	8,663

13088 (<i>Carpinus cordata</i>)	1 306	26,288	9,124	0,745
13089 (<i>Acer mono</i>)	118	26,136	0,223	4,004
13090 (<i>Tilia maximowicziana</i>)	9 477	36,906	140,573	6,809
13104 (<i>Acer japonicum</i>)	21	56,071	1,051	0,433
13111 (<i>Cercidiphyllum japonicum</i>)	22 154	19,192	0,032	0,454
13113 (<i>Acer mono</i>)	31 620	59,495	0,048	2,097
42 (<i>Acer mono</i>)	9 735	74,861	0,08	2,288
4455 (<i>Cercidiphyllum japonicum</i>)	1 708	26,914	0,053	0,6
5064 (<i>Acer palmatum</i>)	102	19,2	0,308	0,489
58 (<i>Aria alnifolia</i>)	3	33,643	1,274	0,606
59 (<i>Prunus sargentii</i>)	2	30,76	0,064	1,423
64 (<i>Carpinus cordata</i>)	10 163	39,182	15,987	0,372
70 (<i>Cercidiphyllum japonicum</i>)	5 001	21,676	0,032	0,16
9 (<i>Tilia maximowicziana</i>)	572	70,406	5,605	6,321
93 (<i>Acer mono</i>)	101 831	50,464	2,484	7,762
H544 (<i>Quercus crispula</i>)	35	29,742	50,78	2,564
H545 (<i>Quercus crispula</i>)	7	11,32	5,303	5,028
H549 (<i>Acer mono</i>)	88	43,498	3,408	1,621
H551 (<i>Acer mono</i>)	152	48,377	5,064	3,994
H552 (<i>Prunus ssiori</i>)	737	42,144	0,096	0,518
H556 (<i>Aria alnifolia</i>)	13	4,477	7,038	0,433
H561 (<i>Quercus crispula</i>)	44	54,447	25,892	5,694
H562 (<i>Magnolia obovata</i>)	17	50,372	5,382	0,833
H563 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	1 455	27,043	0,191	0,746
H580 (<i>Carpinus cordata</i>)	4 314	37,68	17,261	1,151
H582 (<i>Prunus ssiori</i>)	2 545	37,292	0,032	0,279
H584 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	109	40,735	0,255	7,033
H586 (<i>Acer mono</i>)	20 579	116,536	6,115	5,05
H587 (<i>Carpinus cordata</i>)	10	26,019	10,987	0,203
H588 (<i>Carpinus cordata</i>)	4	28,67	12,15	0,781
H589 (<i>Carpinus cordata</i>)	44	26,914	7,755	0,278
H592 (<i>Carpinus cordata</i>)	31	23,698	7,962	0,393
H595 (<i>Acer mono</i>)	6	43,063	1,656	4,212
H596 (<i>Prunus ssiori</i>)	775	16,409	0,032	0,295
H598 (<i>Carpinus cordata</i>)	20	37,997	4,968	0,317
H606 (<i>Carpinus cordata</i>)	44	22,869	7,548	1,687
H607 (<i>Tilia maximowicziana</i>)	24 307	33,395	406,576	4,619
H639 (<i>Carpinus cordata</i>)	200	25,331	5,908	0,856
H646 (<i>Tilia japonica</i>)	963	72,417	1,338	0,888
H647 (<i>Acer mono</i>)	14 746	58,875	2,293	5,088
H649 (<i>Acer mono</i>)	7 704	62,025	6,242	3,183
H660 (<i>Carpinus cordata</i>)	9	80,333	3,885	2,217
H661 (<i>Acer mono</i>)	156	61,883	3,201	3,582
H662 (<i>Tilia japonica</i>)	54	42,179	0,223	0,73
H664 (<i>Acer mono</i>)	32	41,635	2,548	2,901
H665 (<i>Acer japonicum</i>)	192 001	45,581	2,197	0,661

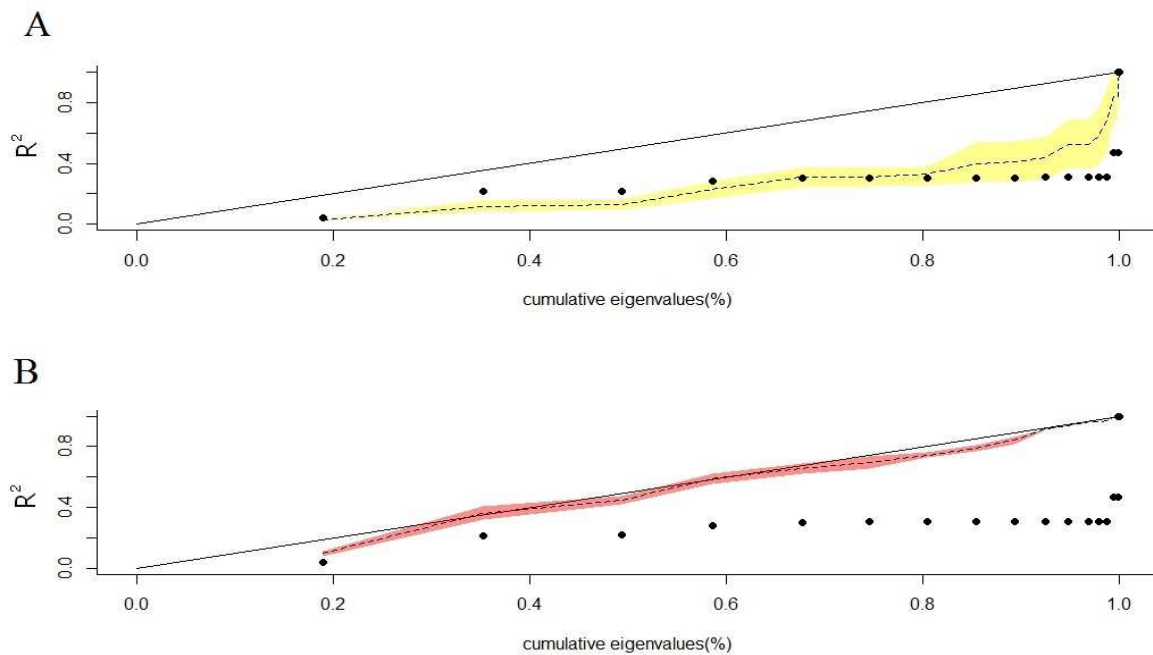
Příloha 3: Přehled stromů z korunového patra v Japonsku, které nebyly napadeny hálkami a jejich vlastnosti.

Číslo stromu (druh)	SLA	Počet trichomů	HD
10542 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	2,351	15,651	0
10543 (<i>Carpinus cordata</i>)	1,263	34,675	6,083
10554 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	9,912	17,69	0
10557 (<i>Prunus sargentii</i>)	0,754	24,051	0,096
10562 (<i>Styrax obassis</i>)	0,35	17,744	99,299
10565 (<i>Magnolia obovata</i>)	0,279	43,923	4,108
10633 (<i>Ostrya japonica</i>)	0,555	18,751	9,538
10634 (<i>Carpinus cordata</i>)	5,223	19,602	12,484
10635 (<i>Magnolia kobus</i>)	2,161	16,901	1,863
10651 (<i>Morus bombycis</i>)	0,639	24,655	1,959
10665 (<i>Magnolia obovata</i>)	4,679	19,403	7,086
13082 (<i>Magnolia kobus</i>)	1,312	31,028	0,43
13109 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	0,803	12,56	0,191
13110 (<i>Carpinus cordata</i>)	6,349	18,935	10
13112 (<i>Quercus crispula</i>)	0,536	22,038	9,841
15 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	1,078	18,137	0
39 (<i>Prunus sargentii</i>)	1,619	20,404	0
40 (<i>Morus bombycis</i>)	0,248	31,131	2,484
69 (<i>Carpinus cordata</i>)	1,574	35,325	3,344
H550 (<i>Acer mono</i>)	1,481	16,195	1,736
H553 (<i>Prunus ssiori</i>)	0,494	24,415	0,143
H554 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	4,404	22,965	0,175
H555 (<i>Morus bombycis</i>)	0,109	28,91	12,277
H557 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	1,443	27,911	0,127
H558 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	3,159	31,012	0,175
H559 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	5,259	23,477	0,223
H560 (<i>Aria alnifolia</i>)	0,084	24,051	7,818
H565 (<i>Morus bombycis</i>)	0,151	26,957	4,697
H566 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	2,307	20,177	0,064
H583 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	3,327	30,822	0,048
H591 (<i>Acer mono</i>)	2,59	24,627	3,296
H597 (<i>Prunus ssiori</i>)	0,557	14,492	0,048
H600 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	2,599	13,083	0,016
H608 (<i>Syringa reticulata</i>)	0,843	25,517	1,226
H609 (<i>Syringa reticulata</i>)	0,932	23,55	2,389
H650 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	7,804	16,581	0,048
H651 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	2,486	2,525	0,048
H652 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	3,016	23,069	0,032
H658 (<i>Carpinus cordata</i>)	1,114	32,068	4,522
H659 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	2,747	30,084	0,175
H663 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	0,54	21,562	0,127
H666 (<i>Fraxinus lanuginosa</i>)	3,487	24,995	0,032

Příloha 4: Vliv úrovně fylogenetického štěpení hostitelských rostlin na společenstvo hálek. Obrázek A znázorňuje nulovou očekávanou křivku testované soustavy. Obrázek B představuje neutrální očekávanou křivku testované soustavy.



Příloha 4a: Vliv úrovně fylogenetického štěpení hostitelských rostlin na počet morfodruhů /m² analyzovaný pomocí PSR.



Příloha 4b: Vliv úrovně fylogenetického štěpení hostitelských rostlin na abundanci hálek /m² analyzovaný pomocí PSR.