

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Diverzita a abundance hálkotvorných členovců
žijících v podrostu a korunách blahovičníku
*Eucalyptus tereticornis***

Bakalářská práce

Veronika Slovíková

Školitel: Mgr. Martin Libra, Ph.D.

Školitel – specialista: Mgr. Kateřina Sam, Ph.D.

České Budějovice 2022

Slovíková, V., 2022: Diverzita hálkotvorných členovců žijících v podrostu a korunách blahovičníku *Eucalyptus tereticornis*. [Diversity of gall-making arthropods in the canopy and understory of *Eucalyptus tereticornis*. Bc. Thesis, in Czech.] – 45 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The diversity of gall-inducing arthropods in different forest strata is still not thoroughly explored. In this thesis, I provide a compilation of current knowledge on the biology, diversity and habitats of gall-inducing arthropods. The role of gall morphotypes in research of gall-inducer diversity is likewise discussed.

Additionally, I compare the differences in gall communities between the canopy and understory strata of Eucalyptus tereticornis in Australia. I use gall morphotypes to test how the strata affect the abundance, species richness and diversity of gall-inducer communities. Galls found on leaves taken from the canopy and understory of Eucalyptus were identified into morphotypes based on their properties. I used those morphotypes in my analyses, and created a manual containing descriptions and images of each used morphotype so that it may be used in following research.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích 5.12.2022

.....

Veronika Slovíková

Poděkování:

Nejprve bych ráda poděkovala svým školitelům Martinovi Librovi a Kateřině Sam za jejich trpělivost, podporu a cenné rady. Ráda bych také poděkovala Inge Freiberge za pomoc s tvorbou fotodokumentace. V neposlední řadě bych také ráda poděkovala své rodině za podporu.

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Vztah mezi rostlinami a býložravými členovci.....	1
1.2 Háлка a hálkotvorní členovci	2
1.3 Hálkotvorní roztoči a jejich diverzita	4
1.4 Hálkotvorný hmyz a jeho diverzita.....	6
1.5 Blahovičníky a diverzita jejich hálkotvorných členovců	14
1.6 Hostitelské rostliny a vliv mikrohabitatu	17
1.7 Háłky – využití morfodruhů	18
1.8 Cíle práce.....	20
2. Metodika.....	21
2.1 Oblast sběru	21
2.2 Morfodruhování hálek	23
2.3 Analýza dat.....	24
3. Výsledky	25
4. Diskuze.....	28
5. Závěr	33
6. Seznam literatury	34
7. Přílohy.....	40

1. Úvod

1.1 Vztah mezi rostlinami a býložravými členovci

Rostliny a býložraví členovci spolu žijí v úzkém vztahu přes 400 milionů let (Labandeira, 2013). Přestože první rostliny pravděpodobně nedisponovaly žádnými způsoby obrany proti konzumaci býložravým hmyzem (Jolivet, 1998), na selekční tlak ze strany členovců postupně reagovaly vývojem různých obranných mechanismů. Býložravci na tyto změny odpověděli snahou o překonání rostlinných obran, a začalo postupné vyvíjení různých obranných a útočných strategií.

Obranné strategie rostlin můžeme rozdělit na dva typy – mechanické a chemické. Mezi mechanické typy obrany patří například tvorba trichomů, které mohou napadajícího býložravce zranit, znepríjemnit mu konzumaci rostlinné biomasy, či znemožnit naklazení vajíček (Freeman, 2008). Dalším způsobem přímé obrany je zvýšená tuhost listů, nebo také sklerofilie, která znesnadňuje jejich požitelnost většině býložravých členovců. Jednou z nejranějších chemických obran je tvorba sekundárních metabolitů (Bennett a Wallsgrove, 1994), které jsou pro členovce jedovaté. Rostliny se také mohou bránit nepřímými způsoby. Některé rostliny reagují na poškození tkáně vypuštěním chemických látek, které označujeme jako “býložravým okusem indukované volatilní látky” (hebrivore-induced plant volatiles – HIPV), které na přítomnost býložravého hmyzu upozorní jeho predátory a parazitoidy (Mrázová *et al.*, 2019).

Tyto změny v obranném systému rostlin měly silný vliv na specializaci býložravých členovců. Podnítily vznik rozdílných strategií, kterými býložravý hmyz reagoval na vzniklý selekční tlak. Mezi takové strategie řadíme také úroveň hostitelské specializace (Schonhoeven *et al.*, 2005). Část býložravých členovců se adaptovala na širokou škálu obranných strategií rostlin. Stala se polyfágními, a je tak schopná se živit širším spektrem rostlinných druhů. Zbývá část býložravých členovců je monofágní, tudíž úzce specializovaná na jeden rostlinný druh, či na skupinu blízké příbuzných rostlin. Přestože se tato strategie může na první pohled jevit jako nevýhodná, umožnila monofágním členovcům efektivněji přelstít obranné mechanismy často i velice jedovatých či silně chráněných rostlin.

V případě býložravého hmyzu s velmi úzkou hostitelskou specializací se můžeme často setkat se zaměřením na specifickou část rostliny, či pouze na specifická pletiva. Jako příklad můžeme zmínit minující hmyz, který hloubí chodbičky pod pokožkou listu. Živí se zde pouze parenchymem, a vyhýbá se tak tuhé pokožce (Schonhooven *et al.*, 2005). Jednu z nejvíce specializovaných a pokročilých strategií býložravých členovců můžeme najít u hálkotvorných členovců.

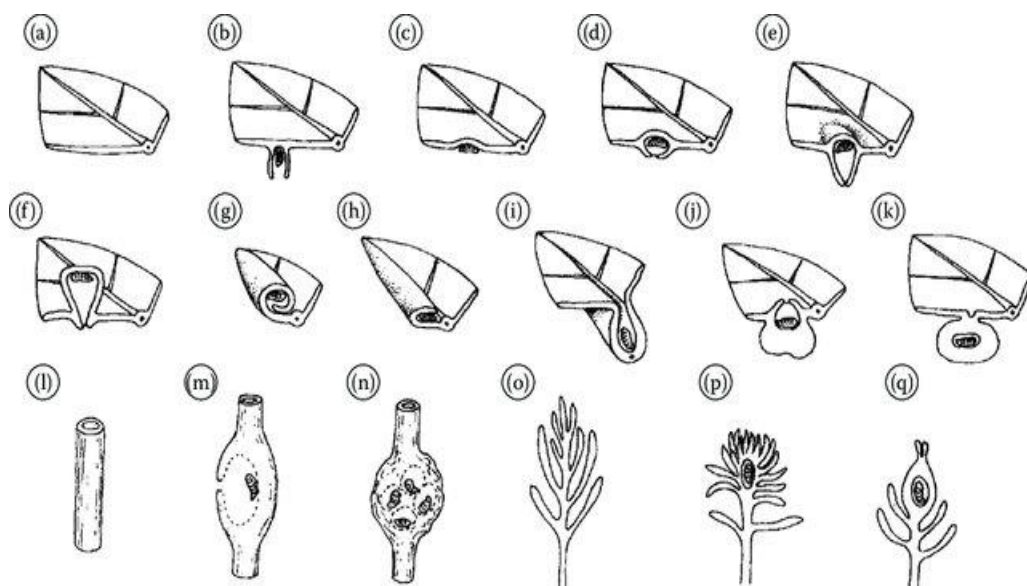
1.2 Háлка a hálkotvorní členovci

Hálkou nazýváme útvar (dále také novotvar), který na rostlině vzniká indukcí cizího organismu. V našem případě uvažujeme pouze hálky vzniklé aktivitou členovců, přestože hálky mohou na rostlině vzniknout i přičiněním houby, bakteriální infekce či hlístic (Blanche, 2012; Ferreira *et al.*, 2019). Háлка slouží jako příbytek, zdroj potravy pro larvy, ochrana před predátory a parazitoidy a také před nepříznivým počasím (Blanche, 2012; Jolivet, 1998; Raman *et al.*, 2005).

Tvorba samotné hálky může začít již po nakladení vajíček na povrch rostliny či pod její pokožku, nebo až poté, co se larva vylíhne a začne se živit hostitelskou rostlinou. V napadené rostlinné tkáni dochází k nadměrnému růstu buněk neboli hypertrofii, či jejich nadměrnému dělení, hyperplazii (Schonhooven *et al.*, 2005; Raman *et al.*, 2005; Blanche, 2012). V závislosti na složitosti hálky a druhu jedince který hálku tvoří pak dochází k vytvoření vnitřních struktur, které slouží k ochraně a výživě vyvíjející se larvy. Vnitřní část hálky je tvořena pletivem s vysokým obsahem dusíku, tuků a minerálů. (Raman *et al.*, 2005; Ferreira *et al.*, 2019) Tato pletiva zároveň neobsahují jedovaté sekundární metabolity a nechutné látky (Jolivet, 1998). Venkovní část hálky může být strukturálně podobná zdravým rostlinným pletivům, či procházet změnami, které slouží k ochraně členovce uvnitř hálky. Obranné struktury tak mohou způsobit obtížnější vniknutí do hálky (trichomy, shromažďování toxických sekundárních metabolitů) či přilákat mravence pro ochranu hálky za pomoci nektárií. Hálky také mohou adaptací bránit vysušení – jednou z nich je impregnace korkovitým suberinem. (Stone a Schönrogge, 2003; Ferreira *et al.*, 2019). V naprosté většině případů využívají členovci k tvorbě novotvarů dělivá

meristematická pletiva, která se však na napadených rostlinách objevují pouze v určitém období (Oliveira *et al.*, 2016). Životní cyklus hostitelské rostliny tak má přímý vliv na životní cyklus hálkotvorného členovce, a kladení musí být sehrané se senzitivním obdobím růstu rostliny. Počet generací, kterých je členovec schopen závisí na počtu těchto senzitivních období v průběhu roku. Stromy, které kvetou jednou za rok neumožňují svým hálkotvorným členovcům více než jednu generaci (Blanche, 2012). Přestože háčky tvořené mimo meristematická pletiva či na konci jejich období existují, například u ploštic síťatek (Hemiptera: Tingidae), bývají drobné a jednoduché. Napaden může být jakýkoliv rostlinný orgán, většinou se však jedná o listy. Háčky také často vznikají na pupenech či stoncích, ve vzácnějších případech na kořenech či plodech (Blanche, 2012).

Háčky jsou vysoce rozmanité nejen ve své velikosti a umístění, jak už bylo zmíněno výše, ale i komplexitě. Jednoduché háčky mohou být pouze srolované listy či jamky (Obrázek 1). Složitější háčky, například háčky tvořeny žlabatkami (Hymenoptera: Cynipidae), obsahují složitější struktury. Přestože je háčka tvořena buňkami hostitelské rostliny, o jejím tvaru rozhoduje napadající členovec. Během indukce dochází ze strany členovce k manipulaci obranné reakce rostliny za pomoci chemických látek a fytohormonů. Z napadených rostlinných pletiv následně vznikají útvary, které jsou svými barvami a tvary odlišné od stavby orgánu, na kterém byla háčka založena (Blanche, 2012; Jolivet, 1998). Typickými případy jsou například duběnky, kulaté háčky s jasně červeným a žlutým povrchem, tvořené žlabatkou dubovou (Cynipidae: *Cynips quercusfolii*), či háčky, které na růžových keřích vytváří *Diplolepis rosae*, jiný druh z čeledi Cynipidae. Tyto háčky jsou mezi zeleným listím nápadné svou růžovou barvou, a mnohými trichomy, které jinde na napadeném listě nenajdeme (Jolivet, 1998). Podmínkou pro tvorbu takto složitých struktur je patrně vysoká specializace členovce vůči jeho hostiteli (Carneiro *et al.*, 2009; Joy a Crespi, 2007).



Obrázek 1: Morfologické typy hálek na základě pozice larvy býložravého členovce a jeho vývoji (podle Larew, 1981).

Přes ochranu, kterou hálky svým obyvatelům poskytují, jsou hálkotvorní členovci často terčem specializovaných parazitoidů, nebo kleptoparazitů a inkvilinů. Tito členovci se často líhnou z hálek, přestože je sami nevytvářejí. Parazitoidi infikují larvu hálkotvorného členovce, na kterém se po vylíhnutí živí. Kleptoparazité vypudí původního obyvatele hálky, a opuštěnou hálku poté využívají jako zdroj potravy a ochranu. Inkvilíni původního obyvatele nezabijí, avšak ve svém soužití a sdílení hálky jej často připravují o živiny (Blanche, 2012; Chinery, 2011). Po odstranění původního obyvatele výživná pletiva atrofují a rostlina postupně přestává hálku zásobit (Jolivet, 1998; Raman, 2005). Její tvar se mění a hálka se stává pokroucenou a poškozenou (Blanche, 2012; Chinery, 2011), napadené hálky je tak možné rozeznat.

1.3 Hálkotvorní roztoči a jejich diverzita

Schopnost vytvářet hálky není mezi roztoči příliš rozšířená, nalezneme ji pouze u dvou čeledí, Tenuipalpidae a především Eriophyidae. Eriophyidae – vlnovníci jsou typičtí svou drobnou velikostí. Nejmenší z nich jsou menší než desetina milimetru (Oldfield, 2005; Desnitskiy a Chetverikov, 2022). Jejich těla jsou v zadní části protažená, připomínající kužel. Jako jediná roztoči mají také pouze dva páry nohou (Oldfield, 2005; Niemelä, 2006; Desnitskiy a Chetverikov,

2022), což přispívá k jejich omezené pohyblivosti. Díky své malé velikosti a pomalé rychlosti se tak vlnovníci šíří pouze větrem, vodou, či lidskou činností (Niemelä, 2006).

Hálky vlnovníků mohou mít různé tvary, zaznamenány byly například korálkovité či podlouhlé, vztyčené “prstovité” hálky (Westphal a Manson, 1996; Oldfield, 2005). Pro vlnovníky typické jsou však plstnaté hálky zvané erinea. Tyto útvary jsou tvořeny mnohými “skelnými” trichomy (Blanche, 2012). Spekulovalo se, že tyto trichomy pro roztoče vytvářejí vhodné prostředí (Karioti, 2011). Pro řadu přirozených nepřátel větších, než jsou vlnovníci sami je obtížné se v těsném porostu trichomů pohybovat, a napadnout tak roztoče uvnitř hálky. Pro menší může být problémem prorazit stěnu hálky. Vlnovníci jsou tak erinei do jisté míry dobře chráněni. Když však vlnovníci hálku opustí při migraci, stávají se velice zranitelnými pro řadu hmyzích či roztočích predátorů (Oldfield *et al.*, 2005). Erinea mohou mít v závislosti na druhu roztoče různé zbarvení, přes rezavé a růžové po stříbrnou. Samotní roztoči pak bývají světlí, bílí, žlutí, či růžoví (Niemelä, 2006). Na rozdíl od vlnovníků Eriophyidae nevytvářejí tropičtí roztoči Tenuipalpidae žádná erinea, a jejich hálky jsou velice jednoduché. Dva druhy Tenuipalpidae mají na rozdíl od vlnovníků tři páry nohou (Oldfield, 2005).

Obě skupiny roztočů působí rozsáhlé škody na široké škále hospodářských rostlin, a jsou tak významnými škůdci. Napadení listů hálkotvornými roztoči může způsobit brzký opad napadených listů a defoliaci rostlin. Eriophyidae napadají například vinnou révu, či citrusy. Největší škody však dlouhodobě způsobuje invazní druh *Aceria guerreronis*, přítomen na kokosových plantážích po celém světě. (Peña *et al.*, 2006; Navia *et al.*, 2012). Také tropičtí Tenuipalpidae představují problém pro pěstitele palem či pomerančovníků. Druh *Raoiella indica*, který byl až do svého objevení v roce 2003 považován za onemocnění palem, je dalším invazním škůdcem kokosových palem (Oldfield, 2005; Peña *et al.*, 2006). Obě čeledi mohou napadnout jakoukoliv část rostliny krom kořenů, avšak preferují listy (Westphal a Manson, 1996; Desnitskiy a Chetverikov, 2022).

1.4 Hálkotvorný hmyz a jeho diverzita

V porovnání s hálkotvornými roztoči se tvorba hálek mezi býložravým hmyzem vyvinula podstatně častěji – více než padesátkrát mezi sedmi různými řády hmyzu (Schonhooven *et al.*, 2005). Tvorbu hálek nalezneme nejčastěji mezi dvoukřídlými (Diptera) a blanokřídlými (Hymenoptera). Háčky dále indukují mšicosaví (Hemiptera: Sternorrhyncha), skupina v rámci polokřídlých zastoupené mšicemi (Aphidoidea), molicemi (Aleyrodidae), merami (Psylloidea) a červci (Coccoidea). Převážně tropickými tvůrci hálek jsou trásnokřídlí (Thysanoptera). Hálkotvorné strategie také najdeme v menším množství mezi motýly (Lepidoptera) a některými čeledmi brouků (Coleoptera) (Schonhooven *et al.*, 2005; Raman *et al.*, 2005).

Strategie tvorby hálek je tak rozšířena mezi rozmanitými, nepříbuznými skupinami. Díky svým vysoce specifickým vztahům s hostiteli jednotlivý hálkotvorný hmyz kopíruje rozšíření svých hostitelských rostlin, ale mezi napadanými rostlinami se rovněž nevyskytuje žádné pojitko. Tato schopnost se tedy pravděpodobně vyvinula několikrát, a nezávisle (Ferreira *et al.*, 2019).

V rozšíření hálkotvorného hmyzu se nevyskytuje žádný jednoznačný trend (Raman *et al.*, 2005). Zatímco dvoukřídlé bejlomorky (Diptera: Cecidomyiidae) či červci (Hemiptera: Coccoidea) se vyskytují na všech kontinentech kromě Antarktidy (Gullan, 2005, Raman *et al.*, 2005), někteří představitelé preferují teplejší a sušší oblasti, jako primárně tropické trásněnky, a mery (Hemiptera: Psylloidea). Jiní v těchto oblastech úplně chybí. V holarktických oblastech silně rozšířené žlabatky (Hymenoptera: Cynipidae) se téměř nevyskytují v Austrálii. (Raman *et al.*, 2005; Blanche, 2012). Mírnější podnebí preferují také mšice, z nichž je většina holarktická, případně se vyskytuje v mediterráním prostředí (Wool, 2005; Dixon *et al.*, 1987).

Byly provedeny studie, které se soustředily na vztah hálkotvorných členovců a jejich hostitelských rostlin – podle studií provedených v mexických suchých lesích a brazilské savaně cerrado preferují hálkotvorní členovci oblasti s vysokou druhovou bohatostí rostlin (Gonçalves-Alvim a Fernandes, 2001; Cuevas-Reyes *et al.*, 2004). Podle jiné studie se bohatost hálkotvorných členovců zvyšuje směrem k teplejším a sušším oblastem s deštivým a suchým obdobím a

skleromorfní vegetací (Price *et al.*, 1998). Toto zjištění vedlo vědce k teorii, že indukce hálek se vyvinula v reakci na drsné podmínky daného prostředí (HHE – Harsh environment hypothesis). Zásadním problémem mnoha snah o nalezení pojítka mezi rozšířením hálkotvorného hmyzu je však relativní neprostudovanost těchto organismů, obzvlášť pak v tropických oblastech (Espírito-Santo *et al.*, 2007; Ribeiro a Basset, 2007).

Díky skutečnosti, že indukce hálek se vyvinula v mnoha různých skupinách, jsou tyto skupiny velice rozmanité. Níže jsou proto podrobněji představeny všechny řády, ve kterých se indukce hálek vyskytuje.

Dvoukřídli (Diptera)

Nejrozšířenější a nejrozmanitější hálkotvorné členovce nalezneme mezi bejlomorkami (Diptera: Cecidomyiidae). Bejlomorky jsou drobný a křehký hmyz, s korálkovitými a štíhlými tykadly, která jsou stejně jako jejich křídla ochlupená. Většina bejlomorek je specializována pouze na určitý druh rostlin či na blízké příbuzné druhy (Yukawa a Rohfritsch, 2005). Existují však také generalistické bejlomorky, které napadají větší škálu hostitelských rostlin. Bejlomorky často napadají hospodářské plodiny a jsou tak významnými škůdci. Bejlomorka *Mayetiola destructor* způsobuje škody na obilí (Stuart *et al.*, 2008). Asijská *Orseolia oryzae* a africká *Orseolia oryzivora* napadají rýži, na které způsobují zakrslý růst a nedovyvinuté klásky (Behura *et al.*, 1999). Bejlomorky se dělí do šesti podčeledí. V pěti se bejlomorky živí na detritu a houbách, zatímco v největší podčeledi Cecidomyiinae se většina bejlomorek živí na rostlinách, přičemž mohou být volně žijící či tvořit háčky. Najdeme zde také bejlomorky, které jsou predátory či parazitoidy. (Espírito-Santo *et al.*, 2007; Skuhravá *et al.*, 2014; Yukawa a Rohfritsch, 2005; Kolesik a Gagné, 2020).

Háčky tvořené tímto hmyzem jsou častěji složitější, s venkovními a vnitřními strukturami. Zvláštností některých podčeledí Asphondyliini a Lasiopterini (Diptera: Cecidomyiidae) jsou háčky, které neobsahují rostlinná pletiva, která obvykle v háčkách plná vyživující funkci. Na jejich místě obsahují symbiotickou houbu, kterou do rostliny zaneše samice na kladélku. Vlákna této houby

prorůstají hálkou a slouží larvě jako zdroj potravy. Takové hálky se nazývají ambrosiové (Yukawa a Rohfritsch, 2005; Chao *et al.*, 2013).

Bejломorky však nejsou jediní dvoukřídlí schopni tvořit hálky. Zhruba pět procent z čtyř tisíc druhů vrtulí (Diptera: Tephritidae), dvoukřídých s barevnými kresbami na křídlech, je hálkotvorná (Korneyev *et al.*, 2005). Vrtule se stejně jako bejломorky využívají k biologickému boji proti plevelu (Muniappan a McFadyen, 2005).

Blanokřídlí (Hymenoptera)

Blanokřídlí jsou rovněž obrovským řádem, ve kterém tvorba hálek zdaleka není jedinou velice specifickou a odvozenou životní strategií. Indukce hálek je v tomto řádu však dovedena k nejvyšší propracovanosti.

Zástupce tvořící hálky najdeme jak mezi chalcidkami (Chalcidoidea) a pilatkami (Tenthredinidae), a především žlabatkami (Cynipidae), které představují po bejlomorkách nejdiverzifikovanější čeleď hálkotvorného hmyzu (Csóka *et al.*, 2005).

Žlabatky nalezneme především na severní polokouli. Z šesti skupin, které jsou součástí této čeledi, pět vytváří hálky. Nejstarší ze zástupců žlabatek pravděpodobně vytvářely hálky na bylinách, specializaci, kterou si jedna skupina žlabatek ponechala dodnes. Ostatní žlabatky nejčastěji napadají dřeviny (Stone *et al.*, 2002). Nejvíce žlabatek napadá duby, na kterých vytváří specifické, složité a kulovité hálky. Tyto “duběnky” díky své vnitřní komplexitě a velikosti mohou být příbytkem mnoha inkvilínů a parazitoidů, a jedna hálka tak může být vlastním malým společenstvím (Chinery, 2011). Další skupiny žlabatek napadají rostliny z řádu růžovitých, javory, či akácie (Stone *et al.*, 2002). Zajímavý je neobvyklý životní cyklus žlabatek. Tyto vosy střídají pohlavní a nepohlavní generaci, a jsou tak částečně schopné partenogenetického rozmnožování. Tato schopnost je u hmyzu vzácná, vyskytuje se však také u mšic. U některých druhů žlabatek byli dosud nalezeni pouze jedinci z nepohlavní generace (Stone *et al.*, 2002; Csóka *et al.*, 2005). Skupina žlabatek, která sama nedokáže tvořit hálky, jsou zástupci tribu Synergini. Tyto žlabatky žijí jako inkvilíni v hálkách jiných žlabatek, ve kterých

dokáží vyvolat tvorbu živných pletiv. Své vlastní háčky však nejsou schopné indukovat (Stone *et al.*, 2002).

Chalcidky (Chalcidoidea), a jejich životní cyklus, je úzce spjat s háčkami. Většina těchto tmavých či kovově lesklých živočichů však háčky netvoří, naopak je jejich parazitoidem či inkvilinem. Část chalcidek je však fytofágní a háčkotvorná. Tvorba hálek se u chalcidek pravděpodobně vyvinula několikrát, z entomofágie i fytofágie (La Salle, 2005). Z třinácti čeledí chalcidek asociovaných s háčkami je tvoří pouze šest (La Salle, 2005; Narendran, 2007). Jedním zdánlivě netypickým příkladem úzké koevoluce mezi hmyzem a rostlinou jsou fíkovnicovití (Agaonidae), známí primárně jako fíkové vosy. Fíkové vosy jsou jedinými opylovači některých druhů fiků. Květy těchto stromů jsou uvězněné v plodu, do kterého se díky drobnému specificky tvarovanému otvoru dostane pouze specifický druh fíkové vosy, který následně klade vajíčka do neopylených květů uvnitř plodu. Hmyz, který se z hálek vylíhne se v plodu spáří. Samci prokoušou chodbičky pro samice a hynou. Samice unikají obaleny pylem, a hledají další květy (Kjellberg, 2005).

Menší část háčkotvorných blanokřídlých se nachází také mezi evolučně staršími pilatkami z čeledí Tenthredinoidea a Xyelidae. Značná část je fytofágní, a jsou typické svými pilovitými kladélky. Pilatky preferují chladnější oblasti a směrem na jih jejich počty klesají. Největší množství druhů tvoří háčky na vrbách. Pilatčí háčky se mohou nacházet na jakémkoliv rostlinném orgánu kromě kořene, a řada z nich je tvořena na plodech, jehož podobu tato parazitická činnost kupodivu příliš nemění (Roininen *et al.*, 2005).

Některé druhy háčkotvorných blanokřídlých se staly invazními. Chalcidky *Leptocybe invasa* a *Ophelimus maskelli* se mimo své původní prostředí v Austrálii stávají nebezpečnými škůdci blahovičnickových lesů a plantáží po celém světě (Dittrich-Shröder *et al.*, 2020). Rovněž globálně invazní žlabatka *Dryocosmus kuriphilus* se nyní šíří v přímořských zemích evropy, kde poškozují Kaštanovník (Fagaceae) (Matošević *et al.*, 2014; Aebi *et al.*, 2007).

Polokřídli (Hemiptera)

Hemiptera je rozsáhlý řád, který vznikl sloučením dvou historických řádů, stejnokřídlých (Homoptera) a ploštic (Heteroptera). V tomto řádu panuje obecně velká rozmanitost životních stylů a podob hmyzu, všichni však sdílí bodavě sací ústní ústrojí. Řád je převážně tvořen býložravým hmyzem, některé skupiny se však živí krví, nebo loví.

Hálkotvorné skupiny nalezneme u obou skupin, převážně však u bývalých stejnokřídlých, a to u plně herbivorních mšicosavých (Sternorrhyncha). Sternorrhyncha je tvořena čtyřmi čeledmi, mšicemi (Aphidae), červci (Coccoidea), merami (Psylloidea) a molice (Aleyrodoidea). Všechny zmíněné skupiny obsahují druhy schopné tvořit hálky, molice však pouze ve velmi malém množství taxonů. Mnohé druhy jsou významnými hospodářskými škůdci, kteří způsobují škody na pěstovaných rostlinách a úrodě. Skupina je typická odchylkami v morfologii a chováním. Nalezneme zde výrazný pohlavní dimorfismus u červců, a partenogenezi či eusocialitu u mšic (Wool, 2005; Gullan *et al.*, 2005)

Nejvýznamnější a zároveň nejlépe studovanou skupinou jsou mšice (Aphidae). Z více než pět tisíc druhů mšic však hálky tvoří pouze 10 % (Wool, 2005). Hálkotvorné mšice alternují mezi primárním a sekundárním hostitelem a partenogenetickým a sexuálním rozmnožováním (Blackman a Eastop, 1994). Hálky jsou tvořeny pouze na primárním hostiteli v první části tohoto cyklu samicí zakladatelkou, a její potomci ve většině případů nejsou schopni hálky tvořit, přestože jsou geneticky stejní (Wool, 2005). Primárním hostitelem bývají stromy, v případě holarktických mšic jilmy a topoly, mšice obývající blízký východ parazitují na pistácii. Hálky mšic mohou obsahovat různé množství jedinců, od desítek až po tisíce (Wool, 2004).

Narozdíl od jiných hálkotvorných členovců se mšice živí floémem, a hálky mšic se tak morfologicky odlišují. Místo výživových pletiv je hálka mšice protkána rostlinnými cévami, a umožňuje tak mnoha mšicím snadný přístup k floému. Tento způsob obživy v kombinaci s uzavřeným prostředím hálky však přináší

nevýhody, které mšice musí řešit. Floém je bohatý na cukry a chudý na dusíkaté látky. Přebytečné cukry jsou vylučovány ve formě medovice. Některé mšice žijí v úzkém vztahu spolu s mravenci, kteří medovici spotřebují, případně kapičky medovice odhazují za pomoci útvaru na zadní straně těla zvaného cauda (Pike *et al.*, 2002). Ve stísněném prostoru hálky však může nahromaděná cukernatá medovice mšice utopit, či způsobit infekce díky houbám, které na medovici rostou. Hálotvorné mšice tento problém řeší za pomoci vosku, kterým medovici obalí. Některá společenstva mají “čističe”, kteří hálku medovice zbavují (Wool, 2005; Pike *et al.*, 2002).

Mery (Psylloidea) jsou býložravý hmyz rozšířený především v tropických oblastech. Jejich životní cyklus je silně ovlivněn oblastí, ve které žijí. Mery žijící v temperátu přezimují. Jeden druh mery nalezený v Austrálii se rozmnožuje partenogeneticky (Raman, 2003; Burckhardt, 2005). Část mer je volně žijících. Nymfy mer jsou však velice křehké a náchylné na vysušení, a v řadě případů se tak vyvinul alternativní způsob života. Larva mery se vyvíjí pod štítkem z medovice zvaným lerp, kterým je během vývoje chráněna. Další možností řešení tohoto problému je tvorba hálek, která vedle ochrany před vysušením nymfám poskytuje i ochranu proti přirozeným nepřítelům (Hodkinson, 1984; Raman, 2003; Makunde, 2020). Různé druhy mer jsou schopné indukovat různě složité hálky. Rod *Schedotrioza* vytváří kulaté, uzavřené hálky na povrchu listů. Druh *Platyobria maddeni* z podčeledi *Spondyliaspidinae* naopak vytváří jámovité, jednoduché útvary.

Z více než sedmi tisíc druhů červců (Coccoidea) je hálotvorných pouze okolo dvou set, z nichž téměř všechny žijí v Austrálii. Živí se na rostlinách z čeledi myrtovitých (Myrtaceae). Rozmanitost hálek, které jsou červci schopni vytvořit je vysoká. Většina hálek je jednoduchá, například prohlubeniny v listě, “jámovité hálky”, či jednoduché uzavřené hálky s otvorem, přes který se samice páří a vylučuje medovici. Některé novotvary vynikají svým komplikovaným tvarem, dřevitou strukturou a barvami (Gullan *et al.*, 2005). Méně časté jsou růžicové hálky, obklopené zdeformovanými listy které mohou připomínat květ růže, či puchýřovité hálky.

Červci jsou typičtí především svým extrémním sexuální dimorfismem. Samice jsou v závislosti na druhu různou měrou redukovány. Zatímco u některých červců

se samice dokáží samostatně pohybovat, jiné jsou přisedlé, bez očí a končetin, a chráněny štítkem tvořeným z vosku či svlečky. Samci červců jsou okřídlení, jejich trávicí systém je redukován, a žijí pouze několik dní. Obě pohlaví jsou drobný hmyz o velikosti pouze několik milimetrů (Pellizzari a Germain, 2010). V případě hálkotvorných červců se může jednat o adaptaci na prostředí hálky, ve kterém je pohyb a viditelnost omezena. Velikost samice jí pak umožňuje uzavřít otvor do hálky. Podlouhlý zadeček a pohlavní orgány samce mu pomáhají pářit se se samicí přes úzký otvor v hálce (Gullan *et al.*, 2005).

Poslední z mšicosavých jsou molice (Aleyrodidae). Molice jsou drobný hmyz s typickým bílým zbarvením, připomínající můry. Zbarvení je způsobeno prachovým voskem, který molice vylučují ze žláz na zadečku a následně čištěním přenesou na celý povrch těla (Gullan a Martin, 2009). Molice vytváří jednoduché jamkovité hálky, některé jsou obohaceny o drobné výrůstky o velikosti několika milimetrů. Hálky jsou indukované na specifických místech na listech. Jsou růžové či červené, a ve vzácných případech mohou být zbarvené do žluta (Byrne, 2005; Blanche, 2012).

Mezi molicemi jsou studovány zejména druhy, které způsobují škody v hospodářství, především *Trialeurodes vaporariorum*, která napadá plodiny a okrasné květiny pěstované ve sklenících (Choi *et al.*, 2003). Přestože některé molice jsou schopné tvořit hálky, nepatří mezi škůdce, a tak jim není ve výzkumu prozatím věnováno příliš pozornosti (Byrne, 2005).

Z tisíců hálkotvorných druhů polokřídлых je ploštic pouze dvanáct. Všechny pochází z čeledi Tingidae, síťnatek. Tyto ploštice získaly své jméno díky kresbě na předohrudi a křídlech, která připomíná síť či krajku (Schaefer, 2005). Každý druh síťnatky má vlastní kresbu, a "krajka" tak napomáhá při jejich určování (Drake a Ruhoff, 1960). Tyto ploštice jsou výhradně býložravé a živí se sáním rostlinných šťáv ve stoncích či listech. Všechny síťnatky kladou vajíčka do ranky, kterou na rostlině vytvoří sosákem (Péricart a Golub, 1996). Z Tingidae hálky vytváří skupiny *Copium* a *Paracopium* (Péricart a Golub, 1996; Schaefer, 2005). *Copium* jsou palearktičtí v rozšíření a napadají téměř výhradně květy hluchavkovité rostliny ožanky (Lamiaceae: Teucrium). O podobě vzniklé hálky rozhoduje část květu, do které samička naklade vajíčka. Hálky, které vznikají v okvěti zdeformují celý květ do útvaru hruškovitého tvaru. Vajíčka nakladená v

kalichu dají za vznik drobnějším, kulatým hálkám. Na napadeném jedinci mohou vznikat oba zmíněné typy hálek najednou (Schaefer, 2005). Vztah tropických *Paracopium* k jejich živným rostlinám není příliš dobře prostudován, jedná se však o druhy spadající pod též hluchavkovité blahokoře (Lamiaceae: *Clerodendrum*, Schaefer, 2005). Přestože také útočí na květy rostliny, vytvářejí pouze jeden typ hálek, který zakládají v okvěti. Tyto háčky jsou tvarově podlouhlé a nesymetrické. Dalším rozdílem vůči *Copium* je sterilizace květů, kterou tyto háčky způsobují (Schaefer, 2005).

Třásněnky (Thysanoptera)

Tento drobný hmyz obvykle dosahuje velikosti okolo jednoho milimetru. Zvláštností třásněnek je hned několik. Jejich ústní ústrojí je unikátní pouze pro třásněnky, a asymetrické. Třásněnky nejsou díky svým trásnitým křídlům příliš dobrými letci. Většina třásněnek je býložravá, se zvláštním asymetrickým bodavě sacím ústrojím.

Z devíti čeledí třásněnek háčky tvoří pouze druhy obsažené v čeledi Phlaeothripinae. Nejčastěji napadají listy, v menší míře pak stonky a květy (Raman, 2003). Jediná hálka může být obývaná jediným jedincem či stovkami. Můžeme najít záhyby na povrchu listů, či háčky vytvořené zkroucením okraje listu. Třásněnky indukují háčky v pozdějším stádiu vývoje rostlinných pletiv než většina hálkotvorného hmyzu, poté, co je meristematická aktivita ukončena, což může být důvod jednoduchosti většiny hálek, které vytvářejí (Raman, 2003). Některé jsou však také schopny indukovat také složitější váčkovité a růžicovité háčky (Anananthakrishnan a Raman 1989, Mound a Morris, 2005, Blanche, 2012). Parazitují na velkém množství rostlin, nejvíce jsou však třásněnkami napadány akácie.

Hálkotvorné třásněnky jsou rozšířené po celém světě vyjma Antarktidy. V Austrálii se však mění jejich chování, pravděpodobně díky jiným podmínkám a potřebám oblasti. Díky suchu se háčky stávají cennou ochranou proti vysušení, a často tak jsou cílem mnoha kleptoparazitů. První generace třásněnek v hálce se zde liší od třásněnek žijících v méně suchých oblastech (Mound a Morris, 2005). Stávají se morfologicky odlišnými, přichází o křídla a získávají silné čelisti, které

jim umožňují chránit kolonii uvnitř háčky – vytváří kastu vojáků. Kromě vojáků háčku chrání před nebezpečím houbové infekce také za pomoci sekretů, které vylučují (Turnbull *et al.*, 2012).

Hálkotvorní brouci (Coleoptera) a motýli (Lepidoptera)

Brouci a motýli jsou obrovské, vysoce diverzifikované skupiny s širokou škálou životních strategií. Velice málo brouků a motýlů je však uzpůsobeno k indukci hálek. Háčky tvořené motýly a brouky jsou jednoduché. Zatímco většina hmyzu preferuje k indukci listů, motýli tvoří háčky převážně v řapících listů. Brouci vedle řapíků často indukují kořeny rostlin, což je chování, které není mezi ostatním hálkotvorným hmyzem rozšířené (Miller, 2005; Korotyaev, 2005).

Není jisté, proč není tvorba hálek mezi těmito řády příliš rozšířena. Jedním z důvodů může být existence jiných obranných strategií, které chrání larvy motýlů a brouků. Příkladem jsou například monarchové stěhovaví (*Danaus plexippus*), kteří uchovávají jed živné rostliny klejichy (*Asclepias spp.*) a využívají ho k odpuzení predátorů (Tan *et al.*, 2019). Larvy těchto členovců jsou povětšinou chráněny jinými způsoby a nevyžadují tak svůj vlastní bezpečný prostor pro vývoj tvořený rostlinnými pletivy (Korotyaev, 2005).

1.5 Blahovičníky a diverzita jejich hálkotvorných členovců

Blahovičníky jsou důležitými hospodářskými stromy, využívanými pro své rychle rostoucí, tvrdé dřevo, a listů pro výrobu esenciálních olejů. Pro svou odolnost a adaptabilitu různým klimatickým podmínkám jsou blahovičníky pěstovány téměř po celém světě, ve více než 100 zemích, na více než 20 milionech hektarech půdy. Produkce blahovičníků na plantážích je nicméně stále více ohrožována různými škůdci, z nich právě hálkotvorní členovci patří mezi nejnebezpečnější. Původním rozšířením blahovičníků je Austrálie, kde se přirozeně stávají hlavním terčem hálkotvorných členovců. Až polovina všech australských druhů parazituje právě na blahovičníku (Blanche, 2012). Pokud se však rozšíří mimo původní oblast do míst kde jsou blahovičníky nepůvodní,

dochází k ekonomicky nebezpečným přemnožením různých invazivních hálkotvorných členovců.

Australská fauna hálkotvorných živočichů je ovlivněna jejím teplým a suchým prostředím. Silnou převahu mají i v této části světa bejломorky (Obrázek 2). Z blanokřídlého hmyzu zde však chybí jinde rozšířené žlabatky (Hymenoptera: Cynipidae), které preferují vlhčí a chladnější podnebí. Z podobných důvodů se v Austrálii nesetkáme ani se mšicemi (Blanche, 2012). Díky absenci žlabatek se zde hlavními představiteli blanokřídlých stávají zástupci chalcidek. Vytvářejí hálky nejčastěji na listí, řapících a semenech, žijí zde však i výše zmíněné Agonidae, fíkové vosy, které vytvářejí hálky v květech fíků. Dva druhy chalcidek indukují hálky na ovoci stromu *Citrus glauca* (Rutaceae) (Blanche, 2012). Nově zjištěným a potenciálně nebezpečným druhem chalcidky je *Leptocybe invasa*, která indukuje sazenice a výhonky blahovičníků, a způsobuje jejich nenávratné poškození. Tento hmyz se velice rychle rozšířil po celém světě, kde způsobuje poškození blahovičnickových lesů a plantáží (Hassan, 2012; Mendel *et al.*, 2004).

Hlavními druhy hálkotvorného hmyzu blahovičníků se vedle zmíněných bejlomorek a chalcidek stávají především členovci, které preferují subtropické a tropické klima. Blahovičník je hostitelem mnoha druhů mer, většina z nich je však volně žijící. Pouze 12 % z 261 známých mer žijících na blahovičníku indukují hálky (Makunde *et al.*, 2020).



Obrázek 2: Háčky bejlomorky na listu blahovičnicku, autor: Martin Libra.

Zásadními parazity blahovičníků jsou červci (*Coccoidea*), schopni na listech a stoncích vytvořit relativně velké háčky. Je s podivem, že přestože je blahovičník důležitým hostitelem pro velkou část australské háčkotvorné fauny, žije se na něm pouze velice malé množství druhů třásněnek. Australské třásněnky napadají převážně akácie. (Kkadan, 2020; Blanche, 2012; Mound, 1971).

Podobně jako ve zbytku světa se v Austrálii nachází pouze nízké množství háčkotvorných motýlů a brouků. Existují zde háčkotvorní krasci (Coleoptera: Buprestidae), z nichž někteří (*Dinocephalia cyanneipennis*) napadají přesličníky (*Casuarinaceae*), zatímco druhy *Ethon spp.*, *Cisseis spp.* napadají endemické rostliny z čeledi Fabaceae (*Pultanea*, *Dillwynia*) (Blanche, 2012; Belamy a Scholtz, 1986; Ramamurthy, 2007). Také brouci z čeledi mandelinkovitých (Coleoptera: Chrysomelidae) vytvářejí háčky na řapících mnohých rostlin. Z motýlů bylo pozorováno pouze několik druhů z podřádu Glossata. Každý z těchto druhů má rozdílnou hostitelskou rostlinu, vytvářejí však zajímavé háčky. '*Tinea vetula*' (Lepidoptera: Glossata), jeden z těchto druhů, indukuje hruškovité háčky na listech banksie (Proteaceae). Žádný z druhů motýlů a brouků žijící v Austrálii nenapadá blahovičník (Blanche, 2012; Blanche, 1994). Byli sice nalezeni nosatci, kteří žijí v háčkách blahovičníků, pravděpodobně však nejsou jejich původní obyvatelé (Blanche, 1994).

1.6 Hostitelské rostliny a vliv mikrohabitatu

Diverzita hálkotvorných členovců se však nemění pouze s geografickou polohou, podnebím či přítomností hostitelské rostliny. Prostředí, ve kterém hálkotvorní živočichové žijí, není jednolité. Lesy představují ohromné množství habitatů, každý s rozdíly v podmínkách. Příkladem těchto rozdílů je také vertikální stratifikace lesa – jeho rozdělení do rostlinných pater, z nichž každé přináší rozdílné podmínky, kterým musí jejich obyvatelé čelit.

Vertikální stratifikace lesa je tak jedním z faktorů, který ovlivňuje diverzitu živočišných druhů (Sobek *et al.*, 2009). Vertikálně složitější lesy zpravidla hostí více živočichů. Nejvyšším patrem lesa je korunové patro (canopy). Koruny stromů jsou místem plně vystaveným slunci. Probíhá zde fotosyntéza, listoví se však také setkává se silným větrem, světlem a srážkami. Koruny stromů tak regulují teplotu a vlhkost v podrostovém patře (understory). Zároveň také omezují rychlost proudění vzduchu, a chrání podrost před extrémním počasím. Má se za to, že produktivita korunového patra je vyšší než ve světle limitovaném podrostu (Basset *et al.*, 1992). Vertikální struktura lesa tak způsobuje různé mikroklima.

Vedle rozdílného složení rostlinných a živočišných druhů se napříč stromovými patry liší i vlastnosti stromů. Listí v korunách je otevřené slunečnímu svitu, a obsahuje proto více důležitých organických látek, jako uhlíku a dusíku. Zároveň však obsahuje větší množství nechutných či jedovatých sekundárních metabolitů (Wardhaugh, 2014). Listí blahovičníku je v korunovém patře užší a tužší, kdežto listí mladých stromků v podrostu je křehčí a širšího tvaru, a obsahuje menší množství toxických látek.

Zatímco většina býložravých členovců preferuje měkčí listí v podrostovém patře s menším množstvím toxických metabolitů, hálkotvorní jedinci se zdají preferovat sklerofylní listí v korunách stromů. Jedním možným vysvětlením této zvláštnosti je tzv. hypotéza drsného prostředí („Harsh environment hypothesis“ – HHE). Tato hypotéza předpokládá, že tvorba hálek se vyvinula jako adaptace na nepříznivé prostředí – především sucho a výkyvy počasí – a indukující hmyz tak preferuje tužší listí v korunovém patře díky své podobnosti s listím vegetace v sušších oblastech (Lara *et al.*, 2002; Ribeiro a Basset, 2007).

1.7 Háčky – využití morfodruhů

Háčky se vyskytují v mnoha podobách, a liší se svým tvarem, barvou, a umístěním na těle rostliny. Jsou však velice specifické pro druh, který je indukuje. Háčky tvořené jedním druhem živočicha tak vždy následují stejný plán, a jsou si podobné (Isaias *et al.*, 2013).

Díky této vlastnosti jsou háčky uznávány jako vhodný předmět průzkumu a pomoc při studiu diverzity hálkotvorných živočichů. Zatímco v temperátu jsou hálkotvorní členovci poměrně dobře prostudováni, v neotropech nejsou zatím dostatečně taxonomicky zmapováni, a jejich identifikace a studium diverzity je tak obtížné. Typické metody odchytu používané pro získávání vzorků volně žijících členovců nelze použít u hmyzu, který žije uzavřen v hálkách. Hálkotvorní členovci jsou sice sedentární a nemohou utéct, je však potřeba věnovat péči a čas jejich dochovávání. Tímto způsobem je navíc možné získat pouze mladé formy, a dospělé formy mnoha hálkotvorných členovců tak nejsou známy. Díky chybějícímu propojení mezi mladým a dospělým členovcem je rovněž možné, že některé druhy známé jako volně žijící jsou ve skutečnosti dospělci hálkotvorných druhů. (Espírito-Santo *et al.*, 2007; Isaias *et al.*, 2013)

Vhodnou alternativou, která umožňuje studium hálkotvorných členovců i přes chybějící informace a obtížný odchyt, je využívat druhy hálek (dále morfodruhy) jako zástupce druhů hálkotvorných živočichů, kteří je vytvářejí. Háčky se do morfodruhů dělí na základě svých znaků, a to jak znaků vnějších – tvaru, barvy, umístění, nadále například také množství trichomů – tak také znaků vnitřních, například podle počtu síní uvnitř háčky, či jakým způsobem prorůstá napadený orgán, zda se nachází pod povrchem, či na něm.

Přestože metoda se již používá, potýká se s problémy. Morfodruhy nejsou nijak standardizované a ucelené, a pro každý výzkum jsou tak často tvořeny nové, což může vést k nesrovnalostem mezi výsledky. Zároveň neexistují pevná ustanovení a návody k popisování nových morfodruhů a zařazování hálek, a může tak docházet k chybám. Vznikají však první pokusy o standardizaci morfodruhů hálek, a o vznik doporučení, kterých se držet při jejich popisování. Podle Isaias

(2013) by měla kromě přesného popisu tvaru háčky být zapsána rostlina, na které byla háčka nalezena. Orgán, který je indukován je další důležitou informací. Přestože většina háček se vyskytuje na listí, mnohé vznikají také na řapících, větvích, a pupenech, či ve vzácných případech i na kořenech. Poloha háčky na napadeném orgánu by měla být rovněž zapsána, neboť mnohé morfodruhy jsou specifické právě svou polohou na orgánu: např. jsou viditelné pouze z jedné strany napadeného listu, a tato informace pomůže rozlišit dva jinak velice podobné morfodruhy. Způsob, kterým háčka roste je rovněž důležitým poznávacím znakem. Některé háčky prorůstají orgánem, na kterém jsou indukované, zatímco jiné jsou posazené na jeho povrchu.

Znak, který může při určování způsobovat problémy je barva háčky. U mnohých morfodruhů se během růstu barva mění vlivem změn v počtu chlorofylů uvnitř háčky. Stejný morfodruh háčky tak může tak mít v různých vývojových stádiích výrazně jiné barvy, například zelenou jako mladá háčka a sytě červenou v dospělosti. Při neopatrnosti tak může snadno dojít k nesprávnému zařazení do dvou rozdílných morfodruhů. Podobné situace mohou nastat u háček, které jsou rovněž rozdílném stádiu vývoje a mají tak mnohdy rozdílný tvar. Zdá se tak vhodné, aby byly morfodruhy háček založeny na vzhledu dospělé háčky (Isaias *et al.*, 2013; Isaias *et al.*, 2014). Vlivem stárnutí, či útoku parazitoida na larvu uvnitř háčky rovněž dochází ke změně tvaru (Isaias *et al.*, 2013; Chinery, 2011).

1.8 Cíle práce

Prvním cílem mé práce bylo rešeršně shrnout současné znalosti o biologii a diverzitě hálkotvorných členovců a hálek. Druhým cílem bylo porovnat druhovou bohatost hálek v korunovém (canopy) a podrostovém (understory) patře jednoho druhu blahovičníku – *Eucalyptus tereticornis*. Pro dosažení tohoto cíle bylo nutné roztrdit, morfodruhovat a identifikovat háčky vyskytujících se na listech *Eucalyptus tereticornis* sebraných během terénního projektu v Austrálii. V rámci identifikací bylo také cílem vytvořit manuál pro identifikaci hálek pro budoucí použití (Příloha 2).

Hypotézy: Na základě “hypothesis of harsh environment” jsem očekávala, že diverzita i množství hálkotvorného hmyzu bude vyšší v korunovém patře, kde je listí *Eucalyptus tereticornis* tužší a kde je vystaveno drsnějším klimatickým podmínkám a kde spíše unikne svým přirozeným nepřítelům. Předpokládala jsem, že měkké, oválnější a křehčí listy v podrostu stromů budou hálkotvornými členovci spíše neoblíbené.

2. Metodika

2.1 Oblast sběru

Sběr listů probíhal během sezón 2018 a 2019, v oblasti experimentu *Free Air CO₂ enrichment experiment* (EucFACE). Nachází se poblíž města Richmond (New South Wales, Austrálie), necelých 50 kilometrů severozápadně od Sydney. Experiment EucFACE je zaměřen na průzkum vlivu zvyšujícího se množství oxidu uhličitého na lesní ekosystémy. Tento areál se rozkládá na 35 hektarech původního lesa Cumberland plain woodland, který je typický svým sklerofytním travnatým společenstvím doplněným o blahovičníky. Jeho zalesnění je pouze 5-20%, díky čemuž do podrostu proniká hodně světla. Les se nachází poblíž řeky Hawkesbury river, a místy dochází k záplavám. Oblast je položena 30 metrů nad hladinou moře. Zdejší klima je vlhké a přechodné mezi subtropickým a mírným. Průměrná roční teplota je zde 17 °C, a roční srážky dosahují 720 mm.



Obrázek 3: Lokalita sběru hálek v oblasti města Richmond, poblíž Sydney, New South Wales, Austrálie. (zdroj: dmaps.com)



Obrázek 4: Korunové jeřáby a prstencové aplikátory CO₂ na lokalitě EUCFace, Richmond, Austrálie, autor: Kateřina Sam.



Obrázek 5: Blahovičník *Eucalyptus tereticornis* Smith, autor: Mark Marathon

Sběr probíhal ručně, v korunovém a podrostovém patře blahovičníku *Eucalyptus tereticornis* Smith (Myrtaceae, Obrázek 5). V podrostovém patře bylo ke sběru vybráno 69 náhodně zvolených mladých stromů, jejichž veškeré listoví bylo prozkoumáno na výskyt hálek. Tyto stromky nedosahovaly větší výšky než dvou metrů. Možnosti sběru v korunách byly omezené velikostí stromů a rozlehlostí jejich korun, proto nebylo možné stejným způsobem sebrat všechno listí. Bylo proto vybráno 24 vzrostlých blahovičníků. Z těchto stromů byly náhodně vybrány čtyři větve, přičemž zvláštní důraz byl kladen na vzdálenosti mezi větvemi – aby se větve mohly pro účely analýz pokládat za samostatné jedince a neovlivňovaly se navzájem, byla jejich minimální vzdálenost mezi sebou stanovena na deset metrů. Tyto větve pak byly prozkoumány stejným způsobem jako stromky v podrostu. Získali jsme tak listí z 69 podrostových stromků a 74 větví ze vzrostlých blahovičníků. Sběr v korunovém patře probíhal za pomoci korunových jeřábů, které výrazně pomohly přístupu na vysoké blahovičníky.

2.2 Morfodruhování hálek

Hálky nalezené na sesbíraném listí byly následně zařazovány do terénních morfodruhů v závislosti na jejich viditelných vlastnostech – barvě, tvaru, velikosti, přítomnosti trichomů, a jejich umístění (řapík, list či větev). Část hálek byla umístěna do uzavíratelných plastových “ziplock” sáčků pro dochování hálkotvorného hmyzu. Tyto hálky byly zavěšeny pod přímým sluncem, aby se díky UV světlu omezila tvorba plísní, a byly kontrolovány každý den pro přítomnost vylíhlého hmyzu. Nasbírání jedinci byli uloženi do ethanolu. Hmyz byl dochováván pouze během sezóny 2018.

Nasbírané hálky byly spolu s fotodokumentací a dochovaným hmyzem odeslány na do České republiky pro další identifikaci. Zde byla Ingou Freibergou provedena pitva a detailnější prozkoumání s důrazem na vnitřní struktury hálek, které není možné pozorovat zvenčí. Díky novým informacím byl dosavadní počet morfodruhů rozšířen z původních 24 na finálních 75, které používám ve své práci.

Během sezóny 2019 nebyly nasbírané hálky morfodruhovány přímo na místě. Listí bylo usušeno a odesláno do České republiky, kde jsem sama pracovala na

jejich morfodruhování. Za pomoci již existující fotodokumentace a popisů živých hálek ze sezóny 2018 jsem vytvořila manuál (Příloha 2), který jsem doplnila o suché listy pro snazší porovnání. Vlivem stáří a vysušení se především dříve dužnaté hálky morfologicky liší od živých hálek, a morfodruhování pouze za pomoci obrázků z předchozí sezóny se tak ukázalo být obtížnější a méně spolehlivé. Manuál jsem proto také doplnila o své vlastní popisy morfodruhů a příklady možných rzí a poškození, které mohou hálky připomínat. Ke své práci jsem vedle dokumentace používala botanickou lupu a binolupu.

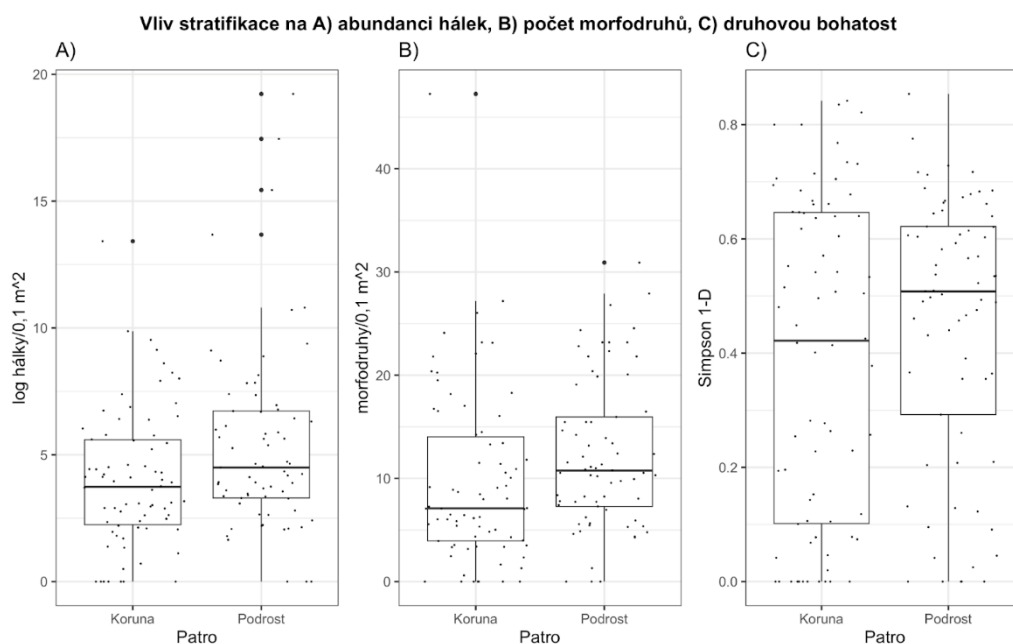
2.3 Analýza dat

Abundance a druhová bohatost byla standardizována na plochu listovou daného stromu. Nejdříve bylo spočítáno 30 listů na jedné větvi či podrostovém stromku, a poté následoval odhad počtu listů na celém stromě či větvi. Následně bylo potřeba zjistit průměrnou velikost listu z každého stromu. Pro tento účel bylo vybráno 20 listů, které byly nafoceny na bílém podkladu spolu s měřítkem. K vypočítání plochy těchto listů byl použit program Adobe Photoshop CS6, který byl následně použit i k dopočítání chybějící plochy u listů poškozených útokem býložravých členovců. Ze získaných informací o ploše listové jednotlivých stromů jsem spočítala aritmetický průměr, který jsem následně vynásobila počtem listů daného stromu, abych získala jeho celkovou plochu listů.

Pro porovnání společenstev hálkotvorného hmyzu mezi patry jsem použila celkovou abundanci hálek ($\log + 1$), počet morfodruhů hálek a Simpsonův index diverzity (1-D), spočítaný v programu PAST (ver. 2.17c, Harper *et al.*, 2001). Pro porovnání diverzity a abundance hálek mezi patry jsem použila hodnoty jednotlivých stromů a větví (větve vzrostlých blahovičníků byly brány jako samostatní jedinci). Tyto hodnoty jsem následně porovnála pomocí analýzy variance (ANOVA, Field, 2007), spočítané v programu R (ver. 4.2.2, R Core Team, 2022).

3. Výsledky

Na celkové listové ploše 77,92 m² z 74 větví a 69 stromčků *Eucalyptus tereticornis* jsem identifikovala celkem 73 927 hálek (Tabulka 1, Příloha 1). Celková abundance hálek byla signifikantně vyšší v podrostu než v korunách stromů ($P = 0,009$, $Df = 1$, $F = 6,863$, Obrázek 6A).



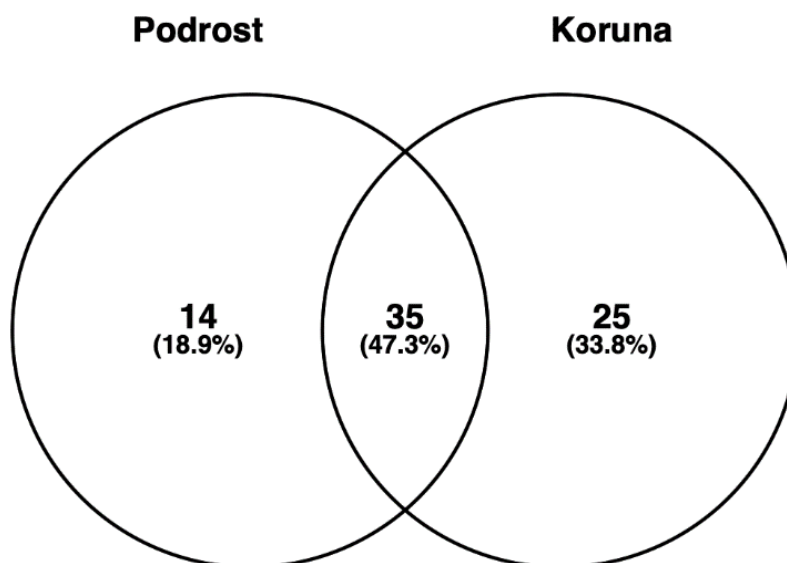
Obrázek 6: Počet hálek (A), počet morfodruhů (B) na 0,1 m² listoví, a diverzita vyjádřena Simpsonovým indexem (C) v korunách stromů v podrostu. Boxy znázorňují průměr a horní (75%) a dolní (25%) kvartil, zatímco vousy ukazují vyjadřující variabilitu dat pod prvním a nad třetím kvantilem.

Tabulka 1. Počet sesbíraných hálek a morfodruhů v rostlinných patrech.

Patro	Celková plocha listová	Průměrná plocha (m2)	Abundance hálek	Průměrný počet hálek
Koruna	43,23	0,58	54890	1214 ± SD 3283,73
Podrost	34,68	0,50	19037	722 ± SD 1247,98
Suma	77,92	0,54	73927	976,62 ± SD 2519,92

Patro	Průměrná abundance (log+1)	Průměr počtu druhů	Průměrný počet morfodruhů/plocha	Simpson (1-D)
Koruna	4,00	4,26	9,72	0,39
Podrost	5,41	5,12	12,27	0,45
Suma	4,68	4,67	10,95	0,42

Sesbírané hálky jsem roztrídila do 74 morfodruhů. Celkový počet morfodruhů hálek v podrostovém patře byl signifikantně vyšší než v korunách stromů ($P = 0,0369$, $Df = 1$, $F = 4,439$, Obrázek 6B). Počet morfodruhů hálek (standardizovaný na m^2 listové plochy) byl marginálně signifikantně vyšší v podrostu, než v korunovém patře ($P = 0,0551$, $Df = 1$, $F = 3,74$). Celkově bylo nalezeno 49 morfodruhů v podrostu, a 60 v koruně stromů (Obrázek 7), s tím že 35 morfodruhů hálek jsem našla v obou stromových patrech. U druhu *Eucalyptus tereticornis* jsem tak popsala několik morfodruhů hálek specializovaných na listí v podrostu a několik na listí v korunách stromů. Zatímco pouze několik morfodruhů bylo velmi hojných, většinu z nich jsem našla jen v omezeném množství. Na rozdíl od zjištěných rozdílů mezi počtem morfodruhů se diverzita hálkotvorných členovců mezi patry lesa signifikantně nelišila ($P = 0,153$, $Df = 1$, $F = 2,064$) a to i přes skutečnost, že průměr byl lehce vyšší v podrostu než v korunách stromů (Obrázek 6C).



Obrázek 7. Rozložení počtu unikátních a sdílených morfodruhů hálek mezi stromovými patry.

Tabulka 2. Zastoupení identifikovaných čeledí hmyzu mezi morfodruhy.

	Hymenoptera	Diptera	Hemiptera	Neurčeno
Koruna	20 (33,3 %)	5 (8,3 %)	6 (10 %)	29 (48,3 %)
Podrost	16 (32,7 %)	9 (18,4 %)	3 (6,1 %)	21 (42,9 %)

Nejvyšší zastoupení hálkotvorných členovců měli v identifikovaných hálkách blanokřídlí, následovaní dvoukřídlými, převážně bejdomorkami (Diptera: Cecidomyiidae) a polokřídlými červci (Hemiptera: Coccoidea). Významnou část tvůrců hálek nebylo bohužel možné s jistotou identifikovat do čeledi (Tabulka 2).

Při dochovávání hálek se kromě hálkotvorných členovců líhli také parazitoidi (Tabulka 3). Nejčastější čeledi vylíhlých parazitoidů byli Torymidae a Mymaridae. Tyto čeledi se vyskytovaly v hálkách sesbíraných z obou rostlinných pater. Naproti tomu méně častí jedinci z čeledi Eurytomidae a Torymidae byli výrazně více zastoupeni v podrostovém patře. Počet parazitoidů celkem čítal 1230 vylíhlých jedinců. Kromě určení do čeledi a poznamenání stromového patra, ve kterém byl hmyz nalezen, se s nimi dále nepracovalo.

Tabulka 3. Abundance vylíhlých parazitoidů (čeledí) v jednotlivých patrech.

Čeď parazitoidů	Koruna	Podrost
Eulophidae	371	604
Mymaridae	45	49
Eurytomidae	4	29
Torymidae	7	31

4. Diskuze

Mnou odhalená vertikální stratifikace v množství a druhové bohatosti hálkotvorných členovců na blahovičniku druhu *Eucalyptus tereticornis* v suchém lese Cumberland plain woodland opačná, než jsem předpokládala v mé hypotéze. V podrostu se v průměru nacházelo o 35 % více hálek na m² než v korunách. Tento výsledek je tak v rozporu s výsledky studie provedeném v tropickém lese v Panamě, kde bylo nalezeno ca. osm krát více hálek v korunovém patře než v podrostu (Ribiero a Basset, 2007). Tato studie předpokládala, že hálkotvorní členovci preferují sklerofylní listí jak v suchých, tak i vlhkých podmínkách, a dokázala, že tuhost listí se zvyšuje s výškou směrem ke koruně stromů (Ribiero a Basset, 2007). Rovněž dříve provedené studie se přiklání k preferenci sklerofylního prostředí mezi hálkotvornými členovci (Bell *et al.*, 1999). Podle jiných studií však tento vztah mezi tuhostí listí a počtem hálek není jednoznačný (Madeira *et al.*, 1998; Ribeiro *et al.*, 1999; Ribeiro 2003). Háčky tvoří pro členovce živinami bohaté prostředí, které obklopuje a chrání hálkotvorného členovce – není proto úplně jasné, proč by měli preferovat živinami chudé a tuhé listy.

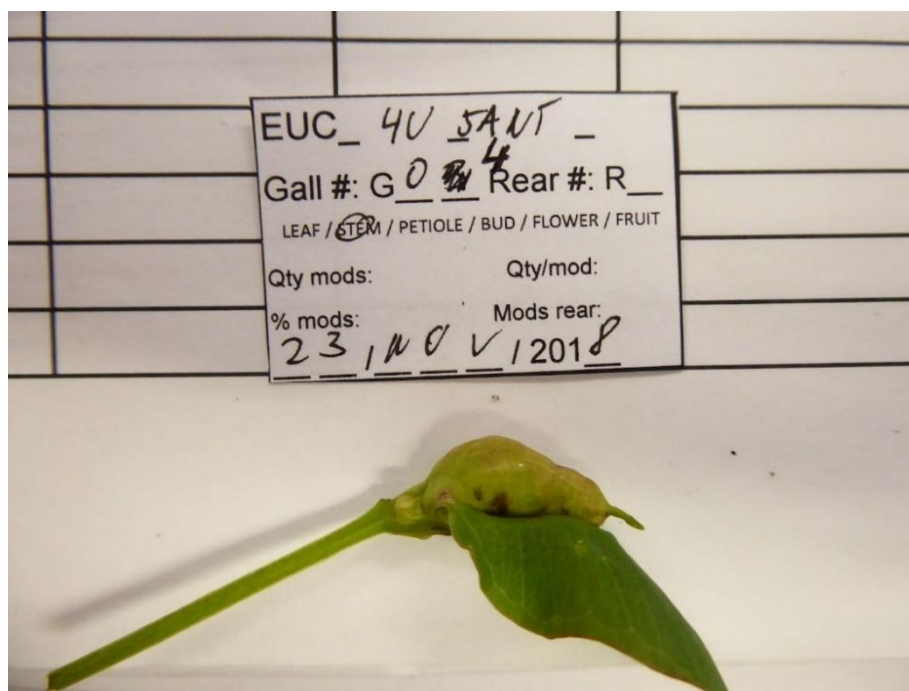
Ve své studii jsem našla celkem 74 morfodruhů hálek. Jedná se o spíše vyšší počet, než je typické pro jediný druh stromu v podobném prostředí. Například v tropických lesích v Panamě bylo nalezeno v průměru 21 morfodruhů hálek na jeden rostlinný druh. Extrém představoval neotropický druh *Tapirira guianensis*

(Anacardiaceae), na kterém bylo nalezeno 558 různých morfodruhů hálek. Podobný počet mému byl nalezen během studie provedené v Brazílii na stromu *Styrax pohlii* (Styracaceae), který roste na cerrado savanách. Počet nalezených morfodruhů zde činil 62 (Araújo *et al.*, 2011).

Háľkotvorní členovci dosahují největší diverzity spíše v suchých oblastech, zejména mezi 25° a 45° stupněm zeměpisné šířky. Tyto údaje vyplývají z relativně starších studií založené na sběru dat pouze v podrostovém patře, neboť neexistoval efektivní přístup do rozlehlých a vysoko položených stromových korun. Na základě toho pak byly následně vytvořeny závěry, že diverzita háľkotvorných členovců je v tropických lesích nižší než v suchých, mediterráních oblastech. Teprve novější studie poukázaly na drsné klimatické podmínky, kterým je listí v korunách tropických a subtropických lesů vystaveno, a na jejich podobnost s podmínkami, kterým čelí nižší vegetace v suchých oblastech. Listoví v korunách stromů trpí díky silnému větru a vysoké UV radiaci, a vysoké větve přináší hydraulický stres. Listí v korunách tropických lesů tak svými vlastnostmi připomíná listí v mediterráních oblastech (Bell *et al.*, 1999; Ribiero a Basset, 2007) a tím dochází k zajímavému rozložení diverzity háľkotvorných členovců – s maximy v korunách tropických lesů a v jakémkoliv stromovém patře mediterráních prostředí. Existují také studie, které poukazují na vysokou diverzitu a abundanci háľkotvorných členovců v zasolených nebo zaplavovaných oblastech, kde jsou stromy část roku přemokřené a část roku trpí suchem (Ribeiro *et al.*, 1998; Julião *et al.*, 2005). Les Cumberland plain, ve kterém se nachází naše studijní plocha, je spíše savanovitěho typu. Oblast však bývá nepravidelně silně zaplavována řekou, která lesem protéká. Blahovičníky, které v tomto lese rostou, zároveň musí čelit silnému větru z okolních otevřených stanovišť. Je možné, že tyto faktory dále přispívají k diverzitě hálek, která se v této oblasti nachází, a pomáhá vysvětlit námi nalezený počet morfodruhů.

Eucalyptus tereticornis je hospodářsky významným stromem díky svému tvrdému a rychle rostoucímu dřevu, které je vhodným konstrukčním materiálem (Sangha *et al.*, 2005). Také listí blahovičnicků je velmi žádané pro výrobu eukalyptového oleje, který má mnoho využití. Blahovičnick je tak pěstován i mimo Austrálii na plantážích po celém světě, a to i přes skutečnost, že jeho

přítomnost má negativní efekt na případné plodiny pěstované v okolí (Sangha *et al.*, 2005). Jeho produkce se však potýká s invazními druhy hálkotvorného hmyzu, které způsobují významné škody na úrodě, ale i lesích vysázených z rekreačních důvodů. Na plantážích v Austrálii tyto druhy nezpůsobují výrazné problémy, pravděpodobně díky dostatečné přítomnosti přirozených nepřátel. Avšak jakmile se hálkotvorný hmyz dostane mimo svoji přirozenou oblast, dostává se do míst, kde ho zdejší přítomní přirození nepřátelé hálkotvorného hmyzu nedokáží regulovat, a stává se tak nebezpečný pro přítomné blahovičnický. Mnohé druhy hálkotvorného hmyzu tak nejsou ani popsány dokud se nestanou invazními. Zároveň je možné, že mnoho nepopsaných druhů v Austrálii má potenciál stát se nebezpečným škůdcem blahovičnicku, pokud se rozšíří mimo své přirozené prostředí. Jeden takový druh, který mimo Austrálii způsobuje rozsáhlé škody je chalcidka *Leptocybe invasa*. Tento druh napadá zejména mladé stromčky blahovičnicku v podrostu, a deformuje jejich větve. Na silně napadených jedincích se nachází v průměru 37 hálek na každé vrcholové větvičce a 19 hálek na středové žilce listu (Hassan *et al.*, 2012). Ani tento hmyz však v Austrálii nezpůsobuje škody mimo normu, a je jedním z druhů, které nebyly identifikovány, dokud se nestaly invazními. S tímto druhem jsme se v naší studii pravděpodobně setkali, a jeho hátku jsme identifikovali jako morfodruh AGALL042 (Příloha 3) V souladu se známým rozšíření tohoto druhu napříč straty jsme jejich hálek našli 58 na 16 stromčcích v podrostu a pouze na dvou větvích v koruně. Přestože mnohé studie se zabývají dopady *Leptocybe invasa* a řešením jeho přítomnosti na blahovičnicích, není nám známa studie, která by se zabývala jeho přítomností v Austrálii, či celkovou diverzitou hálkotvorných členovců na *Eucalyptus tereticornis* v jeho přirozeném prostředí obecně.



Obrázek 8: Háлка pravděpodobně patřící *Leptocybe invasa*, Autor: Martin Libra.

Ve své studii jsem popsala 20 morfodruhů hálek vytvářených blanokřídlým hmyzem korunách stromů a 16 v podrostu. Blanokřídlý hmyz tak byl zodpovědný za většinu nalezených hálek (ca. 48,6 %). Přestože většinu těchto blanokřídlých jsme nedokázali přesněji určit, dá se předpokládat, že se jedná o zástupce čeledi chalcidek, které jsou v Austrálii dominantním blanokřídlým hmyzem způsobujícím háčky. Následovaly háčky dvoukřídlých, z blíže určených se jednalo o bejlomorky, které jsou rovněž v aridních oblastech rozšířené. Morfodruhy hálek tvořených dvoukřídlým hmyzem činily okolo 18,9 %. Poslední skupina, která byla blíže určovaná, byli polokřídlí, a tvořili nejmenší podíl, 12,2 %. Jednalo se o zástupce červců. Kromě zmíněných čeledí jsme také našli třásněnky a háčkovité roztoče, pouze však v zanedbatelném množství. Tento výsledek odpovídá očekávání, a odpovídá diverzitě australských háčkovitých členovců popsanou v teoretické části mé bakalářské práce.

Během dochovávání dospělců háčkovitých členovců došlo také k vylíhnutí parazitoidů. Bohužel, kvůli tomu že se na dovylíhnutí někdy vložilo do pytlíku větší množství hálek (některé listy na sobě měly i desítky morfodruhů hálek) na různých částech rostliny, nebylo možné identifikovat pravého hostitele daného parazitoida. Proto zde uvádím informace pouze o složení společenstev

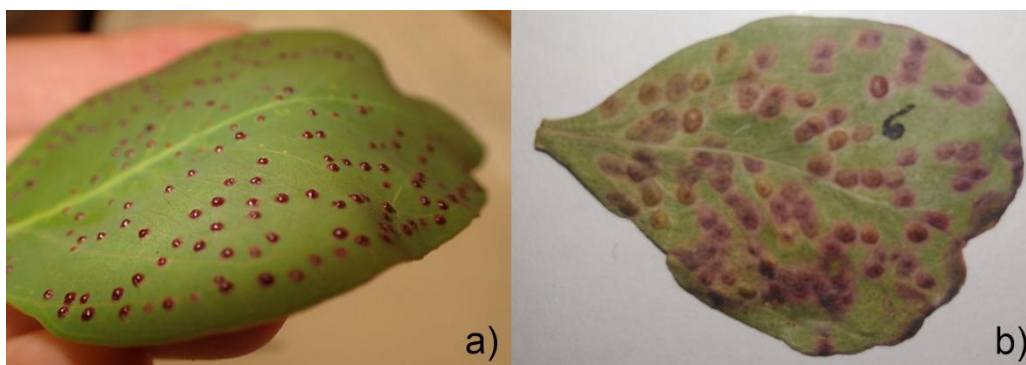
parazitoidů pro daná patra, a bohužel neuvádím informace potravních vztahů například v podobě potravních sítí. Dolíhlí parazitoidi patřili do nadčeledi chalcidek. Z 1230 vylíhlých jedinců jsme identifikovali 975 z čeledi Eulophidae a 94 z Mymaridae. Tyto čeledi byly nejpočetnější, a vyskytovaly se jak v korunovém, tak v podrostovém patře. Zástupci čeledí Torymidae a Eurytomidae, kteří byli rovněž mezi vylíhlými identifikováni, se v korunovém patře vyskytovali pouze velmi omezeně.

Tento výsledek se zdá odpovídat dříve provedeným studiím o diverzitě parazitoidů hálkotvorných členovců mezi stromovými patry provedeným v tropickém lese v Panamě (Paniagua *et al.*, 2009). Zatímco hálkotvorní členovci mají tendenci vyskytovat se hojněji v korunách stromů, jejich parazitoidi následují opačný trend, a větší diverzitu můžeme najít v podrostu. Toto poněkud zvláštní rozšíření by se dalo vysvětlit menším množstvím asociovaných parazitoidů pro hálkotvorné druhy v koruně, či větší vzdáleností mezi rostlinami pro korunové druhy. Dalším omezením pro parazitoidy mohou také být náročnější podmínky v koruně stromů díky velkým výkyvům klimatických vlivů (Paniagua *et al.*, 2009).

Výsledky o diverzitě a abundanci hálkotvorných členovců jsme získali i přes skutečnost, že mnohé z nich jsme nedokázali s jistotou určit. Morfodruhy hálek sloužily jako zástupci neznámých druhů.

Využívání morfodruhů je však metoda, která přes své výhody přináší určitá úskalí a vyžaduje precizní práci. I přes poznávací znaky, které umožňují jednotlivé morfodruhy rozeznávat, je poměrně snadné morfodruh špatně zařadit. Morfodruhy, které jsou v dospělém stádiu odlišné a snadno od sebe rozpoznatelné se mohou v jiných životních stádiích podobat. Podobným způsobem může jejich určování ztížit rozdílný stav hálek, které jsou zkoumány. Háčky na sušených listech se velmi často drasticky liší od živých hálek díky ztrátě barvy a tvaru. Pro co největší přesnost určování bych při vytváření morfodruhů navrhla co nejpřesnější popisy jejich tvaru a barvy, a přidala informace o podobě dané háčky v jiných vývojových stádiích, pokud je k dispozici. Informace o změnách v podobě háčky po vysušení či samotné sušené listy se zdají také být velmi nápomocné při práci s háčkami na sušených listech, kde je určování pouze pomocí obrázků živých hálek obtížné. Těmito způsoby jsem se pokusila vylepšit

svůj manuál k rozpoznávání jednotlivých morfodruhů, které jsem v této studii používala.



Obrázek 9: Morfodruh AGALL067 na živém (a) a suchém (b) listu. Autor: Martin Libra, Kateřina Sam.

5. Závěr

Tvorba hálek je jednou z nejsofistikovanějších a nejvíce specifických strategií býložravých členovců. I přes svou rozmanitost, význam v ekosystémech a hospodářství patří hálkotvorní členovci mezi velmi málo prozkoumané živočichy, především v tropických a subtropických oblastech. Abych rozšířila vědecké poznání, popsala jsem ve své práci společenstva hálkotvorných členovců žijících na stromech australského blahovičníku *Eucalyptus tereticornis*, a rozdílů ve společenstvích v závislosti na vertikální stratifikaci lesa. Mé výsledky ukazují, že po standardizaci na listovou plochu byla v podrostu společenstva hálek četnější a druhově bohatší. Nalezla jsem však i hálky, které byly specifické pouze pro koruny stromů. Kromě detailní znalosti jednotlivých druhů hálek v různých patrech mohou být tyto výsledky využity v boji proti případnému přemnožení škůdců. Mnou vytvořený manuál s popisem hálek jak na živém, tak suchém listu tak usnadní identifikace v budoucnu.

Pro rozšíření znalostí ovlivňující diverzitu a strukturu společenstev hálkotvorných členovců mezi jednotlivými patry by bylo dobré analyzovat vliv chemického složení hostitelských rostlin, či vliv vyšších trofických úrovní – parazitoidů.

6. Seznam literatury

- Araújo, W. S. D., Santos, B. B. D., & Gomes-Klein, V. L. (2011). Insect galls from Serra dos Pirineus, GO, Brazil. *Biota Neotropica*, 11, 357-365.
- Aebi, A., Schönrogge, K., Melika, G., Alma, A., Bosio, G., Quacchia, A., ... & Stone, G. N. (2006). Parasitoid recruitment to the globally invasive chestnut gall wasp *Dryocosmus kuriphilus*. In *Galling arthropods and their associates* (pp. 103-121). Springer, Tokyo.
- Basset, Y. (2001). Invertebrates in the canopy of tropical rain forests How much do we really know?. *Plant Ecology*, 153(1), 87-107.
- Behura, S. K., Sahu, S. C., Rajamani, S., Devi, A., Mago, R., Nair, S., & Mohan, M. (1999). Differentiation of Asian rice gall midge, *Orseolia oryzae* (Wood-Mason), biotypes by sequence characterized amplified regions (SCARs). *Insect molecular biology*, 8(3), 391-397.
- Bennett, R. N., & Wallsgrove, R. M. (1994). Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New phytologist*, 127(4), 617-633.
- Bell, A. et al. 1999. Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. *Biol. J. Linn. Soc.* 66: 481-499.
- Blackman, R. L., & Eastop, V. F. (1994). *Aphids on the world's trees: an identification and information guide*. Cab International.
- Blanche, R. (2012). *Life in a gall: the biology and ecology of insects that live in plant galls*. CSIRO publishing.
- Burckhardt, D. (2005). Biology, ecology, and evolution of gall-inducing psyllids (Hemiptera: Psylloidea). *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods, Volume 1 and 2*, 143-157.
- Byrne, D. N. (2005). Gall-inducing whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae). *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods, Volume 1 and 2*, 133-141.
- Carneiro, M. A. A., Branco, C. S., Braga, C. E., Almada, E. D., Costa, M., Maia, V. C., & Fernandes, G. W. (2009). Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists?. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53, 365-378.
- Chao, J. F., & Liao, G. I. (2013). Histocytological aspects of four types of ambrosia galls on *Machilus zuihoensis* Hayata (Lauraceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(3), 157-164.
- Chinery, M. (2013). *Britain's plant galls: a photographic guide* (Vol. 12). Princeton University Press.
- Choi, W. I., Lee, E. H., Choi, B. R., Park, H. M., & Ahn, Y. J. (2003). Toxicity of plant essential oils to *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology*, 96(5), 1479-1484.

- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R., & Oyama, K. E. N. (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. *Journal of Ecology*, 707-716.
- Csóka, G., Stone, G. N., & Melika, G. (2005). Biology, ecology, and evolution of gall-inducing Cynipidae, pp. 573-642. *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*. Science Publishers, Enfield, NH.
- Desnitskiy, A. G., & Chetverikov, P. E. (2022). Induction of Leaf Galls by Four-Legged Mites (Eriophyoidea) as a Problem of Developmental Biology. *Russian Journal of Developmental Biology*, 53(1), 6-14.
- Dixon, A. F. G., Kindlmann, P., Lepš, J., & Holman, J. (1987). Why There are So Few Species of Aphids, Especially in the Tropics. *The American Naturalist*, 129(4), 580–592. <http://www.jstor.org/stable/2461663>
- Dubey, A. K. (2021). *Pealius gallae* sp. nov. (Hemiptera: Aleyrodidae) causing leaf pit galls in *Celtis philippensis* Blanco (Rosales: Cannabaceae) in Andaman Islands, India. *Phytoparasitica*, 49(3), 327-332.
- Drake, C. J., & Ruhoff, F. A. (1960). Lace-bug genera of the world (Hemiptera: Tingidae). *Proceedings of the United States National Museum*.
- Dreger-Jauffret, F., & Shorthouse, J. D. (1992). Diversity of gall-inducing insects and their galls. In J. D. Shorthouse, & O. Rohfritsch (Eds.), *Biology of insect-induced galls* (pp. 8–33). New York: Oxford University Press.
- Espírito-Santo, M. M., & Fernandes, G. W. (2007). How many species of gall-inducing insects are there on earth, and where are they?. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(2), 95-99.
- Ferreira, B. G., Álvarez, R., Bragança, G. P., Alvarenga, D. R., Pérez-Hidalgo, N., & Isaias, R. (2019). Feeding and other gall facets: patterns and determinants in gall structure. *The Botanical Review*, 85(1), 78-106
- Freeman, B.C., & Beattie, G.A. (2008). An Overview of Plant Defenses against Pathogens and Herbivores. *The Plant Health Instructor*.
- Gonçalves-Alvim, S. J., & Fernandes, G. W. (2001). Biodiversity of galling insects: historical, community and habitat effects in four neotropical savannas. *Biodiversity & Conservation*, 10(1), 79-98.
- Gullan, P. J., & Martin, J. H. (2009). Sternorrhyncha: (jumping plant-lice, whiteflies, aphids, and scale insects). In *Encyclopedia of insects* (pp. 957-967). Academic Press.
- Gullan, P. J., Miller, D., & Cook, L. (2005). Gall-inducing Scale Insects (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea). In *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-inducing Arthropods*. Science Publishers Inc.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4/1: 1–9
- Hassan, F. R. (2012). First record of the eucalyptus gall wasp, *Leptocybe invasa* Fisher and La Salle (Hymenoptera: Eulophidae), in Iraq. *Acta Agrobotanica*, 65(3).

- Hodkinson, I. D. (1984). The biology and ecology of the gall-forming Psylloidea (Homoptera). *Biology of gall insects*, 59, 77.
- Isaias, R. M. D. S., Silva Carneiro, R. G. D., Santos, J. C., & Oliveira, D. C. D. (2014). Gall morphotypes in the Neotropics and the need to standardize them. In *Neotropical insect galls* (pp. 51-67). Springer, Dordrecht.
- Isaias, R. M. D. S., Carneiro, R. G. S., Oliveira, D. C., & Santos, J. C. (2013). Illustrated and annotated checklist of Brazilian gall morphotypes. *Neotropical Entomology*, 42(3), 230-239.
- Jolivet, P. (1998). *Interrelationship between insects and plants*. CRC press.
- Joy, J. B., & Crespi, B. J. (2007). Adaptive radiation of gall-inducing insects within a single host-plant species. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(4), 784-795.
- Julião GR, Venticinque EM, Fernandes GW, Kraus JE (2005) Richness and abundance of gall- forming insects in the Mamirauá Varzea, a flooded Amazonian forest. *Uakari* 1:39–42
- Kkadan, S. K., Sirait, B. A., Asfa, R., de Souza Tavares, W., Tarigan, M., Duran, A., ... & Sharma, M. (2020). Evaluation of a spinetoram-based insecticide against lepidopteran and thrips infesting acacia and eucalyptus in Sumatra, Indonesia. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 8, 1345-1351.
- Karioti, A., Tooulakou, G., Bilia, A. R., Psaras, G. K., Karabourniotis, G., & Skaltsa, H. (2011). Erinea formation on Quercus ilex leaves: Anatomical, physiological and chemical responses of leaf trichomes against mite attack. *Phytochemistry*, 72(2-3), 230-237.
- Kjellberg, F., Jouselin, E., Hossaert-Mckey, M., & Rasplus, J. Y. (2005). Biology, ecology, and evolution of fig-pollinating wasps (Chalcidoidea, Agaonidae). *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods*, 2, 539-572.
- Kolesik, P., & Gagne, R. J. (2020). A review of the gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Indonesia: taxonomy, biology and adult key to genera. *Zootaxa*, 4847(1), 1-82.
- Korotyaev, B. A., Konstantinov, A. S., Lingafelter, S. W., Mandelshtam, M. Y., & Volkovitsh, M. G. (2005). Gall-inducing coleoptera. *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*, 1, 239-271.
- Lara, A. C. F., Fernandes, G. W., & Gonçalves-Alvim, S. J. (2002). Tests of hypotheses on patterns of gall distribution along an altitudinal gradient. *Tropical Zoology*, 15(2), 219-232.
- Labandeira, C. C. (2013). A paleobiologic perspective on plant–insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(4), 414-421.
- Larew, H. (1981). A comparative anatomical study of galls caused by the major cecidogenetic groups, with special emphasis on the nutritive tissue.
- Makunde, P. T., Slippers, B., Burckhardt, D., De Queiroz, D. L., Lawson, S. A., & Hurley, B. P. (2020). Current and potential threat of psyllids (Hemiptera: Psylloidea) on eucalypts. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 82(3), 233-242.

- Matošević, D., Quacchia, A., Kriston, É., & Melika, G. (2014). Biological control of the invasive *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae)-an overview and the first trials in Croatia. *South-east European forestry: SEEFOR*, 5(1), 3-12.
- Mendel, Z., Protasov, A., Fisher, N., & La Salle, J. (2004). Taxonomy and biology of *Leptocybe invasa* gen. & sp. n.(Hymenoptera: Eulophidae), an invasive gall inducer on *Eucalyptus*. *Australian Journal of Entomology*, 43(2), 101-113.
- Mrazova, A., Sam, K., & Amo, L. (2019). What do we know about birds' use of plant volatile cues in tritrophic interactions?. *Current opinion in insect science*, 32, 131-136.
- Muniappan, R., & McFadyen, R. E. (2005). Gall-inducing arthropods used in the biological control of weeds. *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods, Volume 1 and 2*, 709-730.
- Narendran, T. C., Santhosh, S., & Sudheer, K. (2007). Biosystematics and biogeography of oriental Chalcidoidea (Hymenoptera) associated with plant galls. *Oriental Insects*, 41(1), 141-167.
- Navia, D., Gondim, M. G. C., Aratchige, N. S., & de Moraes, G. J. (2013). A review of the status of the coconut mite, *Aceria guerreronis* (Acari: Eriophyidae), a major tropical mite pest. *Experimental and Applied Acarology*, 59(1), 67-94.
- Niemelä, P., Roininen, H., Vanhanen, H., & Veteli, T. O. (2006). Species richness of eriophyid mites on Finnish trees and shrubs. In *Galling Arthropods and Their Associates* (pp. 21-32). Springer, Tokyo.
- Oldfield, G. N. (2005). Biology of gall-inducing Acari. *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods, Volume 1 and 2*, 35-57.
- Oliveira, D. C., Isaias, R. M. S., Fernandes, G. W., Ferreira, B. G., Carneiro, R. G. S., & Fuzaro, L. (2016). Manipulation of host plant cells and tissues by gall-inducing insects and adaptive strategies used by different feeding guilds. *Journal of Insect Physiology*, 84, 103-113.
- Paniagua, M. R., Medianero, E., & Lewis, O. T. (2009). Structure and vertical stratification of plant galler–parasitoid food webs in two tropical forests. *Ecological Entomology*, 34(3), 310-320.
- Paré, P. W., & Tumlinson, J. H. (1999). Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant physiology*, 121(2), 325-332.
- Paniagua, M. R., Medianero, E., & Lewis, O. T. (2009). Structure and vertical stratification of plant galler–parasitoid food webs in two tropical forests. *Ecological Entomology*, 34(3), 310-320.
- Pellizzari, G., & Germain, J. F. (2010). Scales (Hemiptera, Superfamily Coccoidea). Chapter 9.3. *BioRisk*, 4, 475.
- Peña, J. E., Mannion, C. M., Howard, F. W., & Hoy, M. A. (2006). *Raoiella indica* (Prostigmata: Tenuipalpidae): The Red Palm Mite: A Potential Invasive Pest of Palms and Bananas and Other Tropical Crops of Florida: ENY-837/IN681, 11/2006. *EDIS*, 2006(27).
- Péricart, J., & Golub, V. B. (1996). Superfamily Tingioidea Laporte, 1832. In *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region* (pp. 3-78).

- Pike, N., Richard, D., Foster, W., & Mahadevan, L. (2002). How aphids lose their marbles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1497), 1211-1215.
- Pontes Ribeiro, S., & Basset, Y. (2007). Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: The importance of leaf sclerophylly. *Ecography*, 30(5), 663-672.
- Price, P. W., Fernandes, G. W., Lara, A. C. F., Brawn, J., Barrios, H., Wright, M. G., ... & Rothcliff, N. (1998). Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of biogeography*, 25(3), 581-591.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramamurthy, V. V. (2007). Faunistic, ecological, biogeographical and phylogenetic aspects of Coleoptera as gall-inducers and associates in plant galls in the Orient and eastern Palearctic. *Oriental insects*, 41(1), 93-119.
- Raman, A., Schafer, C. W., & Withers, T. M. (2005). Galls and gall-inducing arthropods: an overview of their biology, ecology, and evolution. *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*, 1-33.
- Ribeiro, S. P. et al. 1999. Leaf polyphenols in Brazilian Melastomataceae: sclerophylly, habitats, and insect herbivores. *Ecotropica* 5: 137-146.
- Ribeiro, S. P. 2003. Insect herbivores in the canopies of savannas and rainforests. In: Basset, Y. et al. (eds), *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge Univ. Press, pp. 348-359.
- Ribeiro KT, Madeira JA, Monteiro RF (1998) Does flooding favour galling insects? *Ecol Entomol* 23:491–494
- Roininen, H., Nyman, T., & Zinoviev, A. (2005). Biology, ecology, and evolution of gall-inducing sawflies (Hymenoptera: Tenthredinidae and Xyelidae). *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods, Volume 1 and 2*, 467-494.
- Salle, J. L. (2005). Biology of gall inducers and evolution of gall induction in Chalcidoidea (Hymenoptera: Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae, Torymidae). *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods, Volume 1 and 2*, 507-537.
- Sangha, K. K., & Jalota, R. K. (2005). Value of ecological services of exotic Eucalyptus tereticornis and native Dalbergia sissoo tree plantations of north-western India. *Conservation and Society*, 92-109.
- Schaefer, C. W. (2005). Gall-inducing heteropterans (Hemiptera). *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods, Volume 1 and 2*, 231-238.
- Schoonhoven, L. M., Van Loon, J. J., & Dicke, M. (2005). *Insect-plant biology*. Oxford University Press on Demand.
- Skuhrová, M., Skuhrový, V., & Elsayed, A. K. (2014). Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Egypt-annotated list and zoogeographical analysis. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 78(3/4), 241-268.

- Stone, G. N., & Schönrogge, K. (2003). The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(10), 512-522.
- Stone, G. N., Schönrogge, K., Atkinson, R. J., Bellido, D., & Pujade-Villar, J. (2002). The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual review of entomology*, 47(1), 633-668.
- Stuart, J. J., Chen, M. S., & Harris, M. O. (2008). Hessian fly. In *Genome mapping and genomics in arthropods* (pp. 93-102). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Tan, W. H., Acevedo, T., Harris, E. V., Alcaide, T. Y., Walters, J. R., Hunter, M. D., ... & de Roode, J. C. (2019). Transcriptomics of monarch butterflies (*Danaus plexippus*) reveals that toxic host plants alter expression of detoxification genes and down-regulate a small number of immune genes. *Molecular ecology*, 28(22), 4845-4863.
- Tooker, J. F., Rohr, J. R., Abrahamson, W. G., & De Moraes, C. M. (2008). Gall insects can avoid and alter indirect plant defenses. *New Phytologist*, 178(3), 657-671.
- Wardhaugh, C. W. (2014). The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialisation. *Biological Reviews*, 89(4), 1021-1041.
- Westphal, E., & Manson, D. C. M. (1996). 1.4. 6 Feeding effects on host plants: Gall formation and other distortions. In *World Crop Pests* (Vol. 6, pp. 231-242). Elsevier.
- Wool, D. (2004). Gallling aphids: specialization, biological complexity, and variation. *Annual review of entomology*, 49(1), 175-192.
- Wool, D. A. V. I. D. (2005). Gall-inducing aphids: biology, ecology, and evolution. *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*, 1, 73-132
- Yukawa, J. (2005). Biology and ecology of gall-inducing Cecidomyiidae (Diptera). *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods*, 1, 273-304.

7. Přílohy

Příloha 1: Seznam stromů a informace o jejich druhové bohatosti hálkotvorných členovců.

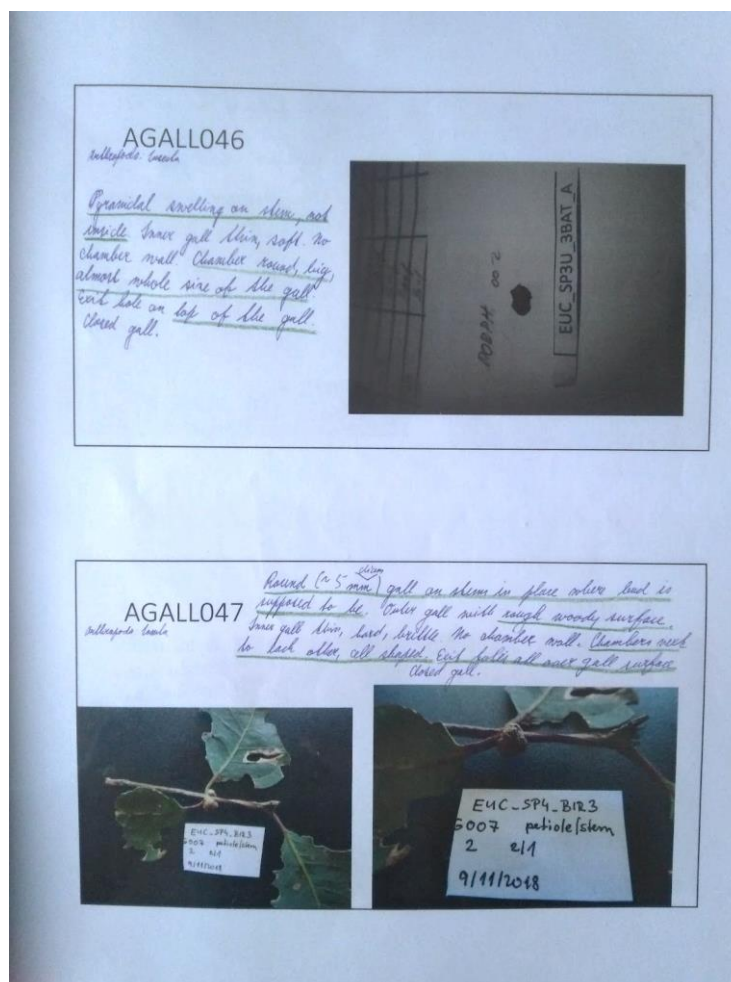
Jedinec stromu	Patro	Morfodruh	Abundance	Simpson (1-D)	Plocha (m ²)
SP4U_2ANT	Podrost	10	363	0,67	1,19
SP4U_3VER	Podrost	10	81	0,68	0,41
SP4U_4BAT	Podrost	10	888	0,54	0,87
SP9C_1ALL	Koruna	10	104	0,68	0,21
SP10C_1ANT	Koruna	9	266	0,62	0,54
SP10C_2ALL	Koruna	9	119	0,69	0,99
SP11C_3CN2	Koruna	9	23	0,84	0,44
SP3U_2ANT	Podrost	9	284	0,36	0,37
SP4U_5ANT	Podrost	9	2150	0,10	0,63
SP9C_2ALL	Koruna	9	122	0,64	0,35
SP10C_1VER	Koruna	8	268	0,43	0,35
SP3U_1ALL	Podrost	8	213	0,68	0,52
SP3U_1ANT	Podrost	8	23	0,85	0,52
SP3U_1CN2	Podrost	8	320	0,58	0,74
SP3U_5CN1	Podrost	8	106	0,68	0,26
SP4U_1ALL	Podrost	8	77	0,61	0,35
SP4U_2VER	Podrost	8	136	0,59	0,97
SP4U_3BIR	Podrost	8	149	0,78	0,82
SP4U_3CN2	Podrost	8	279	0,43	0,40
SP9C_1CN1	Koruna	8	98	0,73	0,35
SP9C_3CN2	Koruna	8	525	0,45	0,40
SP11C_3ANT	Koruna	7	868	0,57	0,96
SP12C_1ALL	Koruna	7	213	0,66	0,79
SP12C_1ANT	Koruna	7	591	0,68	1,12
SP13C_1VER	Koruna	7	176	0,65	0,41
SP3U_3ALL	Podrost	7	514	0,47	0,37
SP3U_4CN2	Podrost	7	585	0,66	1,24
SP4U_4ALL	Podrost	7	110	0,64	0,25
SP4U_5BAT	Podrost	7	982	0,49	0,34
SP4U_5CN1	Podrost	7	48	0,72	0,26
SP10C_1ALL	Koruna	6	14	0,84	0,25
SP11C_2ALL	Koruna	6	4505	0,64	0,84
SP11C_2ANT	Koruna	6	15927	0,41	0,92
SP12C_1VER	Koruna	6	404	0,65	0,99
SP12C_2ALL	Koruna	6	527	0,19	0,52
SP12C_2VER	Koruna	6	130	0,73	1,24
SP14C_1CN2	Koruna	6	105	0,52	0,36
SP14C_1VER	Koruna	6	151	0,65	0,22

SP3U_2CN2	Podrost	6	79	0,46	0,49
SP3U_3BIR	Podrost	6	126	0,35	0,30
SP3U_4CN1	Podrost	6	278	0,60	1,01
SP3U_5BAT	Podrost	6	80	0,71	0,41
SP3U_5BIR	Podrost	6	228	0,48	0,26
SP3U_5CN2	Podrost	6	268	0,52	0,26
SP4U_1ANT	Podrost	6	192	0,72	0,39
SP4U_1CN1	Podrost	6	82	0,60	0,55
SP4U_1CN2	Podrost	6	138	0,73	1,30
SP4U_2CN2	Podrost	6	113	0,61	0,36
SP4U_3ANT	Podrost	6	1152	0,09	0,46
SP4U_4ANT	Podrost	6	62	0,61	0,55
SP4U_4CN1	Podrost	6	184	0,69	0,58
SP4U_4CN2	Podrost	6	219	0,39	1,12
SP4U_4VER	Podrost	6	108	0,46	0,45
SP10C_1CN2	Koruna	5	65	0,25	0,46
SP10C_3ALL	Koruna	5	4088	0,10	0,44
SP10C_3ANT	Koruna	5	1090	0,11	0,23
SP10C_3CN2	Koruna	5	1425	0,28	0,35
SP11C_1ALL	Koruna	5	518	0,07	0,90
SP11C_1VER	Koruna	5	185	0,60	0,63
SP11C_2VER	Koruna	5	10874	0,12	0,55
SP11C_3VER	Koruna	5	93	0,64	0,92
SP13C_1ALL	Koruna	5	137	0,23	0,50
SP13C_1CN2	Koruna	5	36	0,80	0,35
SP14C_3ALL	Koruna	5	107	0,77	0,26
SP3U_2VER	Podrost	5	39	0,66	0,47
SP3U_3BAT	Podrost	5	175	0,57	0,47
SP4U_2ALL	Podrost	5	104	0,62	0,49
SP4U_2BIR	Podrost	5	197	0,57	0,40
SP4U_2CN1	Podrost	5	141	0,65	1,04
SP4U_5BIR	Podrost	5	202	0,20	0,31
SP4U_5CN2	Podrost	5	17	0,64	0,69
SP9C_1ANT	Koruna	5	57	0,42	0,28
SP9C_3ANT	Koruna	5	573	0,08	0,71
SP10C_2ANT	Koruna	4	36	0,70	0,38
SP10C_2VER	Koruna	4	768	0,05	0,65
SP11C_1CN1	Koruna	4	22	0,71	1,00
SP12C_1CN2	Koruna	4	528	0,26	1,14
SP12C_2ANT	Koruna	4	52	0,38	0,62
SP13C_1ANT	Koruna	4	611	0,15	0,50
SP13C_2ALL	Koruna	4	6	0,80	0,43
SP13C_2ANT	Koruna	4	8	0,82	0,22
SP13C_2VER	Koruna	4	547	0,51	0,66

SP13C_3CN2	Koruna	4	1558	0,04	0,80
SP14C_3ANT	Koruna	4	99	0,50	0,25
SP3U_1BAT	Podrost	4	1584	0,03	0,18
SP3U_1VER	Podrost	4	1155	0,35	0,49
SP3U_2BIR	Podrost	4	461	0,26	0,17
SP3U_4BIR	Podrost	4	96	0,37	0,54
SP3U_4VER	Podrost	4	92	0,51	0,18
SP3U_5ANT	Podrost	4	80	0,55	0,92
SP4U_2BAT	Podrost	4	295	0,13	0,64
SP4U_3ALL	Podrost	4	32	0,62	0,36
SP4U_3BAT	Podrost	4	282	0,12	0,18
SP4U_5ALL	Podrost	4	338	0,13	0,82
SP9C_2CN1	Koruna	4	15	0,55	0,18
SP9C_2VER	Koruna	4	18	0,71	0,34
SP9C_3ALL	Koruna	4	1212	0,40	0,47
SP10C_2CN2	Koruna	3	17	0,23	0,42
SP11C_1ANT	Koruna	3	635	0,11	0,90
SP11C_2CN2	Koruna	3	300	0,08	0,95
SP11C_3ALL	Koruna	3	54	0,66	0,88
SP12C_3VER	Koruna	3	84	0,20	0,22
SP13C_3ANT	Koruna	3	37	0,48	0,76
SP13C_3VER	Koruna	3	61	0,28	0,56
SP14C_1ALL	Koruna	3	759	0,50	0,43
SP14C_2ALL	Koruna	3	106	0,14	0,70
SP14C_3CN2	Koruna	3	16	0,54	0,51
SP3U_1BIR	Podrost	3	50	0,44	0,30
SP3U_1CN1	Podrost	3	24	0,49	0,39
SP3U_3CN1	Podrost	3	384	0,53	0,43
SP3U_3CN2	Podrost	3	194	0,29	0,54
SP3U_3VER	Podrost	3	62	0,21	0,26
SP3U_4BAT	Podrost	3	7	0,67	0,22
SP3U_5VER	Podrost	3	333	0,04	0,70
SP4U_1VER	Podrost	3	25	0,49	0,37
SP4U_3CN1	Podrost	3	475	0,05	0,25
SP4U_4BIR	Podrost	3	19	0,50	0,39
SP4U_5VER	Podrost	3	23	0,54	0,31
SP9C_1VER	Koruna	3	20	0,54	0,35
SP9C_2ANT	Koruna	3	9	0,67	0,23
SP10C_3VER	Koruna	2	2730	0,07	0,59
SP12C_3ALL	Koruna	2	101	0,02	0,81
SP13C_2CN2	Koruna	2	6	0,53	0,56
SP3U_2BAT	Podrost	2	53	0,51	0,19
SP3U_2CN1	Podrost	2	137	0,21	0,37
SP3U_5ALL	Podrost	2	910	0,50	0,38

SP9C_3VER	Koruna	2	21	0,26	0,46
SP12C_2CN2	Koruna	1	50	0,00	0,77
SP12C_3ANT	Koruna	1	15	0,00	1,66
SP14C_2ANT	Koruna	1	2	0,00	0,61
SP14C_3VER	Koruna	1	3	0,00	0,43
SP3U_4ALL	Podrost	1	140	0,00	0,77
SP4U_1BIR	Podrost	1	294	0,00	0,13
SP11C_1CN2	Koruna	0	0	0,00	1,00
SP13C_3ALL	Koruna	0	0	0,00	0,50
SP14C_2CN2	Koruna	0	0	0,00	0,89
SP14C_2VER	Koruna	0	0	0,00	0,70
SP3U_2ALL	Podrost	0	0	0,00	0,26
SP3U_3ANT	Podrost	0	0	0,00	0,73
SP4U_1BAT	Podrost	0	0	0,00	0,33
SP9C_1CN2	Koruna	0	0	0,00	0,28
SP9C_2CN2	Koruna	0	0	0,00	0,23
SP9C_3CN1	Koruna	0	0	0,00	0,40

Příloha 2: Ukázka manuálu používaného k identifikaci hálek na živém a suchém listí.



2022



13. 7. 2022

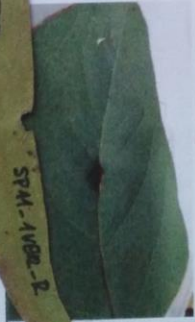
AGALL095

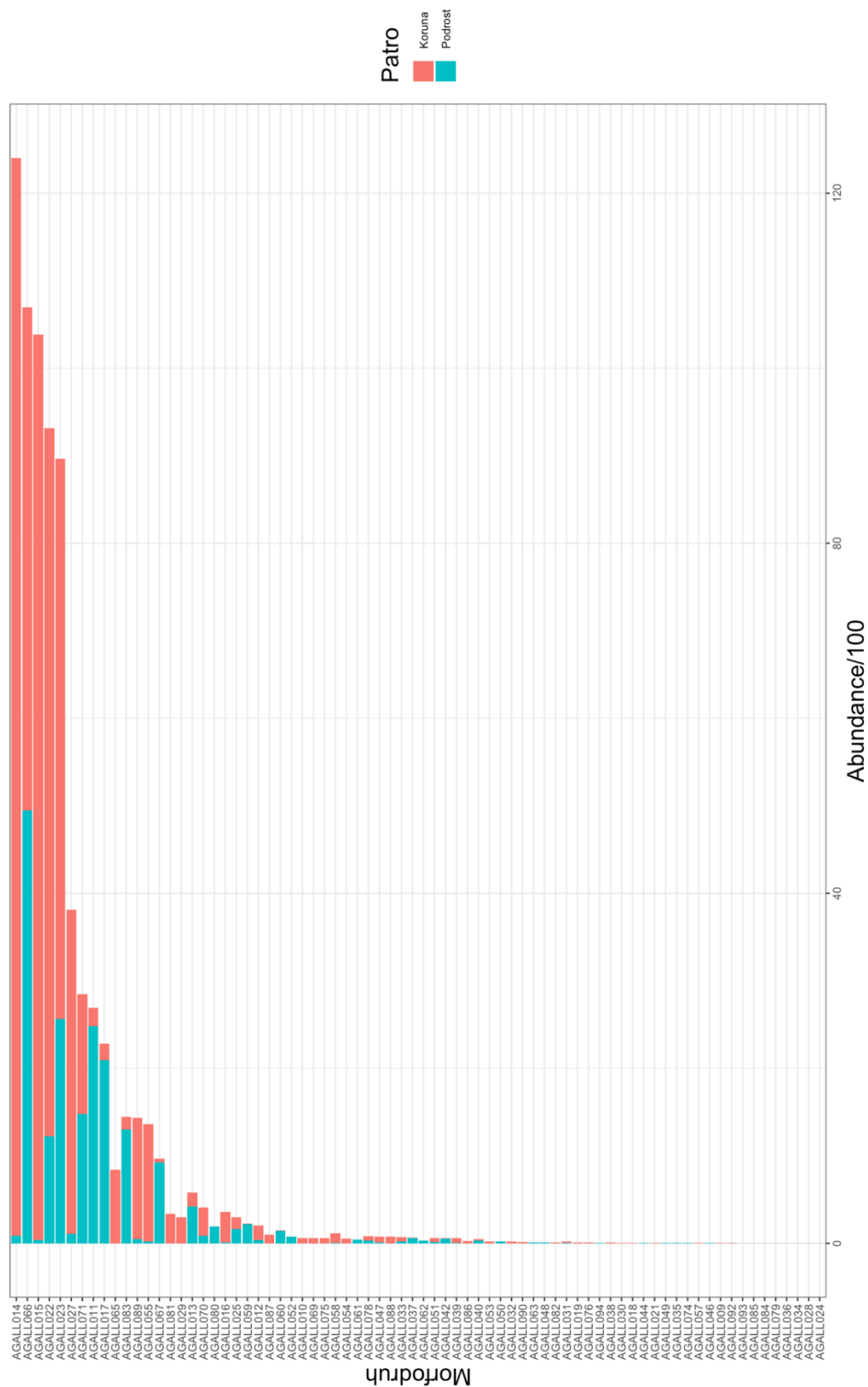
Elongated, swelling on main vein underside
upper slightly concave

El. swell main vein

Upper - vein burst open

Under - slightly concave





Příloha 3: Abundance jednotlivých morfodruhů hálek v podrostu a korunách *Eucalyptus tereticornis*.