

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Mohou drobní zemní hlodavci ovlivňovat
přirozenou obnovu tropického pralesa?**
(literární rešerše)

Bakalářská práce

Anna Elexhauserová
Školitel: doc. RNDr. František Sedláček, CSc.

České Budějovice
2011

Elxhauserová A. 2011. *Mohou drobní zemní hlodavci ovlivňovat přirozenou obnovu tropického pralesa? (literární rešerše)* [Can small terrestrial rodents affect the natural regeneration of tropical forest? (review). Bc. Thesis, in Czech] – 31 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

In my bachelor thesis, I focused on the question if small terrestrial rodents can affect natural regeneration of tropical forest. In this work, I summarize knowledge about rodents acting as dispersers of tree seeds and I mention the factors affecting rodents in treating with seeds.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala 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 bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích 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 dne 28. 4. 2011

.....
Anna Elxhauserová

V první řadě bych chtěla poděkovat svému školiteli Františku Sedláčkovi za mnohé cenné rady a pomoc při vypracování mé bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala všem svým přátelům a příbuzným za velkou psychickou podporu a technickou pomoc a obzvláště pak bráchovi za důkladnou závěrečnou kontrolu práce.

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Literární rešerše	2
2.1 Tropické pralesy a jejich ohrožení.....	2
2.2 Šíření semen.....	3
2.3 Hromadné plození stromů.....	5
2.4 Hlodavci a plody stromů.....	6
2.4.1 Co dělá hlodavec se semenem	7
2.5 Prováděné pokusy	8
2.6 Druhy hlodavců.....	12
2.6.1 Malé druhy.....	13
2.6.1.1 Čeleď pytloušovité (<i>Heteromyidae</i>)	13
2.6.1.2 Čeleď myšovité (<i>Muridae</i>)	13
2.6.2 Středně velké druhy	14
2.6.2.1 Čeleď myšovité (<i>Muridae</i>)	14
2.6.2.2 Čeleď veverkovité (<i>Sciuridae</i>)	16
2.6.2.3 Čeleď korovité (<i>Echimyidae</i>).....	17
2.6.3 Velké druhy.....	17
2.6.3.1 Čeleď agutiovití (<i>Dasyproctidae</i>).....	17
2.7 Jak ovlivňují hlodavci stromy.....	18
2.8 Faktory ovlivňující preference hlodavců pro semena – velikost semen.....	20
2.8.1 Velikost semen v rámci druhu	20
2.8.2 Velikost semen mezidruhově.....	21
2.9 Faktory ovlivňující chování hlodavců – množství dostupných semen.....	21
2.9.1 Zahřabat či zkonzumovat?	22

2.9.2 Vzdálenost zahrabání	22
2.10 Faktory ovlivňující chování hlodavců – vliv habitatu	23
3 Závěr a další otázky	24
Literatura.....	26

1 Úvod

Již dříve bylo zjištěno, že v lesích mírného pásu, které obývá celá řada drobných zemních hlodavců, může docházet k ovlivňování obnovy lesa prostřednictvím predace semen a okusování semenáčků stromů (Heroldová 2002, Suchomel and Heroldová 2004, Suchomel and Heroldová 2008). Já jsem se rozhodla věnovat se ve své bakalářské práci tomu, jakým způsobem tento proces funguje v tropickém pásu.

Z dosavadních výzkumů týkajících se této problematiky je zřejmé, že hlavními predátory semen v lesích tropického pásu jsou například pekari páskovaný (*Pecari tajacu*), tapír jihoamerický (*Tapirus terrestris*), různé druhy primátů či ptáků (Altrichter et al. 2001, Dew and Wright 1998, Fragoso and Huffman 2000, Howe 1977, Jones et al. 2008, Julliot 1997, Kelly 2002, Van der Wall et al. 2005). Avšak i drobní zemní hlodavci, kteří jsou v pralesích velmi početní, se, obzvláště pak v posledních letech, stali objektem mnoha studií, především pak z pralesů neotropické oblasti. Já jsem se pokusila shromáždit data z těchto výzkumů drobných zemních hlodavců ve své práci a ukázat, že i oni se semeny v pralesích živí a že tudíž mohou mít určitý vliv (který pak může být ovlivněn nejrůznějšími faktory) na přirozenou obnovu pralesa.

2 Literární rešerše

2.1 Tropické pralesy a jejich ohrožení

Tropické deštné pralesy jsou ekosystémem, který je velmi ohrožen lidskou činností. Jedná se například o ztrátu a fragmentaci původních habitatů kácením pralesů a tím způsobené změny podmínek (například jde o změny množství dostupného světla, o změny vlhkostních poměrů či o změny v množství listového opadu) nebo také o přímý lov živočichů a o nelegální obchodování s živočichy. Přímý lov se týká z většiny velkých a středně velkých živočichů obývajících pralesy, zatímco drobní hlodavci, kteří nejsou pro lovce tak atraktivní kořistí, zůstávají lovem takřka nedotčeni. Počty velkých a středně velkých savců se tedy snižují, což je dáno i jejich poměrně (ve srovnání s drobnými hlodavci) málo početnými populacemi a pomalým růstem populací. Může tedy dojít k situaci, kdy drobní hlodavci jsou jedinými živočichy obývajících prales (DeMattia et al. 2006, Dirzo et al. 2007, Iob and Vieira 2008, Mendoza and Dirzo 2007).

I fragmentace a deforestace má větší vliv především na velké a středně velké savce. V malých fragmentech pralesa se naopak nachází mnoho jedinců drobných hlodavců, tento jev popsal Chinchilla (2009) na příkladu druhu pytlouše Desmarestova (*Heteromys desmarestianus*) z Kostariky, kdy jedinci tohoto druhu žijící v malém fragmentu nemohou překonat území obklopující daný fragment a případně se tak šířit do fragmentů dalších, neboť toto území je vyplněno bezlesím, které zvířatům neposkytuje ochranu a potravu. K mnoha žijícím jedincům ve fragmentech přispívá i fakt, že zde většinou již nežijí velcí savci a tedy potencionální přirození predátoři hlodavců.

Dochází tedy k situaci, kdy nastává nepoměr mezi malými hlodavci a velkými savci žijících v pralesích, ubývá i živočišných druhů a tedy dochází ke změnám v interakcích mezi živočichy navzájem i mezi živočichy a rostlinami (Chinchilla 2009). Díky tomu, že se v narušených pralesích nenalézají velcí savci, kteří jsou přirozenými predátory semen stromů s velkými semeny, jsou tyto stromy ve výhodě. Naopak stromy s malými semeny, kterými se živí drobní hlodavci, kterých je naopak v pralesi dostatek, jsou v nevýhodě a jsou vystaveny většímu predáčnickému tlaku. Zvyšuje se tedy počet

stromů s velkými semeny, jejichž semenáčky mají oproti semenáčkům ostatních druhů výhodu, že je při růstu jednoduše zakryjí (Dirzo et al. 2007, Mendoza and Dirzo 2007).

2.2 Šíření semen

K rozšiřování pralesů tropického pásu dochází pomocí semen mnoha druhů stromů, které zde rostou. Tropické pralesy jsou obecně, co se týče jednotlivých stromových druhů, velmi bohaté - ze všech typů lesa jsou právě ony nejbohatší. To samé platí i u počtu semenožravých savců zde žijících (Jones et al. 2008). Semena stromů se mohou šířit dvěma způsoby - primární disperzí (šíření semene přímo z mateřské rostliny) a sekundární disperzí.

Sekundární disperze je jev, při kterém dochází k šíření semen rostlin buď pomocí nějakého abiotického faktoru (např. vítr či voda) nebo pomocí organismů. Týká se jak semen spadlých na zem z rodičovského stromu, tak se může týkat i semen nalézajících se v trusu některých větších druhů živočichů, například primátů (Theimer 2003). K disperzi semen prostřednictvím drobných hlodavců dochází, když si jedinci semena zahrabávají jako své zásoby potravy. Jde tedy o vztah mezi druhem rostliny a druhem hlodavce, kdy rostlina poskytuje hlodavci potravu v podobě plodů, zatímco hlodavec poskytuje rostlině šanci vyklíčit prostřednictvím zahrabávání jejich semen (Klinger and Rejmánek 2009). Tento vztah mezi rostlinou a hlodavcem bývá někdy označován jako mutualistický.

Semena si hlodavci mohou zahrabávat v podstatě dvěma možnými způsoby. Zaprvé mohou hromadit semena ve velkém množství na jednom místě, k tomuto většinou dochází v norách hlodavců, tedy relativně hluboko pod zemí (což většinou znamená příliš hluboko a semeno tedy již není schopno vyklíčit). Tento jev bývá v literatuře označován jako *larderhoarding*, což by se dalo do češtiny volně přeložit jako hromadění semen v jedné zásobárně. Druhou možností pak je zahrabávání semen po jednom, většinou jen několik málo centimetrů pod povrch země, přičemž někdy ani nemusí být celé semeno zahrabáno kompletně a jeho část může zůstat nezakryta. Semena jsou v tomto případě zahrabávána buď přímo do země či jen překryta vrstvou spadlého listí. Tento proces, se kterým se lze potkat u malých až středně velkých živočichů obývajících mírný i tropický pás, bývá v literatuře označován jako

scatterhoarding, což by se do češtiny dalo volně přeložit jako hromadění semen do rozptýlených skrýší (Cole 2009, Kitamura et al. 2008, Price et al. 2000).

To, že semeno po zahrabání drobným hlodavcem dostane šanci vyklíčit, je způsobeno faktem, že hlodavec nikdy zpětně nedohledá všechna semena, která zahrabal. I když většinu semen, která zahrabali, hlodavci opět vyhrabou, ohromné celkové množství všech semen a všech hlodavců přispívá k tomu, že i ono malé procento (například Brewer and Webb (2001) uvádí ve své studii z Belize, že je to přibližně 1%) zapomenutých a nedohledaných semen dostačuje, aby se stromy mohly pomocí nich úspěšně šířit (Blate et al. 1998, Brewer and Rejmánek 1999, Iob and Vieira 2008, Janzen 1971, Van der Meer et al. 2008). Také tomu napomáhá fakt, že hlodavci zahrabou více semen, než mohou ve skutečnosti zvládnout zkonzumovat (Price et al. 2000). Výhodou *scatterhoarding*u pro hlodavce je to, že jen konkrétní jedinec, který semeno zahrabal, zná jeho přesnou polohu a pro budoucí využití semene jako potravy je tedy oproti ostatním hlodavcům ve výhodě (Brewer and Webb 2001).

Pro stromy je pak *scatterhoarding* výhodný z několika důvodů, které napomáhají snadnějšímu vyklíčení jejich semen. Tím, že je semeno zahrabáno, je nadále vystaveno nižší predaci, než kdyby zůstalo nezahrabané, protože pro predátory semen je snazší objevit semeno volně ležící na povrchu země. Dále se také zahrabané semeno nalézá ve stálejším prostředí, než na povrchu, v zemi je například konstantnější teplota či okolní vlhkost. Toto vše platí ovšem jen za podmínky, že semeno není zahrabáno příliš hluboko, většinou se jako maximální hloubka, ve které ještě semena mohou vyklíčit, uvádí 20 cm (Brewer and Rejmánek 1999, Cole 2009). Dalším faktorem výhodným pro stromy je to, že semena nejspíše klíčí v případě, že se v jejich bezprostředním okolí nenacházejí další semena, čehož je pomocí *scatterhoarding*u docíleno. Pokud by totiž měla semena klíčit ve skupině s dalšími semeny, byla by vystavena vyššímu riziku predace, neboť pro predátory je snazší najít semena, která se nacházejí ve velkých skupinách (a je tomu tak i v případě, že jsou semena zahrabána). Proto se u některých druhů stromů, u kterých je běžné, že semena musí klíčit pohromadě s ostatními (například semena šířená pomocí trusu primátů, ve kterém se zpravidla nalézá velké množství semen), vyvinul vyšší obsah látek toxických pro jejich případné predátory (Blate et al. 1998).

2.3 Hromadné plození stromů

Některé druhy stromů produkující semena, která slouží drobným hlodavcům jako potrava, plodí pravidelně každý rok či průběžně po celý svůj život. U jiných druhů se ale vyskytuje takzvané hromadné plození. Jde o jev, kdy u některých druhů rostlin existují doby (několik měsíců jednou za několik let), kdy intenzivně kvetou a plodí a naopak po zbytek času neplodí vůbec (po tuto dobu rostliny shromažďují zdroje, aby pak mohly plodit ve velkých množstvích) (Kelly and Sork 2002).

Tento jev se velice často vyskytuje u stromů z čeledi *Dipterocarpaceae*, pro kterou existuje několik studií z orientální oblasti (Ashton et al. 1988, Curran and Leighton 2000, Janzen 1974). Další čeledí je *Acanthaceae* z etiopské oblasti, u které se kromě hromadného kvetení a plození objevuje i hromadné umírání dospělých jedinců rostlin, aby tak poskytly dostatek světla klíčovím semenům (Tsvuura et al. 2011). Ve stejné oblasti se pak lze hromadné plození nalézt i u čeledi *Ceasalpiniaceae* (Newbery et al. 2006). Z australské oblasti lze uvést například čeleď *Malvaceae* (Nadolny (1999), který ve své práci uvádí, že většina stromů rostoucí v dané oblasti plodí hromadně) nebo *Sapotaceae* (Connell and Green 2000). Pro neotropickou oblast jsou to například čeledi *Chrysobalanaceae* a *Sapotaceae* (Norden et al. 2007).

V době hromadného plození se může na jednom stromě vyskytovat přibližně 1000 – 10 000 semen (Forget et al. 1998). Druhy stromů, které plodí tímto způsobem, plodí většinou ve společném časovém úseku, či jejich doby plození na sebe navazují. Některé ze stromových druhů plodí výhradně v těchto dobách, některé pak plodí v omezeném množství i mimo dobu hromadného plození. V rámci jednoho rostlinného druhu je pro jedince výhodnější plodit hromadně, než průběžně. Je to dáno tím, že na semena vzniklá během hromadného plození je vyvíjen větší predáčnický tlak a tím pádem přežívají semena s vyšší fitness, než je tomu u jedinců plodících průběžně (Tsvuura et al. 2011). V době, kdy stromy plodí, je k dispozici velké množství semen a tudíž je potrava pro hlodavce snadno dostupná (Nakagawa et al. 2007, Van der Meer et al. 2008). I mezi jednotlivými hromadnými plozeními je samozřejmě v lese mnoho semen různých druhů stromů a lián, které neplodí hromadně, avšak v době hromadných plození je množství těchto semen v porovnání s hromadně plozenými semeny zanedbatelné (Blate et al. 1998). V obdobích, kdy stromy zrovna hromadně neplodí,

jsou populace drobných hlodavců udržovány na určité minimální hladině početnosti právě těmito průběžně plodícími druhy. Druhy hromadně plodící pak způsobují fluktuace v počtech hlodavců (Jansen et al. 2004, Klinger and Rejmánek 2009). To, že se v dobách mimo hromadná plození v lesích nachází jen omezené množství semen, zabraňuje tomu, aby se počty hlodavců staly příliš vysokými a aby se tak hlodavci stali nebezpečím pro stromy (Tsvuura et al. 2011).

Kromě toho, že je pro drobné hlodavce hromadné plození stromů výhodné kvůli velkému množství dostupné potravy v jeden čas, výhodou je také to, že je pro ně mnohem snazší nalézt semena, pokud se vyskytují ve velkých množstvích, jak tomu právě v tomto případě je. Naopak semena rozmístěna v pralese v malých množstvích či po jednom jsou pro hlodavce obtížně detekovatelná (Janzen 1971).

Pro stromy je pak hromadné plození také důležité, protože umožňuje přežití a vyklíčení dostatečného počtu jejich semen, neboť při tak ohromném množství semen dostupných v jeden čas je pravděpodobné, že nebudou všechna zkonsumována hlodavci (Jansen et al. 2004). Toto bývá uváděno jako jedna z hlavních příčin, proč se hromadné plození u stromů vyvinulo (Kelly 1994, Silwertown 1980). Druhým vysvětlením tohoto jevu je pak různá dostupnost zdrojů pro rostlinu v čase (Kelly 1994). Hromadné plození se často vyskytuje právě u těch druhů stromů, které trpí vysokou mírou predace semen (Jansen et al. 2004). Například Norden et al. (2007) uvádí ve své studii z Francouzské Guyany, že většina druhů stromů zde rostoucích, u kterých se vyskytuje hromadné plození, je rozšiřováno živočichy. V době hromadného plození vydrží plody stromů (ať už na povrchu země nebo i zahrabané) netknuté déle, než je tomu mimo tuto dobu. V době mimo hromadné plození zmizí plody spadané na zem rychleji a jsou také rychleji opětovně vyhrabány ze skrýší (Janzen 1971, Theimer 2001). Jansen et al. (2004) uvádí ve své práci z Francouzské Guyany, že v dobách, kdy je v pralese k dispozici hodně semen, je 4,5 krát větší šance, že semeno vyklíčí, než když je semen nedostatek.

2.4 Hlodavci a plody stromů

Drobní hlodavci fungují jako hlavní predátoři semen stromů. Predace semen a jejich přemísťování v rámci pralesa pomocí drobných hlodavců jsou hlavními faktory, které ovlivňují stromy, ať už jako jednotlivce nebo jako populace, či dokonce celá

společenstva. Hlavní věcí, která je tímto způsobem ovlivněna je to, kolik stromů je schopno vyklíčit ze semen (Iob and Vieira 2008). Semena jsou pro drobné hlodavce vyhledávaným zdrojem potravy, protože jejich výživová hodnota je poměrně vysoká (Martínez-Gallardo and Sánchez-Cordero 1993). Drobní hlodavci mají na tvrdá semena stromů uzpůsobené své zažívání (Wells et al. 2009). Někteří z hlodavců navíc fungují, jak již bylo zmíněno, jako rozšiřovači semen tím, že je zahrabávají. Obecně se dá říci, že přímá predace má na semena negativní vliv, zatímco rozšiřování semen zahrabáváním má vliv pozitivní (Bagchi 2005, Brewer and Webb 2001, DeMattia et al. 2006, Schupp 1988, Wells and Janzen 1971). Hlodavci, kteří semena zahrabávají, nemají v přímém úmyslu jejich rozšiřování a tím přispívají k šíření stromů, dělají to pouze za účelem uschování potravy do budoucnosti.

2.4.1 Co dělá hlodavec se semenem

Narazí-li hlodavec na semeno či plod stromu, je několik možností, co s ním může udělat. Zprv ho může přímo na místě zkonsumovat. To buď v případě, že tento druh hlodavce semena nikdy nezahrabává, ale vždy pouze jen konzumuje, anebo v případě, že sice jde o druh hlodavce, který je schopný zahrabávat, ale v onom konkrétním případě je pro daného jedince výhodnější semeno zkonsumovat na místě. Obecně i druhy, které jsou schopny zahrabávat, v průměru lehce preferují přímou konzumaci před zahrabáváním (např. Kitamura et al. 2008). Rozhodne-li se jedinec pro přímou konzumaci semene na místě, kde ho našel, je stále vystaven riziku predace, které je většinou vyšší, než kdyby si semeno odtáhl na jiné, více skryté a chráněné místo. Semeno tedy musí být dostatečně velké (nebo musí být semen velké množství), aby se mu toto riskování vyplatilo (Wells and Bagchi 2005). To, jak se hlodavec rozhodne naložit s daným semenem, závisí na několika faktorech, o kterých se zmíním níže.

Další možností, která může nastat, je přesun semene. Pokud hlodavec semeno přesune z místa nálezů pryč, může opět nastat několik alternativ. Hlodavec může semeno hned po jeho přesunutí zkonsumovat, což je nejčastější osud přesunutých semen - dochází k tomu minimálně ve třech čtvrtinách případů (Iob and Vieira 2008, Jones et al. 2008, Klinger and Rejmánek 2009, Schupp 1988). Dále ho pak může zahrabat, a to buď zatahnout do své nory (kam bývá semen často zataženo více, tzv. *larderhoarding*) nebo zahrabat jedno samotné semeno (tzv. *scatterhoarding*). Rozhodne-li se hlodavec pro zahrabání semene, musí to pro něj být energeticky

výhodné, teoretická budoucí konzumace semene musí vykompenzovat energii, kterou hlodavec věnuje jeho zahrabání a předcházejícímu přesunu. Zahrabání musí být výhodnější než přímá konzumace či konzumace ihned po přesunu semene, ale také třeba než parazitování na semenech zahrabaných jinými jedinci (Kraus 1983). Rozhodne-li se hlodavec semeno zahrabat, musí být opět větší pravděpodobnost, že semeno najde a vyhrabe on sám, než že ho vyhrabe nějaký jiný jedinec.

V některých případech může dojít i k tomu, že semeno, které již bylo jednou hlodavcem zahrabáno, je poté, co ho hlodavec znovu vyhrabe, ještě jednou zahrabáno na jiném místě. K tomuto sekundárnímu zahrabání může dojít buď prostřednictvím toho samého jedince, který semeno již dříve zahrabal, ale také i prostřednictvím jiného jedince (Forget et al. 1998). Místo, kam je semeno zahrabáno podruhé, bývá zpravidla vzdálenější od zdroje, než místo prvního zahrabání (Theimer 2001). Tato skutečnost nasvědčuje tomu, že čím dále od zdroje hlodavec semeno zahrabe, tím cennější pro něj je. Zahrabe-li tedy hlodavec jedno a to samé semeno podruhé, musí být semeno nutně pro něj cenné, a proto ho zahrabává dál, kde není tak vysoká pravděpodobnost, že semeno najde jiný jedinec. Nejdlejší zaznamenaná vzdálenost, do které bylo zahrabáno semeno po vyhrabání z první skrýše, je 160 m od původního zdroje semen (Jansen et al. 2004). Může ale nastat i případ, že semeno je vyhrabáno z první skrýše a následně podruhé zahrabáno na tom samém místě. Jsou známy dokonce i případy, kdy je jedno semeno zahrabáno třikrát po sobě, nebo i vícekrát (Jansen et al. 2004).

2.5 Prováděné pokusy

Na téma vlivu drobných hlodavců a i obecně savců či živočichů na obnovu, růst a vývoj pralesů vzniká v současnosti mnoho prací. Protože tropické pralesy jsou velmi ohroženým biotopem, je toto téma, které může přispět k porozumění jejich fungování, opravdu aktuální.

Nejvíce výzkumů bylo prováděno v neotropických pralesích, například v Kostarice (Chinchilla 2009, Cole 2009, De Mattia et al. 2004, De Mattia et al. 2006), v Belize (Brewer 2001, Brewer and Rejmánek 1999, Brewer and Web 2001, Klinger and Rejmánek 2009), v Brazílii (Iob and Vieira 2008, Pinto et al. 2009), v Mexiku (Dirzo et al. 2007, Mendoza and Dirzo 2007), v Panamě (Forget 1993, Forget and Milleron 1991, Schupp 1988) nebo ve Francouzské Guyaně (Jansen et al. 2004). Méně

výzkumů pak probíhalo ve zbylých tropických pralesích světa, jako příklad lze uvést Indonésii (Blate et al. 1998), Malajsii (Nakagawa et al. 2007, Van der Meer et al. 2008, Wells and Bagchi 2005), Borneo (Wells et al. 2009) nebo Thajsko (Kitamura et al. 2008) z orientální oblasti a Papuu-Novou Guineu (Jones et al. 2008) a Austrálii (Theimer 2001, Theimer 2003) z australské oblasti. Ve své práci pak neuvádím žádnou práci zabývající se drobnými hlodavci z etiopské oblasti.

Ve výzkumu dané problematiky se dá setkat s různými přístupy. Hlavní metodou je zkoumání ploch, do kterých je umožněn přístup různým typům živočichů. Nejčastější je pak srovnávání ploch, do kterých je umožněn přístup všem živočichům (tedy otevřených kontrol) s plochami, do kterých mohou vstupovat jen drobní hlodavci případně ještě s plochami, které nejsou přístupny žádným živočichům (kromě malých bezobratlých). Plochy bývají ohraničeny pletivem zapuštěným do země, ve kterém, v případě že mají mít do plochy přístup drobní hlodavci, se u země nacházejí malé otvory, které umožňují hlodavcům vstup (např. Brewer and Rejmánek 1999, DeMattia et al. 2004, Iob and Vieira 2008). Naopak, pokud nemá být plocha přístupná ani drobným hlodavcům, je vhodné umístit kolem horního okraje jejího oplocení pruh z hladkého plastu, který zamezí hlodavcům ve šplhání přes pletivo, z kterého je ohraničení vyrobeno (DeMattia et al. 2006) a také zapustit pletivo alespoň 5 cm pod povrch země, aby se zamezilo hlodavcům v podhrabání se do zkoumané plochy. Jsou různé názory na to, jaká má být minimální vzdálenost mezi plochami, průměr se pohybuje mezi 15 – 50 m (např. Forget et al. 1998). Do těchto ploch pak bývají umístěna zkoumaná semena, předem spočítaná a označená. Například Blate et al. (1998) uvádí, že semena do ploch byla umístována tím způsobem, že byla házena z výšky přibližně 50 cm, aby tak byl napodoben přirozený proces padání semen na zem z plodících stromů. Pro pokusy jsou vybírána zdravá semena, tedy ta, která nejsou viditelně poškozena, napadena hmyzem nebo houbovým patogenem. Snadným způsobem, jak zjistit, zda je semeno napadeno, je vložení semen do vody. Pokud semeno plave na hladině, je napadeno (např. Cole 2009). V případě, že určitý druh stromu má velké dužnaté plody, bývají někdy semena z těchto plodů vyjímána a pro pokusy se používají pouze tato semena (např. Forget and Milleron 1991).



Obr. 1 – Výzkumné plochy bez přístupu živočichů (uprostřed) a se vstupem umožněným pouze drobným hlodavcům (vpravo) (převzato z: http://www.environment.ucla.edu/ctr/staff/Mendoza_Eduardo.html, 21. 4. 2011).

Značení semen probíhá v podstatě dvěma hlavními způsoby. Zaprvé je to značení fluorescenční barvou, které se používá zpravidla pro velmi malá semena (Mendoza and Dirzo 2007). Druhým a častějším způsobem je pak značení semen pomocí vlasce dlouhého přibližně 1 – 1,5 m, který je přidělán k semenu a na jehož druhém konci se umístí například značka z lepicí pásky či značka s fluorescenční barvou (např. Van der Meer et al. 2008). Takto označená semena lze do ploch umístit tak, že cedulky na koních vlasců jsou zahrabány pod listový opad, zatímco jen semena zůstávají viditelná (Cole 2009), aby značení nijak neovlivňovalo hlodavce. V dodatečných pokusech bylo ale zjištěno, že hlodavci tímto způsobem značení ovlivnění nejsou a přemísťují stejnou měrou semena označená i neoznačená. Tyto značky jsou důležité k tomu, aby mohla být semena po přemístění hlodavci dohledána. Dostatečně dlouhý vlasec pak způsobí, že zahrabe-li hlodavec semeno (ať již jde o *scatterhoarding* nebo o *larderhoarding*), značka na konci vlasce zůstane viditelně na povrchu. Je ovšem možné, že tento typ značení semen, kdy je v malé části narušen povrch semene, může například urychlit hnití semene a tím se semeno stává pro hlodavce méně atraktivní (to však jen v případě, že by semeno bylo hlodavcem nalezeno až po dlouhé době od jeho umístění do zkoumané plochy) (Jansen et al. 2004). Značení dlouhými značkami má ale oproti značení barvou přímo na semeno jasnou výhodu v tom, že lze pomocí něj dohledat v pralese i semena zahrabaná hlouběji pod zem, což u semen značených barvou možné není.



Obr. 2 – Značení semen pomocí vlasce a cedulek (převzato z: http://www.ruffordsmallgrants.org/rsg/projects/torbj%C3%B8rn_haugaasen, 21. 4. 2011).

Alternativou k těmto klasickým pokusům se zkoumanými plochami s přístupem pro různé skupiny živočichů pak uvádí Mendoza and Dirzo (2007) ve své studii z Mexika. V pralese byly umístěny ohraničené plochy a do každé z nich byl umístěn právě jeden jedinec pytlouše Desmarestova (*Heteromys desmarestianus*), kterému bylo pletivem ohraničující plochu zabráněno v úniku. Do každé plochy byl také dán určitý počet různě velkých semen a byly zkoumány preference zvířat pro tato semena. Výsledky z těchto ploch pak byly srovnávány s výsledky z laboratoře, kde byli pytlouši také drženi po jednom a bylo jim nabízeno stejné složení semen.

Po nalezení semene může nastat několik situací. Semeno může být zkonzumováno (úplně, pak je nalezena pouze značka, nebo částečně) nebo může být zahrabáno (*scatterhoarding* nebo *larderhoarding*). Může samozřejmě také nastat situace, že semeno není ze zkoumané plochy vůbec přemístěno anebo také situace, že semeno nejde dohledat (např. Jansen et al. (2004) uvádí ve své práci, že dohledáno bylo 55% semen). To může být samozřejmě způsobeno tím, že při každém prováděném pokusu je dána maximální vzdálenost od ploch, ve které jsou semena dohledávána, a je možné, že semena jsou hlodavci zatažena do ještě větší vzdálenosti. Například Forget et al. (1998) uvádí minimální vzdálenost pro dohledávání semen 10 m u těch malých a 20 m u velkých (s tím, že ideální vzdálenost pro všechna semena při dostatku času by měla být alespoň 30 – 50 m). U dohledaných semen pak lze zaznamenávat například

vzdálenost od ploch či směr nebo také hloubku, do jaké je semeno zahrabáno (např. Van der Meer et al. 2008).

Je-li nalezené semeno očividně alespoň z části zkonsumované, je vhodné určit, jaký druh organismu to způsobil. Určování probíhá pomocí otisků na semenu. Jsou-li na semenu patrné otisky zubů, bylo konzumováno savcem, v případě, že by semeno konzumoval nějaký ptačí druh, otisky zubů by samozřejmě chyběly. Semeno může být také konzumováno hmyzem, v tom případě na něm zpravidla lze nalézt malé dutiny (a v těchto dutinách v některých případech i samotného hmyzího jedince). Jedná-li se o semeno zkonsumované savcem, podle velikosti otisků zubů lze určit velikost savce (Brewer and Rejmánek 1999, Jones et al. 2008). Alternativou je pak zjišťování druhů navštěvujících plochy pomocí instalovaných kamer či automatických fotoaparátů. Dalším způsobem, který uvádí Mendoza and Dirzo (2007) je nasypání kruhu z písku kolem semen umístěných ve zkoumané ploše. Po nějaké době bylo možné podle stop v písku určit jejich původce. Zůstává ovšem otázkou, zda plocha z písku, tedy v lese pro hlodavce něco neobvyklého, zvířata neovlivňovala.

Dalšími možnými způsoby výzkumu této problematiky je zkoumání toho, zda i poškozená semena jsou schopna vyklíčení. Používají se semena poškozená hlodavci do různé míry (semena zkonsumovaná do méně než poloviny, do poloviny či do více než poloviny), která se následně nechávají klíčit. Jejich klíčivost se pak porovnává se semeny nepoškozenými (Jones et al. 2008).

Na lokalitách, kde se výzkumy provádí, je také vhodné pokusit se odchyťvat živé jedince drobných hlodavců, například pomocí Shermanovy pasti, a poté je určit, aby tak byli známi potenciální predátoři a rozšiřovatelé semen (např. Dirzo et al. 2007).

2.6 Druhy hlodavců

Většina všech prací, zabývajících se problematikou rozšiřování pralesů tropického pásu vlivem drobných hlodavců, uvádí několik hlavních druhů hlodavců zodpovědných za šíření semen. Hlodavci se dají přibližně rozdělit na tři skupiny podle jejich velikosti, tedy na druhy malé, středně velké a velké. Velikost jednotlivých druhů je důležitá hlavně kvůli tomu, že určuje, jak velkými semeny se budou tyto hlodavci živit. Většina druhů hlodavců žijící v pralesích je aktivní přibližně od půlnoci do rozbřesku (Van der Meer et al. 2008).

Kromě druhů hlodavců se pak ve výzkumech občas objevují i savci z jiných skupin. Jako příklad lze uvést tyto druhy: pekari bělobradý (*Tayassu pecari*) (Fisher, 1814) a pekari páskovaný (*Pecari tajacu*) (Fisher, 1814) jako zástupce sudokopytníků (De Mattia et al. 2006, Job and Vieira 2008), tapíra jihoamerického (*Tapirus terrestris*) (Brünnich, 1771) jako zástupce lichokopytníků (Job and Vieira 2008) nebo tanu (*Tupaia minor*) (Raffles, 1821) jako zástupce tan (Wells et al. 2009).

2.6.1 Malé druhy

2.6.1.1 Čeleď pytloušovití (*Heteromyidae*)

Rod pytlouš (*Heteromys*)

Pytlouš Desmarestův (*Heteromys desmarestianus*) (Desmarest, 1817) je nejběžnějším druhem zaznamenaným ve velkém počtu studií (to ale může být dáno také tím, že více studií pochází z neotropických oblastí, které právě tento druh hojně obývá) (např. Brewer and Rejmánek 1999, Cole 2009, Dirzo and Mendoza 2007, Klinger and Rejmánek 2009). Vyskytuje se v neotropické oblasti, od jižního Mexika po severozápadní Kolumbii. Patří mezi malé druhy hlodavců, s délkou těla přibližně 60 – 125 mm a váhou asi 37 – 85 g (Alderton 1996, Nowak 1991).



Obr. 3 – Pytlouš Desmarestův (*Heteromys desmarestianus*) (převzato z: http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/resources/Grzimek_mammals/Heteromyidae/Heteromys_desmarestianus.jpg/view.html, 21. 4. 2011).

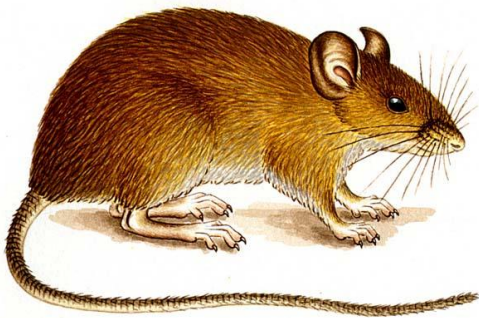
2.6.1.2 Čeleď myšovití (*Muridae*)

Rod křeček (*Oryzomys*)

Zástupci tohoto rodu mají tělo dlouhé přibližně 93 – 203 mm a váhu asi 40 – 80 g.

Křeček (*Oryzomys talamancae*) (Baird, 1857) se vyskytuje v neotropické oblasti, ve východní Kostarice, Panamě, Kolumbii, severní Venezuele a Ekvádoru (Nowak 1991). Tímto druhem se ve své studii zabývali De Mattia et al. (2004).

Křeček (*Oryzomys oniscus*) (Thomas, 1904) se vyskytuje v neotropické oblasti, v Brazílii. Druhem se zabývali Pinto et al. (2009).



Obr. 3 – křeček (*Oryzomys talamancae*) (vlevo) (převzato z: <http://www.planet-mammiferes.org/drupal/en/node/38?indice=Oryzomys+talamancae>, 21. 4. 2011).

2.6.2 Středně velké druhy

2.6.2.1 Čeleď myšovití (*Muridae*)

Rod krysa (*Leopoldamys*)

Krysa (*Leopoldamys sabanus*) (Ellerman, 1947) se vyskytuje v orientální oblasti, v Bangladéši, Thajsku, na Malajském poloostrově, v Indočíně, na Sumatře, Jávě, Borneu. Délka těla je 180 – 275 mm a váha 200 – 495 g (Nowak 1991). Vyskytuje se v těchto studiích: Kitamura et al. (2008) a Wells et al. (2009).

Rod krysa (*Maxomys*)

Zástupci tohoto rodu patří mezi středně velké hlodavce, délka těla přibližně 100 – 235 mm, váha těla 35 – 284 g. Ve studiích se objevují tyto tři druhy:

Krysa Whiteheadova (*Maxomys whiteheadi*) (Sody, 1936) se vyskytuje v orientální oblasti, na Malajském poloostrově, na Sumatře, Borneu a na mnoha malých ostrovech v této oblasti. Objevuje se v několika studiích (Van der Meer et al. 2008, Wells and Bagchi 2005)

Krysa (*Maxomys rajah*) (Sody, 1936) se vyskytuje v orientální oblasti, na Malajském poloostrově, v souostroví Rhio, na Sumatře a Borneu. Tímto druhem se zabývali Nakagawa et al. (2007) a Wells and Bagchi (2005).

Krysa ostnitá (*Maxomys surifer*) (Sody, 1936) se vyskytuje v orientální oblasti, v jižní Barmě, Thajsku, Indočíně, na Malajském poloostrově, Sumatře, Jávě, Borneu a mnoha malých ostrovech této oblasti (Nowak 1991). Tímto druhem se ve svém výzkumu zabývali Wells and Bagchi (2005).



Obr. 4 – Krysa (*Maxomys rajah*) (vlevo), krysa ostnitá (*Maxomys surifer*) (uprostřed) a krysa Whiteheadova (*Maxomys whiteheadi*) (vpravo) (převzato z: <http://www.uni-ulm.de/nawi/bio3/kalko/research-associates/dr-konstans-wells/borneo-small-mammal-research-by-konstans-wells.html>, 21. 4. 2011).

Rod krysa (*Sundamys*)

Krysa Müllerova (*Sundamys muelleri*) (Musser and Newcomb, 1983), výskyt v orientální oblasti, na Malajském poloostrově, Sumatře, Borneu, Filipínách a na mnoha malých sousedních ostrovech. Tělo má délku přibližně 179 – 299 mm, váha je 206 – 643 g (Nowak 1991). Tímto druhem se zabývali Van der Meer et al. (2008).

Rod krysa (*Uromys*)

Krysa pestroocasá (*Uromys caudimaculatus*) (Peters, 1867) se vyskytuje v australské oblasti, na Nové Guinei, v severním Queenslandu, na ostrovech Kei a Aru. Její tělo má přibližnou délku 200 – 400 mm a váhu 600 – 700 g (Nowak 1991). Zabývají se jí studie prováděné v Austrálii (Theimer 2001, Theimer 2003).

2.6.2.2 Čeleď veverkovití (*Sciuridae*)

Rod veverka (*Callosciurus*)

Veverka Prévostova (*Callosciurus prevostii*) (Gray, 1867) se vyskytuje v orientální oblasti, na Malajském poloostrově, Sumatře, Borneu, Sulawesi, v souostroví Rhio a na malých ostrovech v této oblasti. Délka jejího těla je přibližně 127 – 280 mm, váha 76 – 254 g (Nowak 1991). Druhem se zabývali Nakagawa et al. (2007).

Rod veverka (*Menetes*)

Veverka Berdmoreova (*Menetes berdmorei*) (Thomas, 1908) je jediným zástupcem svého rodu. Vyskytuje se v orientální oblasti, v území od východní Barmy po jižní Vietnam a v severní části Malajského poloostrova. Její tělo má přibližnou délku 177 – 210 mm a váha je kolem 195 g (Nowak 1991). Tímto druhem se zabývali Kitamura et al. (2008).

Rod veverka (*Sciurus*)

Veverka měnivá (*Sciurus granatensis*) (Humboldt, 1811) se vyskytuje v neotropické oblasti, v Kostarice, Panamě, Kolumbii, severní Venezuele a v Ekvádoru. Délka těla je asi 200 – 315 mm a váha kolem 200 g (Nowak 1991). Objevuje se ve studii z Panamy (Forget 1993).



Obr. 5 – veverka Prévostova (vlevo) (*Callosciurus prevostii*), veverka měnivá (uprostřed) (*Sciurus granatensis*) (převzato z: <http://professorpaulsnatureencyclopedia.blogspot.com/2010/12/sciuridae-squirrels.html>, 21. 4. 2011). Veverka Berdmoreova (*Menetes berdmorei*) (vpravo) (převzato z: <http://www.zooinstitutes.com/zoogallery.asp?name=131>, 21. 4. 2011).

2.6.2.3 Čeleď korovití (*Echimyidae*)

Rod koro (*Proechimys*)

Koro (*Proechimys semispinosus*) (J. A. Allen, 1899) se vyskytuje v neotropické oblasti, v území od jižního Hondurasu po pobřeží Kolumbie a Ekvádoru. Délka těla je přibližně 160 – 30 mm a váha se pohybuje v rozmezí 109 – 500 g (Nowak 1991). Druhem se zabývali De Mattia et al. (2004).

2.6.3 Velké druhy

2.6.3.1 Čeleď agutiovití (*Dasyproctidae*)

Rod aguti (*Dasyprocta*)

Velikost těla zástupců tohoto rodu se pohybuje v rozmezí 415 – 620 mm a váha je přibližně 1,3 – 4 kg. Ve studiích se objevují tyto druhy:

Aguti středoamerický (*Dasyprocta punctata*) (Illiger, 1811) se vyskytuje v neotropické oblasti, od jižního Mexika po severní Argentinu a byl zavlčen také na Kajmanské ostrovy. Tento druh lze nalézt v několika studiích (Brewer and Rejmánek 1999, De Mattia et al. 2006, Forget and Milleron 1991).

Aguti Azarův (*Dasyprocta azarae*) (Illiger, 1811) se vyskytuje v neotropické oblasti, v centrální a jižní Brazílii, Paraguay a severovýchodní Argentině (Nowak 1991). Druhem se zabývali Iob and Vieira (2008).



Obr. 6 – aguti Azarův (*Dasyprocta azarae*) (vlevo) (převzato z: <http://www.biolib.cz/en/taxonimage/id136280/?taxonid=37035>, 21. 4. 2011). Aguti středoamerický (*Dasyprocta punctata*) (vpravo) (převzato z: <http://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id124096/?taxonid=37044&type=1&termflt=4947>, 21. 4. 2011).

Rod paka (*Agouti*)

Paka nížinná (*Agouti paca*) (Lacépède, 1799) se vyskytuje v neotropické oblasti, od středovýchodního Mexika po Paraguay. Velikost jejího těla se pohybuje v rozmezí 600 – 795 mm a váha je asi 6,3 – 12 kg (Nowak 1991). Druh se objevuje v několika studiích (Cole 2009, De Mattia et al. 2006, Iob and Vieira 2008).

Rod akuči (*Myoprocta*)

Akuči červený (*Myoprocta acouchy*) (Thomas, 1903) se vyskytuje v neotropické oblasti, v jižní Kolumbii, východním Ekvádoru, severním Peru a v Amazonské nížině v Brazílii. Dorůstá délky 80 – 320 mm a váží přibližně 600 – 1300 g (Nowak 1991). Tímto druhem se zabývali Jansen et al. (2004).

2.7 Jak ovlivňují hlodavci stromy

I přesto, že většina semen, která stromy vyprodukují, slouží jako potrava drobných hlodavců a jiných organismů žijících v lesích, jsou drobní hlodavci důležitým prvkem umožňujícím semenům stromům vyklíčit. Největší vliv na to, jestli semeno přežije a tudíž později vyklíčí nebo nepřežije, mají právě drobní hlodavci a jimi vykonávané zahrabávání (Brewer and Webb 2001, Jones et al. 2008, Mendoza and Dirzo 2007, Van der Wall et al. 2005). Je to dáno tím, že počty hlodavců žijících v tropických pralesích jsou vysoké a tím, že hlodavci se vyskytují prakticky všude. Za většinu přesunů semen v pralesích tropického pásu jsou zodpovědní právě drobní hlodavci (Iob and Vieira 2008).

Z mnoha studií vyplývá, že semena stromů většinou nejsou schopna vyklíčit, pokud předtím nebyla zahrabána do země (např. Jansen et al. 2004) a pokud ano, je pravděpodobnost vyklíčení mnohem vyšší, pokud je semeno zahrabáno hlodavcem (Brewer and Webb 2001, Forget and Milleron 1991, Kitamura et al. 2008, Theimer 2001).

Významným důvodem, proč jsou drobní hlodavci pro stromy tak důležití, je to, že rozšiřují semena do poměrně velkých vzdáleností a do všech směrů od místa, kde je našli. Pravděpodobnost toho, že semeno úspěšně vyklíčí, se totiž zvyšuje se vzdáleností od rodičovského stromu (Brewer and Webb 2001, Jansen et al. 2004), což platí pro zahrabaná i nezahrabaná semena. O tomto pojednává takzvaná Janzen –

Connellova hypotéza (Clark and Clark 1984, Forget 1993), která říká, že čím je semeno blíž stromu stejného druhu, tím větší je pravděpodobnost, že bude napadeno nějakým specializovaným druhem patogenu či bude zkonsumováno herbivorem. Pravděpodobnost vyklíčení semene se také zvyšuje se vzdáleností jednotlivých semen od sebe navzájem. Je-li totiž mnoho semen pohromadě na jednom místě, jsou snadněji naležitelné pro jejich potenciální predátory, kteří se orientují především čichem (Brewer and Webb 2001). Tím, že hlodavci semena přemísťují z místa, kde je našli, tedy významně přispívají i k větší vzdálenosti od rodičovského stromu i k větší vzdálenosti mezi jednotlivými semeny.

Pro stromy je výhodné, aby byla jejich semena přemístěna hlodavci, co nejdříve je to možné. Pokud se tak nestane, může dojít k tomu, že semena začnou klíčit přímo na místě, kde je jednak mnohem menší pravděpodobnost úspěšného vyklíčení, ale často se pak také stává, že semeno je hlodavcem přemístěno až poté, co již začalo klíčit, což většinou vede k poškození. Takto poškozené semeno po přesunu již není schopno vyklíčit (Jansen et al. 2004). Zůstává-li také semeno příliš dlouho na místě pod rodičovským stromem, je vystaveno riziku napadení různými druhy bezobratlých nebo hub. Zůstane-li semeno na místě příliš dlouho a nepovede-li se mu vyklíčit, většinou již také není přemístěno, tato stará semena nejsou hlodavci vyhledávána (Jansen et al. 2004).

I když už je semeno zahrabané, stále samozřejmě existují jistá rizika, která mohou ohrozit jeho vyklíčení. Zaprvé je to vyhrabání hlodavcem či jiným živočichem, následované konzumací. Zadruhé to může být vyhrabání hlodavcem a opětovné zahrabání, ale pokud se toto děje již ve stavu, kdy semeno začínalo klíčit, není již po druhém zahrabání schopno klíčit dál. Hlodavci rádi vyhrabávají již naklíčená semena, neboť jsou pro ně výživově hodnotnější (Jansen et al. 2004). Zatřetí, i pokud již semeno není vyhrabáno, může být infikováno houbovým patogenem. V případě, že je půda kolem něj příliš suchá, může semeno vyschnout anebo naopak, když je kolem něj příliš vlhko, může zplsnivět (Forget et al. 1998, Jansen et al. 2004). Všechna tato rizika jsou pak vyvažována ohromným celkovým počtem semen v pralesích.

2.8 Faktory ovlivňující preference hlodavců pro semena – velikost semen

Jedním z hlavních faktorů, který ovlivňuje to, zda si hlodavec semene všimne a zda ho případně přemístí z místa nálezů, ale také to, jak bude dále se semenem nakládat, je velikost semene. V podstatě lze rozlišovat mezi velikostními rozdíly v rámci jednoho druhu a mezi velikostními rozdíly mezi druhy rostlin.

2.8.1 Velikost semen v rámci druhu

Pokud jde o velikost semen stromů v rámci druhů, převažuje názor, že drobní hlodavci preferují větší semena před menšími (ale například Kitamura et al. (2008) uvádí ve své práci z Thajska, že nezáleží na velikosti semen v rámci druhu; v těchto pokusech byla však používána malá velikostní škála semen). Při pokusech, kdy byla do ploch umístěna různě velká semena jednoho druhu stromu, rychleji zmizela právě velká semena, což se prokázalo jak pro neotropickou oblast, tak i pro oblasti australskou a orientální (Brewer 2001, Jansen et al. 2004, Theimer 2003, Van der Meer et al. 2008). Tato velká semena jsou pro hlodavce výhodným zdrojem potravy. V případě, že si hlodavec může ve zkoumané ploše vybrat mezi malým a velkým semenem, volí velké semeno, neboť to je pro něj výhodnější (získá z něj více energie) než semeno malé (které je stejně výhodné, jako kdyby hlodavec zkonsumoval cokoli jiného, co nalezne v pralese) (Brewer 2001).

To, že jsou pro hlodavce větší semena výhodnější a cennější než malá semena lze vyvodit také z toho, že velká semena bývají zahrabávána dále od zdroje než malá (např. Jansen et al. 2004). I pro stromy je tím pádem výhodnější produkovat větší semena, protože se vzrůstající vzdáleností zahrabání semene od rodičovského stromu roste i pravděpodobnost vyklíčení semene. Brewer (2001) ale uvádí pravý opak, tedy že do větších vzdáleností od zdroje bývají zahrabávána malá semena.

Větší semena bývají i rychleji vyhrabávána ze skrýší, do kterých je hlodavci zahrabali (platí to však jen pro období, kdy je v pralese dostatek potravy; není-li jí totiž dost, jsou vyhrabávána všechna semena stejně rychle) (Jansen et al. 2004). Brewer (2001) uvádí ve své práci, že všechna velká semena byla hlodavci ze skrýší vyhrabána, zatímco malá ne všechna.

2.8.2 Velikost semen mezidruhově

Jde-li o rozdíly ve velikostech semen mezi jednotlivými druhy, vždy platí, že hlodavci si vybírají semena přiměřeně velká a těžká ke své vlastní velikosti a váze. Příliš velká semena a na druhé straně i příliš malá semena (to znamená například semena orchidejí) nejsou drobnými hlodavci využívána vůbec (Blate et al. 1998, Forget et al. 1998). Velká semena jsou v pralesích konzumována velkými savci a ptáky, malá semena pak převážně bezobratlými živočichy, zejména hmyzem. Všechna semena pak bývají napadána houbovými patogeny.

V prováděných pokusech byla většinou porovnávána semena, která svou velikostí přibližně odpovídala nárokům zkoumaných druhů hlodavců se semeny pro hlodavce poměrně velkými. Výsledkem pak bylo, že hlodavci preferují semena odpovídající své velikosti, tedy semena menší. Ve zkoumaných plochách déle vydržela velká semena, malá byla rychle přemístěna (Klinger and Rejmánek 2009, Mendoza and Dirzo 2007). Drobní hlodavci se nemohou živit příliš velkými semeny zejména z toho důvodu, že velká semena mívají pevnější obaly, které jsou pro hlodavce často neproniknutelné. Malá semena mají pak obaly tenčí a hlodavci je dokážou svými zuby narušit a následně zkonsumovat semeno. Dalším důvodem je také to, že ve srovnání s velkými semenožravými savci, kteří při svém pohybu pralesem snáze objeví právě velká semena, je pro drobné hlodavce stejně tak snadné objevit velká i malá semena (která zůstala velkými savci nepovšimnuta). Velcí savci se pak, na rozdíl od drobných hlodavců, živí samozřejmě z velké většiny velkými semeny, na která jsou přizpůsobeni (Blate et al. 1998, Dirzo et al. 2007, Mendoza and Dirzo 2007).

Bylo ale zjištěno, že i pokud se jedná sice o druh stromu s velkými semeny, která mají ale velmi měkkou skořápku, která teoreticky nebrání drobným hlodavcům v proniknutí, nejsou tato semena drobnými hlodavci přesto konzumována. Tento fakt může být způsoben buď tím, že semena nemají dostatečnou výživovou hodnotu nebo tím, že obsahují pro hlodavce toxické látky (Blate et al. 1998).

2.9 Faktory ovlivňující chování hlodavců – množství dostupných semen

Důležitou skutečností, která může ovlivnit to, co hlodavec udělá s nalezeným semenem je to, zda je v danou chvíli k dispozici hodně nebo naopak málo dalších semen. Může

tím být ovlivněno to, zda hlodavec semeno s větší pravděpodobností zahrabe anebo zkonsumuje, ale také například to, do jaké vzdálenosti od místa nálezů semeno zahrabe.

2.9.1 Zahrabat či zkonsumovat?

Na to, zda budou hlodavci preferovat zahrabávání semen před jejich přímou konzumací v závislosti na dostupném množství potravy, existují v podstatě dva protichůdné názory.

Prvním názorem je to, že hlodavci preferují zahrabávání v dobách, kdy je semen dostatek. Van der Meer et al. (2008) uvádí ve své práci z Malajsie, že v obdobích hromadného plození stromů, tedy v dobách, kdy je k dispozici hodně semen, preferují drobní hlodavci zahrabávání. V této době je pro ně v lese nadbytek potravy, je proto vhodné, udělat si zásoby na doby, kdy bude naopak potravy nedostatek. V obdobích, kdy stromy zrovna hromadně neplodí, pak hlodavci raději plody přímo konzumují. Tato teorie by mohla být pravdivá v tom ohledu, že více stromů vyklíčí ze semen právě v dobách, kdy je dostatek potravy (ovšem stejně tak to může být způsobeno pouze obrovským celkovým množstvím semen, které se v tu dobu v pralese nachází).

Protichůdný názor pak ve své studii Francouzské Guyany prezentují Jansen et al. (2004), kteří uvádí, že v dobách bohatých na semena hlodavci raději přímo konzumují, neboť se snaží plně využít v tu chvíli dostupnou potravu, v obdobích chudých na semena pak hlodavci preferují zahrabávání semen. Svou teorii pak vysvětlují tak, že i když hlodavci mnohem méně zahrabávají (a tudíž by teoreticky měla nastat situace, že více semen vyklíčí v době, kdy je potravy málo a kdy hlodavci semena více zahrabávají), kvůli velkému množství dostupné potravy v lese ale také mnohem méně semena ze skrýší vyhrabávají. Tudíž je mnoha semenům umožněno vyklíčit. V dobách chudých na potravu pak drobní hlodavci zahrabaná semena vyhrabávají v průměru rychleji a častěji. Stejně je to pak při porovnávání semen z oblastí na semena chudých a z oblastí na semena bohatých.

2.9.2 Vzdálenost zahrabání

To, do jaké vzdálenosti od místa, kde semeno našli, ho hlodavci zahrabou, je ovlivněno z velké části tím, kolik je v tu chvíli v pralese dostupné potravy. Je-li potravy hodně (tedy například v době, kdy stromy zrovna hromadně plodí), bude hlodavec zahrabávat v průměrně menší vzdálenosti, než když je potravy nedostatek. To je způsobeno tím, že čím dále je semeno od zdroje přemístěno, tím klesá šance, že bude objeveno nějakým

jiným semenožravcem, ať již stejného nebo jiného druhu, jako je jedinec, který semeno zahrabal. V dobách s nedostatkem potravy se tedy budou drobní hlodavci snažit zahrabat semeno co nejdál od zdroje, protože v této době je pro ně potrava vzácná a budou se co nejvíce snažit semena pečlivě ukrýt a zahrabat je do co nejbezpečnější vzdálenosti (Jansen et al. 2004, Theimer 2001).

2.10 Faktory ovlivňující chování hlodavců – vliv habitatu

Co se týče toho, jak je chování hlodavců ve spojitosti se semeny stromů ovlivněno tím, v jakém typu prostředí se vyskytují, nejsou názory příliš jasné.

Například Cole (2009) porovnával ve své studii z Kostariky prales s opuštěnými pastvinami, sousedícími s tímto lesem. Uvádí, že v lesích se vyskytuje mnohem více drobných hlodavců než na pastvinách (opačně je to například u hmyzu či u hub), proto je v lese rozšiřováno více semen a více semen zde i vyklíčí. Pokud již dojde k rozšíření semen na pastvinu, je zde, oproti lesu, mnohem menší pravděpodobnost vyklíčení. Tento názor odpovídá tomu, že drobní hlodavci častěji přemísťují semena stromů v lese, než na otevřené ploše (Iob a Vieira 2008). Naopak ale Theimer (2001) uvádí ve své práci z Austrálie, že semena mají větší šanci na vyklíčení na volné ploše, než v lese.

Velice diskutabilní je pak to, jaké jsou (a zda vůbec jsou) rozdíly mezi primárním a sekundárním lesem. Například Cole (2009) uvádí v práci z Kostariky, že semena průměrně lépe klíčí v sekundárním lese. Naopak DeMattia et al. (2006) uvádí ve studii také z Kostariky, že více vyklíčených semen lze najít v primárním lese. Zdůvodňuje to tím, že v primárním lese je celkově více druhů stromů, proto by zde mělo být i více semen. V další práci (DeMattia et al. 2004) lze pak najít tvrzení, že predace semen drobnými hlodavci je stejná v primárním i v sekundárním lese (ale u druhů velkých savců, hmyzu a hub je větší v lese sekundárním).

3 Závěr a další otázky

V rámci problematiky toho, do jaké míry ovlivňují drobní hlodavci přirozenou obnovu tropických pralesů, existuje mnoho otázek. Některé z nich byly již zodpovězeny a dostatečně prozkoumány. Většina průzkumů byla prováděna v neotropické oblasti, méně studií pak v oblasti australské a orientální. Ve své práci pak neuvádím žádnou práci týkající se hlodavců z oblasti etiopské.

Drobní hlodavci hrají, díky svým velkým počtům a relativní všudypřítomnosti, v pralesích důležitou roli jako rozšiřovači semen stromů. K rozšiřování semen přispívají jejich zahrabáváním do země a jejich distribucí po území lesa, což je shodné pro všechny zkoumané oblasti.

Preference hlodavců pro semena jsou ovlivňovány velikostí semen. V rámci druhu hlodavci preferují větší semena, mezidruhově pak semena velikostně přiměřené svým vlastním rozměrům.

Naopak ale stále existuje několik okruhů v rámci této problematiky, kde by bylo vhodné podniknout další výzkumy.

Zprvé je to otázka, zda hlodavci preferují určité druhy stromů v rámci druhů se stejně velkými semeny. A pokud ano, tak čím může tato preference být způsobena. Tato otázka by mohla být snadno zodpovězena sledováním hlodavců, kterým budou tato různá semena nabízena a budou zkoumány jejich preference.

Další problematikou je pak to, jak se bude lišit poměr mezi zahrabanými a zkonsumovanými semeny v závislosti na dostupném množství semen. Na toto téma byly sice již zaměřeny některé studie (Jansen et al. 2004, Van der Meer et al. 2008), jedna z neotropické a jedna z orientální oblasti, jejich výsledky se od sebe však liší. Bylo by proto vhodné ověřit obě dvě teorie navrhané v těchto pracích a také to, zda může být objevený rozdíl způsoben rozdílnými zoogeografickými oblastmi.

Třetí, velmi důležitou otázkou je to, zda je chování hlodavců ve spojitosti s rozšiřováním semen nějak ovlivněno prostředím, tedy hlavně degradací původního tropického pralesa (zda existují nějaké rozdíly mezi primárním a sekundárním lesem) a

to, zda se vliv hlodavců na semena stromů nějakým způsobem liší v primárním a sekundárním lese. Tato problematika by pak mohla být zkoumána zřízením ploch v primárním i sekundárním lese a jejich porovnáním.

Literatura

- Alderton D. 1996. *Rodents of the world*. Blandford, London.
- Altrichter M., Carrillo E., Sáenz J. and Fuller T. K. 2001. *White-lipped peccary (Tayassu pecari, Artiodactyla: Tayassuidae) diet and fruit availability in a Costa Rican rain forest*. *Revista de Biología Tropical*, 49: 3-4.
- Ashton P. S., Givnish T. J. and Appanah S. 1988. *Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics*. *American Naturalist*, 132: 44-66.
- Blate G. M., Peart D. R. and Leighton M. 1998. *Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest*. *Oikos*, 82: 522-538.
- Brewer S. W. 2001. *Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm*. *Oikos*, 92: 245-255.
- Brewer S. W. and Rejmánek M. 1999. *Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest*. *Journal of Vegetation Science*, 10: 165-174.
- Brewer S. W. and Webb M. A. H. 2001. *Ignorant seed predators and factors affecting the seed survival of a tropical palm*. *Oikos*, 93: 32-41.
- Chinchilla F. A. 2009. *Seed predation by mammals in forest fragments in Monteverde, Costa Rica*. *Revista de Biología Tropical*, 57: 865-877.
- Clark D. A. and Clark D. B. 1984. *Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model*. *The American Naturalist*, 124: 769-788.
- Cole R. J. 2009. *Postdispersal Seed Fate of Tropical Montane Trees in an Agricultural Landscape, Southern Costa Rica*. *Biotropica*, 41: 319-327.
- Curran L. M. and Leighton M. 2000. *Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast-fruiting Dipterocarpaceae*. *Ecological Monographs*, 70: 101-128.
- Connell J. H. and Green P. T. 2000. *Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree*. *Ecology*, 81: 568-584.

- DeMattia E. A., Curran L. M. and Rathcke B. J. 2004. *Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds*. Ecology, 85: 2161-2170.
- DeMattia E. A., Rathcke B. J., Curran L. M., Aguilar R. and Vargas O. 2006. *Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica*. Biotropica, 38: 196-202.
- Dew J. L. and Wright P. 1998. *Frugivory and Seed Dispersal by Four Species of Primates in Madagascar's Eastern Rain Forest*. Biotropica, 30: 425-437.
- Dirzo R., Mendoza E. and Ortíz P. 2007. *Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest*. Biotropica, 39: 355-362.
- Forget P. M. 1993. *Post-dispersal predation and scatterhoarding of Dipteryx panamensis (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama*. Oecologia, 94: 255-261.
- Forget P. M. and Milleron T. 1991. *Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama*. Oecologia, 87: 596-599.
- Forget P. M., Milleron T. and Feer F. 1998. *Patterns in post-dispersal seed removal by Neotropical rodents and seed fate in relation to seed size*. Dynamics of Tropical Communities: 37th Symposium of the British Ecological Society. Cambridge University Press, 25-49.
- Fragoso J. M. V. and Huffman J. M. 2000. *Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir*. Journal of Tropical Ecology, 16: 369-385.
- Heroldová M. 2002. *Food selection of Microtus agrestis in air-pollution affected clearings in the Beskydy Mts, Czech Republic*. Folia Zoologica, 51: 83-91.
- Howe H. F. 1977. *Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree*. Ecology, 58: 539-550.
- Iob G. and Vieira E. M. 2008. *Seed predation of Araucaria angustifolia (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and 'large' mammals*. Plant Ecology, 198:185–196.

- Jansen P. A., Bongers F. and Hemerik L. 2004. *Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent*. *Ecological Monographs*, 74: 569-589.
- Janzen D. H. 1971. *Seed predation by animals*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 465-495.
- Janzen D. H. 1974. *Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae*. *Biotropica*, 6: 69-103.
- Jones E. R., Curran L. M., Wright D. D. and Mack A. L. 2008. *Differential effects of mammalian seed predators on the regeneration of five Papua New Guinean tree species and implications for sapling recruitment*. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 259-267.
- Julliot C. 1997. *Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest*. *Journal of Ecology*, 85: 431-440.
- Kelly D. 2002. *Seed predators and plant population dynamics*. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 167-182.
- Kelly D. 1994. *The evolutionary ecology of mast seeding*. *Trends in ecology & Evolution*, 9: 465-470.
- Kelly D. and Sork V. L. 2002. *Mast Seeding in Perennial Plants: Why, How, Where?* *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 427-447.
- Kitamura S., Yumoto T., Poonswad P., Suzuki S. and Wohandee P. 2008. *Rare seed-predating mammals determine seed fate of *Canarium euphyllum*, a large-seeded tree species in a moist evergreen forest, Thailand*. *Ecological Research*, 23: 169-177.
- Klinger R. and Rejmánek M. 2009. *The numerical and functional responses of a granivorous rodent and the fate of Neotropical tree seeds*. *Ecology*, 90: 1549-1563.
- Kraus B. 1983. *A test of the optimal – density model for seed scatterhoarding*. *Ecology*, 64: 608-610.
- Martínez-Gallardo R. and Sánchez-Cordero V. 1993. *Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice, *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae)*. *Journal of Mammalogy*, 74: 436-442.

- Mendoza E. and Dirzo R. 2007. *Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest*. *Oikos*, 116: 1841-1852.
- Nadolny C. 1999. *Recruitment and survival of *Argyrodendron actinophyllum* seedlings in an Australian rainforest*. *Australian Journal of Ecology*, 24: 258-269.
- Nakagawa M., Miguchi H., Sato K., Sakai S. and Nakashizuka T. 2007. *Population dynamics of arboreal and terrestrial mammals in a tropical rainforest, Sarawak, Malaysia*. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 55: 389-395.
- Newbery D. M., Chuyong G. B. and Zimmermann L. 2006. *Mast fruiting of large ectomycorrhizal African rain forest trees: importance of dry season intensity, and the resource-limitation hypothesis*. *New Phytologist*, 170: 561–579.
- Norden N., Chave J., Belbenoit P., Caubère A., Châtelet P., Forget P. M. and Thébaud C. 2007. *Mast fruiting is a frequent strategy in woody species of Eastern South America*. *PLoS One*, 2: e1079.
- Nowak R. M. 1991. *Walker's mammals of the world. Vol. 1*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Nowak R. M. 1991. *Walker's mammals of the world. Vol. 2*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Pinto S. R. R., Santos A. M. M. and Tabarelli, M. 2009. *Seed predation by rodents and safe sites for large-seeded trees in a fragment of the Brazilian Atlantic forest*. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 765-773.
- Price M. V., Waser N. M. and McDonald S. 2000. *Seed caching by heteromyid rodents from two communities: Implications for coexistence*. *Journal of Mammalogy*, 81: 97-106.
- Schupp E. W. 1988. *Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest*. *Oecologia*, 76: 525-530.
- Schupp E. W. 1993. *Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals*. *Plant Ecology*, 107/108: 15-29.
- Silvertown J. W. 1980. *The evolutionary ecology of mast seeding in trees*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14: 235-250.

- Suchomel J. and Heroldová M. 2008. *Effect of seed crop of trees on the abundance and body parameters of granivorous mammals in isolated forest stands of Southern Moravia (Czech Republic)*. Polish Journal of Ecology, 56: 181-186.
- Suchomel J. and Heroldová M. 2004. *Small terrestrial mammals in two types of forest complexes in intensively managed landscape of South Moravia (The Czech Republic)*. Ekológia – Bratislava, 23: 377-384.
- Theimer T. C. 2003. *Intraspecific variation in seed size affects scatterhoarding behaviour of an Australian tropical rain-forest rodent*. Journal of Tropical Ecology, 19: 95-98.
- Theimer T. C. 2001. *Seed scatterhoarding by white-tailed rats: consequences for seedling recruitment by an Australian rain forest tree*. Journal of Tropical Ecology, 17: 177-189.
- Tsvuura Z., Griffiths M. E., Gunton R. M. and Lawes M. J. 2011. *Predator satiation and recruitment in a mast fruiting monocarpic forest herb*. Annals of Botany, 107: 379-387.
- Van der Meer P. J., Kunne P. L. B., Brunsting A. M. H., Dibor L. A. and Jansen P. A. 2008. *Evidence for scatter-hoarding in a tropical peat swamp forest in Malaysia*. Journal of Tropical Forest Science, 20: 340-343.
- Van der Wall S. B., Kuhn K. M. and Beck M. J. 2005. *Seed removal, seed predation, and secondary dispersal*. Ecology, 86: 801-806.
- Wells K. and Bagchi R. 2005. *Eat in or take away - Seed predation and removal by rats (muridae) during a fruiting event in a dipterocarp rainforest*. The Raffles Bulletin of Zoology, 53: 281-286.
- Wells K., Corlett R. T., Lakim M. B., Kalko E. K. V. and Pfeiffer M. 2009. *Seed consumption by small mammals from Borneo*. Journal of Tropical Ecology, 25: 555-558.
- Wright S. J. 2003. *The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests*. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 6: 73-86.

Internetové zdroje

<http://animaldiversity.ummz.umich.edu> (21. 4. 2011)

<http://professorpaulsnatureencyclopedia.blogspot.com> (21. 4. 2011)

<http://www.biolib.cz> (21. 4. 2011)

<http://www.environment.ucla.edu> (21. 4. 2011)

<http://www.planet-mammiferes.org> (21. 4. 2011)

<http://www.ruffordsmallgrants.org> (21. 4. 2011)

<http://www.uni-ulm.de> (21. 4. 2011)

<http://www.zooinstitutes.com> (21. 4. 2011)