Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Abiotické podmínky a vegetace mravenišť dvou mravenčích gild na pastvině

Bakalářská práce

Helena Kasíková

Školitel: Mgr. Marie Konečná
Konzultant: prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

České Budějovice
2022

Kasíková, H., 2022: Abiotické podmínky a vegetace mravenišť dvou mravenčích gild na pastvině [Abiotic conditions and vegetation on anthills of two different ant guilds at a grassland. Bc. Thesis, in Czech.] – 41p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Soil properties, plant species composition and Species–Area Relationship (SAR) were compared between microsites (anthills and controls, further anthills of seed dispersers and non-dispersers separately). The observed microsites varied in soil nutrients (nitrogen, phosphorus, potassium, carbon and humus) and pH. Seed dispersers did differ from non-dispersers in phosphorus and plant species composition. Also, the plant species composition was different between microsites. The increase in species number with area did not differ between individual microsites.

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

České Budějovice, dne 13.4. 2022 ……

Helena Kasíková

Poděkování

Děkuji mojí školitelce Marušce za to, že si na mě vždy našla čas, když jsem potřebovala pomoct s čímkoliv týkající se bakalářky. Děkuji jí za ochotnou pomoc v terénu při sbírání vzorků, opravy statistických analýz, připomínky k samotnému textu, ale hlavně za to, že ji se mnou nepřetekl pohár trpělivosti a byla vždy podporující.

Dále bych chtěla poděkovat Šuspovi za jeho odborný nadhled, který pomohl s předchozími nedostatky této práce.

Nesmím také zapomenout na členy ekologické skupiny – Terku, Aleše, Péťu, Markét a Evču, kteří mi pomáhali, jak v terénu, tak s vyhodnocováním některých analýz, ale také přispíváním nových nápadů.

Velký dík patří samozřejmě mé rodině, která mě podporuje při studiu.

Obsah

1. Úvod 1
1.1. Úloha mravenců v ekosystémech 1
1.2. Půdní vlastnosti 2
1.3. Vliv mravenců na vegetaci 3
1.4. Potravní preference mravenců 4
2. Cíle práce 7
3. Metodika 8
3.1. Popis lokality 8
3.2. Uspořádání pokusu 8
3.2.1. Porovnání půdních živin a pH mezi mikrostanovišti 10
3.2.2. Porovnání vegetace mezi mikrostanovišti 10
3.3. Statistické zpracování 11
3.3.1. Porovnání půdních živin a pH mezi mikrostanovišti: 11
3.3.2. Druhové složení vegetace mikrostanovišť 12
3.4. Růst počtu druhů s plochou 12
4. Výsledky 14
4.1. Porovnání půdních živin a pH 14
4.2. Druhové složení vegetace 20
4.3. Růst počtu druhů rostlin s plochou mikrostanoviště 24
4.3.1. Metody výpočtů plochy mraveniště 24
4.3.2. SAR pro jednotlivá mikrostanoviště 24
5. Diskuse 29
5.1. Porovnání půdních živin a pH mezi mikrostanovišti 29
5.2. Porovnání druhového složení vegetace mezi mikrostanovišti 31
5.3. Růst počtu druhů rostlin s plochou mikrostanoviště 33
6. Závěr 35
7. Literatura 36

1. Úvod

1.1. Úloha mravenců v ekosystémech

Mravenci zaujímají v rámci hmyzu dominantní skupinu ať už v počtu druhů, počtu jedinců (převyšují všechny ostatní terestrické živočichy), tak ve světovém rozšíření. Tento sociální hmyz je rozšířen od polárních oblastí až po tropy (Wheeler, 1910). Tuma et al. (2020) porovnával celosvětově biomasu skupin terestrických živočichů. Výsledné hmotnosti ukázaly, že všichni mravenci na světě váží srovnatelně jako lidé.

Vlastnosti půdních podmínek v suchozemských ekosystémech mění celá řada živočichů (Lavelle et al., 1997). Pokud se zaměříme na bezobratlé, tak těmi nejvíce klíčovými skupinami ovlivňujícími půdu jsou termiti (Jouquet et al., 2016), žížaly (Mudrák and Frouz, 2017; Blanchart et al., 1999) a mravenci (Cammeraat and Risch, 2008). S rostlinami přímo interagují především opylovači (Devoto et al., 2005), herbivoři (Olff and Ritchie, 1998), predátoři semen a roznašeči semen (Collins and Uno, 1985) a mravenci se mohou účastnit všech těchto interakcí (Tautz, 2010; Della Lucia et al., 2013; Brown et al., 1979; Sernander, 1906). Mravenci tedy patří mezi organismy, které přímo interagují s rostlinami a dále mění vlastnosti půdy a tím je ovlivňují nepřímo, proto nás jejich výzkum tolik zajímá.

Mravence můžeme označit jako tzv. ekosystémové inženýry (Folgarait, 1998; Farji-Brener and Werenkraut, 2017), protože se podílejí na tvorbě, upravování a narušování ekosystémů. (Jones et al., 1994). Ekosystémové inženýry dělíme na autogenní, kteří upravují prostředí vlastní změnou – např. růst stromů, kdy jeho kmen a větve poskytují stanoviště pro jiné organismy a allogenní, kteří mění prostředí (Jones et al., 1997). Mravenci způsobují značnou bioturbaci, tedy zajišťují neustálé převrstvování půdy v terestrických ekosystémech (Del Toro et al., 2012), a tak dokáží ovlivňovat jak vlastnosti půdy (Petal, 1998; Folgarait, 1998), tak i dostupnost živin pro organismy žijící v půdě jako jsou například jiní bezobratlí živočichové a mikroorganismy (Jouquet et al., 2006). Mraveniště se dá tedy považovat za typ disturbance (Gibson, 1989) společně s dalšími lučními disturbancemi jako narušení vegetace prasaty (Vacková, 2021). Dalšími typickými disturbancemi na pastvinách jsou např. půdní valy jezevců a pytlonošů, nory hrabošů a povalování se bizonů (Gibson, 1989; Collins and Uno, 1985). V důsledku narušení vegetace zvířaty se na pastvinách tvoří gapy. Velikost a tvar gapu má vliv na rekolonizaci rostlinami s odlišnými reprodukčními strategiemi (Kotanen,

1997; Bullock et al., 1995). Bullock et al. (1995) pozoroval, že dominantní způsob kolonizace bylo zakládání semenáčků a poté klonální růst. Nejrychleji zarůstaly vegetací malé gapy. Studie Kotanen (1997) sledoval zarůstání gapů vegetací na pastvinách. Nejcitlivější na velikost gapu a v menší míře i na tvar byly rostliny rozmnožující se převážně klonálním růstem, které se vyskytovaly nejvíce na malých nebo obdélníkových gapech. Druhy rozmnožující se šířením semen měly také větší úspěšnost v malých ploškách, ale vyskytovaly se více na okrajích plošek. Druhy rostlin závislé na dormanci semen byly nejméně citlivé na velikosti gapu, tvaru i vzdálenost od okraje.

1.2. Půdní vlastnosti

V této práci jsem se zaměřila na mravence, kteří dokáží měnit vlastnosti půdy z hlediska fyzikálního, ale i chemického díky mnoha aktivitám, které ve svém hnízdě vykonávají (Petal, 1998; Folgarait, 1998).

Fyzikální změny souvisí s typickou strukturou hnízda (Wang et al., 1995); mravenci si staví podzemní komůrky a chodby (Petal, 1980; Gorosito et al., 2006) a tím ovlivňují například pórovitost půdy (Gorosito et al., 2006), vsakování vody (Petal et al., 2003) a provzdušnění půdy (Petal, 1998).

Několik studií dokazuje, že objemová hmotnost půdy mraveniště byla nižší než u kontrolních plošek (Blomqvist et al., 2000; Dostál et al., 2005). Wagner et al. (2004) tvrdí, že objemová hmotnost půdy na mraveništích je podobná objemové hmotnosti půdy okolí mraveniště, protože mravenci si do hnízda nosí kamínky. K opačným závěrům došla studie Petal (1998), kdy objemová hmotnost půdy mravenišť byla vyšší než v okolí.

Ke změnám v obsahu živin v mraveništi dochází díky bioturbaci, tedy například stavění hnízda nebo aktivita při hledání potravy (Nkem et al., 2000), dále díky akumulaci organického materiálu, který si tam mravenci nosí v podobě potravy nebo se v hnízdě hromadí zbytky těl, výkaly mravenců (Petal, 1980). Většina druhů mravenců pravděpodobně zvyšuje obsah živin v mraveništi a také úroveň půdního uhlíku (Bruyn and Conacher, 1990). Většina studií se shoduje na zvýšeném obsahu dusíku, fosforu a draslíku uvnitř mraveniště (Ehrle et al., 2017; Wagner et al., 1997;(Petal, 1998), ale některé analýzy ukazovaly vyšší obsah dusíku v okolní půdě (Dostál et al., 2005; Holec and Frouz, 2006). Některé výzkumy potvrdily vyšší obsah uhlíku v mraveništích (Ehrle et al., 2017; Petal, 1998), některé zase v okolní půdě (Holec and Frouz, 2006; Dostál et al.,

2005). Dalším studovaným faktorem, který mravenci ovlivňují je pH půdy, které je v mraveništích často posouváno k neutrálnímu (Frouz and Jilková, 2008; Konečná et al., 2021).

Mravenci mimo jiné stavěním hnízd ovlivňují i zvýšenou přítomnost mikrobiálních skupin (Petal, 1980) jako jsou bakterie, aktinobakterie (Petal et al., 1977), houby (Petal, 1998) a prvoci (Wagner et al., 1997). Mikroorganismy ovlivňují mnoho procesů v půdě jako rozklad organické hmoty, uvolňování živin a tvorbu humusu (Petal et al., 1977). Mravenci tyto procesy ovlivňují nepřímo tím, že podporují mikroorganismy.

U druhu *Pogonomyrmex barbatus* v Severní Americe Wagner et al. (2004) testovali velikost hnízda (plochu povrchu) a zjistili, že se se stářím kolonie velikost hnízda mění. Nejprve roste a po nějakém čase se jeho velikost zmenšuje. To může být proto, že ubývá dělníků v hnízdě kvůli stárnutí či úmrtí královny, absencí nových jedinců nebo je jich málo, či zpomalením činnosti mravenců související se stárnutím populace.

Přestože se mravenčí aktivity zdají být uspokojivým důkazem změny půdních podmínek, nemůžeme vyloučit, že odlišné půdní vlastnosti byly ještě předtím, než na daném místě došlo ke stavbě mravenčího hnízda (Huang et al., 2020). Je tomu tak údajně proto, že královny si záměrně vybírají mikrostanoviště v rámci lokality, kde je půda s vhodnými vlastnostmi, jak jsou např. půdní živiny (Dostál et al., 2005). Na druhé straně Wagner et al. (2004) studovali různě stará hnízda druhu *Pogonomyrmex barbatus* a nezjistili vliv vlastností půdy na zakládání hnízd.

Některé druhy mravenců si staví hnízda, která mohou být dlouhodobá, například mraveniště druhu *Lasius flavus*, který zůstává na jednom hnízdě (Ehrle et al., 2017). (King, 2020) mapoval hnízda druhu *L. flavus* zaznamenaná původně v letech 1955-1962, aby zjistil, jak dlouho tam daná kolonie setrvá. Znovu byla hnízda mapována po 62 letech a zjistilo se, že většina z nich zůstala na původním místě. Dalším typem hnízd jsou hnízda krátkodobá, osídlená více efemerními koloniemi mravenců jako jsou někteří zástupci rodů např. *Myrmica* (Pavel Pech – ústní sdělení), *Formica* nebo *Tetramorium* vyskytující se na loukách (Kovář et al., 2000). Mraveniště dlouhodobých kolonií mohou zvyšovat obsah půdních živin díky svému trvalejšímu vlivu na půdu více než je tomu u krátkodobých hnízd (Ehrle et al., 2017).

1.3. Vliv mravenců na vegetaci

Kolonie mravenců výrazně narušují půdu a tím ovlivňují vegetaci rostoucí na mraveništi (Kovář et al., 2000). Díky disturbancím, které mravenci provádějí, mohou na vegetaci působit jako

stresový faktor, který ovlivňuje podmínky prostředí, druhové složení a dominanci jednotlivých druhů rostlin (Battisti et al., 2021). Mají také vliv na šíření jejich semen (Handel and Beattie, 1990). Neustálé převrstvování půdy a sklon mravenců k okusování semenáčků může být limitující pro jedince některých druhů rostlin (Culver and Beattie, 1983). Na mraveništích tedy nejsou přítomny druhy, které nejsou schopné se přizpůsobit neustálému narušování půdy mraveniště (Dostál et al., 2005; Kovář et al., 2000)a otevírá se prostor druhům, které jsou méně kompetitivní např. jednoletky a semenáčky (Konečná et al., 2021; King, 1977a). Dalším rozdílem mezi mraveništi a okolní vegetací je výška vegetace. Na vápenitých pastvinách v Jižní Anglii se ukázalo, že vegetace na mraveništích je kratší než vegetace na okolní pastvině (King, 1977a; King, 1977b). To mohlo být způsobeno limitací vlhkosti půdy mraveniště (King, 1977b) nebo kvůli preferování mravenišť herbivory, např. okus vegetace divokými králíky (King, 1977a). (King, 1977a) také tvrdí, že dlouhá vegetace by mohla snížit vitalitu kolonií druhu *Lasius flavus* nebo dokonce vést k zániku kolonie, proto někteří mravenci vegetaci zaštipují, aby jim nestínila (Gorb et al., 1997). Ve studii (King, 1977b) byla porovnávána vegetace aktivních a neaktivních mravenišť. Údaje ukazují, že když se přemisťování půdy na povrchu mraveniště zastaví, vegetace půdy mravenišť procházejí fázemi, které připomínají sukcesi.

Dále výsledky studie (Kovář et al., 2000) naznačují, že by se mohla lišit vegetace dlouhověkých a krátkověkých mravenišť. Rostliny rostoucí na mraveništích druhu *L. flavus*, který tvoří dlouhověká hnízda, jsou většinou druhy s dlouhými kořeny nebo stolony. Hnízda ostatních mravenců s krátkověkými hnízdy mají řídkou pokryvnost vegetace (více holé půdy) a nemají žádné konkrétní typické druhy vyšších rostlin, ale jsou bohatší na mechy.

1.4. Potravní preference mravenců

Mravence můžeme rozdělit do funkčních skupin podle toho, jaké mají potravní preference. Tyto skupiny se nazývají gildy (Ríos-Casanova et al., 2006). Skupiny, které můžeme nalézt celosvětově, jsou granivoři – zrnožravci (Brown et al., 1979), karnivoři – masožravci (Handel and Beattie, 1990), omnivoři – všežravci (Feldhaar et al., 2007), fungivoři (Bailey, 1920) a dále mravenci, kteří se živí nejčastěji živočišnými nebo rostlinnými šťávami (např. medovice a nektar; Torres and Rico, 1984). První skupina mravenců sbírá a konzumuje semena rostlin – zrnožravci (Ben-Zvi et al., 2021). Je to skupina, která je dominantní v suchých oblastech, kde je nedostatek hmyzu jako zdroje potravy (Brown et al., 1979). Masožraví mravenci mají žihadla a velké

mandibuly, kterými loví kořist (Handel and Beattie, 1990), a to hlavně hmyz (Torres and Rico, 1984). Tato skupina ale také sbírá semena rostlin a nosí si je do hnízda, kde oddělí elaiosom, kterým nakrmí larvy (Handel and Beattie, 1990). Oddělení elaiosomu semeno nepoškodí, a mravenci ho často odnesou z hnízda – tato skupina tedy patří mezi efektivní roznašeče. Dalšími gildami, co roznáší semena rostlin, jsou omnivoři a fungivoři (Christianini et al., 2012). Myrmekochorie neboli šíření semen mravenci je vzájemný mutualistický vztah roznašečů semen a myrmekochorní rostliny, která poskytuje semena s elaiosomy (Sernander, 1906; Giladi, 2006). Elaiosom slouží jako „odměna“ a obsahuje mnoho pro mravence prospěšných látek, jako jsou aminokyseliny a monosacharidy (Konečná et al., 2018a; Fischer et al., 2007). Existuje řada dalších interakcí mravenců s rostlinami. Rostliny lákají mravence svými extraflorálními nektárii nebo dužnatými plody (Bronstein, 1998) a odměňují mravence za to, že dokáží zahnat nebo dokonce zabít herbivora, který by mohl rostlinu ohrozit (Bronstein et al., 2006). Další výhodou pro rostliny je opylení (Vega and Herrera, 2013), nebo odnos semen mravenci, který pomáhá k šíření rostliny na větší vzdálenosti (Wolff and Debussche, 1999; Handel and Beattie, 1990). Gómez and Espadaler (2013) prováděli pokus na mesofilní a sklerofylní vegetaci po celém světě a testovali vzdálenost přenosu semen mravenci. Semena jsou přenášena v mezofilní pastvině v průměrné vzdálenosti 1.73 m metrů od hnízda. U menších mravenců mohou být vzdálenosti přenosu semen menší (Gómez and Espadaler, 2013). Podle toho, jestli mravenci rozšiřují semena rostlin nebo nikoliv, je můžeme rozdělit na roznašeče semen (později roznašeči) a neroznašeče semen (později neroznašeči); (Bourke and Heinze, 1994; Konečná et al., 2021).

Běžný a často dominantní druh temperátních pastvin *Lasius flavus* si chová mšice, které chrání a mravenci od nich získávají medovici, kterou mšice produkují. Medovice je pro mravence zdrojem sacharidů a aminokyselin, které mravencům pomáhají získat energii (Wills et al., 2015). Pro některé mravence rodu *Lasius* slouží mšice i jako zdroj proteinů (Pontin, 1978).

Další gilda mravenců si pěstuje houbu – fungivoři. Pěstování hub mravenci je odvozená strategie, ke které mravenci přešli od původních strategií jako lovení kořisti a živení se nektarem nebo jinými šťávami z rostlin nebo živočichů (Mueller et al., 2013). Tito mravenci, vyskytující se v neotropech (Montoya-Lerma et al., 2012), jsou známí pod označením mravenci střihači („leaf-cutting ants“). Střihači pěstují houbu na rozžvýkaných listech a tou se pak živí (Della Lucia et al., 2013).

Náš pokus probíhal na pastvinách podhorských a horských smilkových trávníků. Zde se vyskytovaly jen tři potravní gildy a to omnivoři, kteří plnili funkci roznašečů semen a neroznašeči zastoupeni pouze jedním druhem – dominantním mravencem druhu *L. flavus*. Dále byl zastoupen druh, který neměl jen jednu potravní preferenci – *Tetramorium* sp. – patřící do gildy omnivorů i granivorů a může tedy být predátorem semen (Pavel Pech – ústní sdělení).

2. Cíle práce

1. Jak se liší abiotické podmínky mezi typy mikrostanoviště?
2. Jak se liší druhové složení mezi mraveništi a okolní vegetací? Existují rozdíly mezi gildami?
3. Roste počet druhů s plochou stejně ve všech mikrostanovištích?

3. Metodika

3.1. Popis lokality

Experiment probíhal na louce u vesnice Uhřice (49°4′40.6″s. š., 13° 55′15.1″v. d., 641 m n. m.), která leží v oblasti Předšumaví v blízkosti obce Vlachovo Březí. Louka je ze severovýchodní strany obklopena lesem a z jihu strání s náletovými dřevinami. Průměrná teplota za posledních 10 let dosahovala 8.6°C a průměrný úhrn srážek byl 618 mm. Naměřené hodnoty byly získány meteorologickou stanicí Českého hydrometeorologického ústavu ve městě Husinec, který je od Úhřic vzdálen asi 8 km. Louka byla dříve pastvinou a nyní je jednou ročně kosena. Fytocenologicky je lokalita *Violion caninae*. Z trav se zde hojně vyskytuje *Agrostis capillaris*[1], *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*, *Festuca ovina* a *Danthonia decumbens*, z ostřic *Carex muricata* a *Carex caryophyllea,* z čeledi Juncaceae *Luzula campestris*. Dvouděložné rostliny jsou zastoupeny např. druhy: *Helianthemum grandiflorum*, *Hieracium pilosella*, *Thymus pulegioides*, *Trifolium medium* a *Trifolium repens*. Dále je zde bohatý výskyt druhů *Achillea millefolium*, *Veronica chamaedrys* či *Veronica officinalis*.

3.2. Uspořádání pokusu

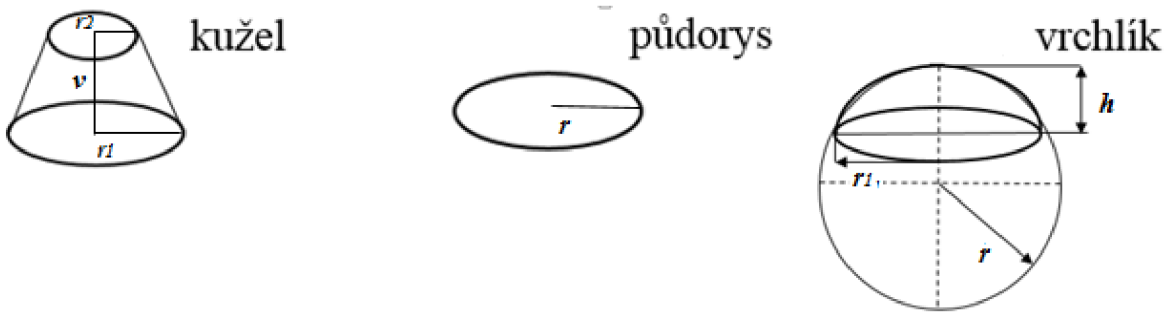
Bylo vybráno 20 mravenišť roznašečů a 20 mravenišť neroznašečů tak, aby byla zastoupena co největší variabilita velikosti ploch (pro účely Species-area Relationship). Následně byla vypočtena plocha mraveniště. K tomu bývají v literatuře užívány tři typy výpočtů plochy mraveniště (Obr. 1.), v mé bakalářské práci byly testovány všechny:

a) plocha půdorysu (Konečná et al., 2021),

b) povrch komolého kužele bez podstavy (Kasimova et al., 2014),

c) povrch vrchlíku (King, 1981; King, 2020).

[1] Nomenklatura druhů rostlin byla sjednocena podle Klíče ke květeně České republiky (Kaplan et al., 2019).



Obr. 1. Typy výpočtu plochy mravenišť.

Plocha půdorysu mravenišť na lokalitě byla počítána pomocí vzorce obsahu kruhu:

$$S = \pi r^2$$

kde *S* je plocha a *r* je poloměr podstavy. Půdorys odpovídal přibližně elipsovitému tvaru a použitý poloměr pro výpočet obsahu kruhu byl získán pomocí zprůměrovaných hodnot dvou poloos elipsy. Povrch komolého kužele bez podstavy byl spočten pomocí vzorce:

$$S = \pi r_2^2 + \pi * (r_1 + r_2) * \sqrt{v^2 + (r_1 - r_2)^2}$$

kde *S* je povrch, *v* výška, r_1 poloměr dolní podstavy a r_2 poloměr horní podstavy.

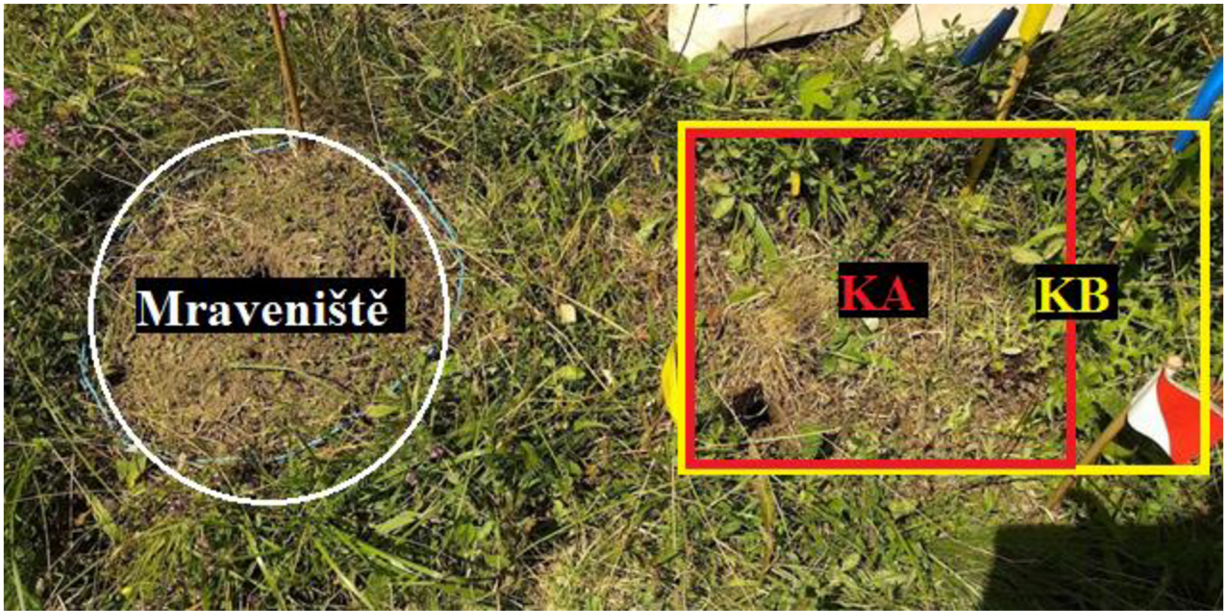
Povrch vrchlíku byl vypočítán pomocí vzorce:

$$S = 2\pi r h$$

kde *S* je povrch, r_1 poloměr dolní podstavy, *h* výška a *r* poloměr koule. Poloměr koule byl vypočítán dosazením do vzorce:

$$r_1 = \sqrt{h(2r - h)}$$

Poté byla ke každému mraveništi přiřazena příslušná nenarušená vegetace (kontrola). Plochy mravenišť byly rovny plochám párových kontrol, které se od okraje mravenišť nacházely ve vzdálenosti 10 cm. Každá kontrola se skládala ze dvou částí: kontrola A (KA) a kontrola B (KB). KA odpovídá velikosti půdorysu a KB velikosti plochy komolého kužele bez podstavy (KA je vnořená do KB; Obr. 2.).



Obr. 2. Schéma rozmístění párového mraveniště a kontrol KA a KB (plocha kontroly odpovídá ploše párového mraveniště, KA velikosti půdorysu a KB velikosti komolého kužele).

3.2.1. Porovnání půdních živin a pH mezi mikrostanovišti

Vzorky půdy byly odebrány pomocí půdních sond z mravenišť a z příslušných kontrol. Vzorky půdy byly poslány k rozboru do Výzkumného ústavu rostlinné výroby v Chomutově za účelem zjištění přítomných živin podle metody Mehlich III (Mehlich, 1984). Ze vzorků půdy bylo zjištěno pH, obsah fosforu a draslíku byl zjištěn z vodného výluhu (mg/kg) a obsah dusíku, uhlíku a humusu ze sušiny (%).

3.2.2. Porovnání vegetace mezi mikrostanovišti

V červenci roku 2021 byly provedeny fytocenologické snímky (pokryvnosti jednotlivých druhů rostlin v procentech) a to jak mravenišť, tak kontrolních ploch (KA i KB).

V plochách bylo nalezeno 10 druhů mravenců (Tabulka 1). Z každého hnízda bylo pinzetou odchyceno 8 - 10 mravenců, kteří byli vloženi do zkumavek s etanolem, aby byli zakonzervováni. Následně byli mravenci zařazeni do druhu pomocí určovacích znaků pod mikroskopem či binolupou pod vedením Pavla Pecha. Bylo zjištěno, že některá mraveniště obýval více než jeden

druh mravence. Bylo určeno, který druh byl v hnízdě dominantní, a tedy určoval vlastnosti mraveniště.

Tabulka 1. Seznam druhů mravenců nalezených na lokalitě a jejich stručná ekologie a počty zaznamenaných mravenišť.

druh	**trvalost hnízda**	**potravní gilda**	**roznašeč semen**	**zastoupení mravenišť**
Formica fusca	dlouhotrvající	omnivor	ANO	2
Formica rufibarbis	dlouhotrvající	omnivor	ANO	1
Formica sanguinea	dlouhotrvající	omnivor	ANO	2
Lasius flavus	dlouhotrvající	chovají mšice	NE	21
Lasius niger	dlouhotrvající	omnivor	ANO	2
Leptothorax acervorum	dlouhotrvající	omnivor	ANO	1
Myrmica sabuleti	sezónní	omnivor	ANO	5
Myrmica scabrinodis	sezónní	omnivor	ANO	6
Myrmica schencki	sezónní	omnivor	ANO	1
Tetramorium sp.	dlouhotrvající	omnivor i granivor	ANO	2

3.3. Statistické zpracování

Jednorozměrné analýzy byly provedeny v programu R (R Core Team, 2021) a mnohorozměrné gradientové analýzy byly provedeny v programu Canoco 5 (Ter Braak and Smilauer, 2012).

3.3.1. Porovnání půdních živin a pH mezi mikrostanovišti:

Obsah živin v půdě (dusík, draslík, fosfor, uhlík a humus) a pH byly porovnávány mezi mraveništi roznašečů (dále roznašeči) a mraveništi neroznašečů (dále neroznašeči) pomocí t-testu s Welchovou korekcí. Data byla logaritmicky transformována podle vzorce $Y' = \log(100*Y+1)$. Párovým t-testem s Welchovou korekcí byla porovnávána všechna mraveniště (mraveniště roznašečů a neroznašečů dohromady) s jejich kontrolami, dále roznašeči s kontrolami a neroznašeči s kontrolami. Byla testována nulová hypotéza, že se obsah živin mezi mraveništi roznašečů a

neroznašečů a jejich párovými kontrolami neliší, a že se mraveniště roznašečů neliší od mravenišť neroznašečů.

3.3.2. Druhové složení vegetace mikrostanovišť

Odlišnost druhového složení mezi mraveništi roznašečů a mraveništi neroznašečů byla testováná přímou gradientovou analýzou (RDA). Rozdíly mezi mraveništi a kontrolami byly testovány pomocí přímé gradientové analýzy parciální (RDA partial), která popisuje párový design, kde kovariátou je identita páru (1 – 20). Vysvětlovaná proměnná byla pokryvnost jednotlivých druhů rostlin a vysvětlující proměnná byla typ mikrostanoviště. Pokryvnosti jednotlivých druhů v procentech byly logaritmicky transformovány podle vzorce $Y' = \log(Y+1)$. Byla testována statistická významnost vlivu typu mikrostanoviště pomocí Monte Carlo permutačního testu (4999 permutací). Dále byla testována statistická významnost závislosti pokryvnosti jednotlivých druhů rostlin na typu mikrostanoviště byla zjištěna zobrazením diagramu T- statistiky – *T value biplot*; Smilauer and Leps, 2014).

Zvlášť nás zajímalo chování myrmekochorních druhů. K určení, který druh je myrmekochorní, byla použita databáze PLADIAS (Konečná et al., 2018b; Chytrý et al., 2021).

3.4. Růst počtu druhů s plochou

Byla vypočtena závislost počtu druhů na ploše neboli Species–Area Relationship (SAR) pomocí rovnice: druhová bohatost = konstanta*plocha$^{\text{sklon přímky}}$, tedy $S = c.A^z$. K odhadu parametrů byla užita linearizovaná forma (po logaritmické transformaci) $\log(S) = \log(c) + z \log(A)$ a lineární regrese. Pro test rozdílu SAR mezi mraveništi a kontrolami byl použit lineární smíšený model, kde vysvětlující byla typ mikrostanoviště a vysvětlovaná počet druhů a identita páru jako vysvětlující proměnná s náhodným faktorem. Pro test rozdílu SAR mezi roznašeči a neroznašeči byl použit lineární model, vysvětlující proměnná byla typ mikrostanoviště a vysvětlovaná počet druhů.
Nejdříve byla testována rychlost růstu počtu druhů v závislosti na třech typech výpočtů plochy (půdorys, komolý kužel a vrchlík). Mraveniště je prostorový útvar, bylo proto potřeba zvolit metodu výpočtu, která by nejlépe odpovídala růstu druhů s plochou. Metoda výpočtu byla vybrána dle nejvyšší hodnoty koeficientu determinace (tj. Adjusted R-squared – (R^2), která popisuje míru

vysvětlené variability dat. Byla testována nulová hypotéza, že rychlost růstu počtu druhů se mezi jednotlivými mikrostanovišti neliší.

4. Výsledky

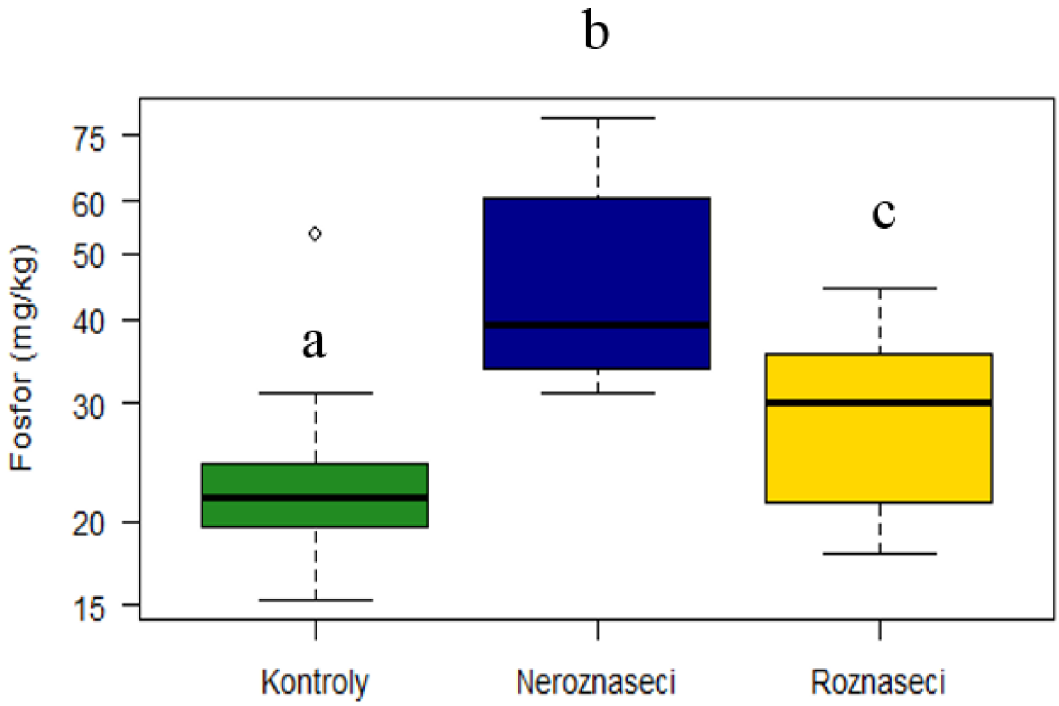
Všechny grafy s daty po logaritmické transformaci jsou zobrazovány s popisky os s původními naměřenými hodnotami. Grafy typu „box and whisker“ ukazují medián, mezikvartilové rozpětí a body jsou outliers („odlehlé hodnoty“). DF v tabulkách jsou stupně volnosti (v případě užití Welchovy korekce to obvykle není celé číslo). Vnumerických výsledcích používám desetinnou tečku, nikoliv desetinnou čárku – čárku používám, když chci oddělit dvě hodnoty.

4.1. Porovnání půdních živin a pH

Průkazný rozdíl obsahu všech živin a pH v půdě byl zjištěn mezi mraveništi a kontrolami, roznašeči a kontrolami a neroznašeči a kontrolami pomocí párového t-testu (Tabulka 2. – 7.; Obr. 3. – 8.). Rozdíl obsahu všech živin a pH v půdě byl zjišťován mezi roznašeči a neroznašeči pomocí t-testu s Welchovou korekcí (Tabulka 2. – 7.). Rozdíl v obsahu živin a pH nebyl průkazný mezi roznašeči a neroznašeči u všech prvků kromě fosforu. Nejvíce fosforu bylo v mraveništích neroznašečů (Tabulka 2., Obr. 3.).

Tabulka 2. Rozdíly obsahu půdního fosforu mezi jednotlivými mikrostanovišti.

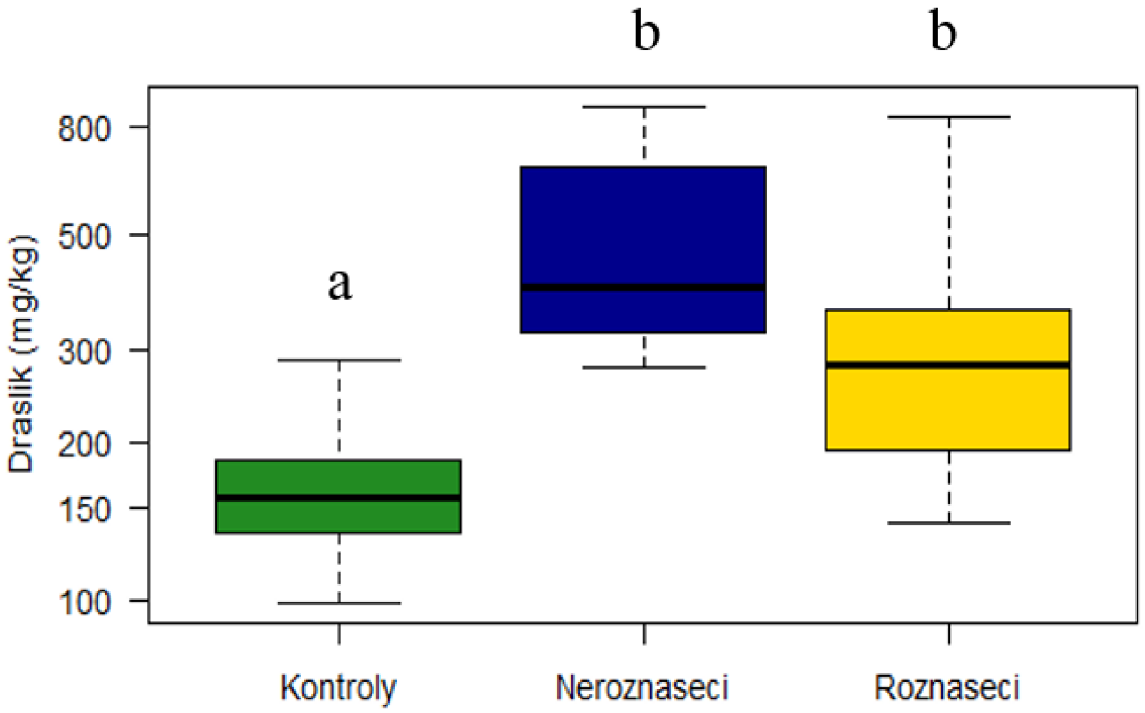
fosfor	t	DF	p
roznašeči x neroznaseči	-2.994	17.98	0.008
mraveniště x kontroly	4.790	19	$1.301*10^{-4}$
roznašeči x kontroly	2.157	9	0.059
neroznašeči x kontroly	5.334	9	$4.721*10^{-4}$



Obr. 3. Obsah fosforu v půdě jednotlivých mikrostanovišť shrnují výsledky t-testu. Popisky a, b, c uvádějí, jestli je nebo není průkazný rozdíl v obsahu fosforu mezi jednotlivými mikrostanovišti.

Tabulka 3. Rozdíly obsahu půdního draslíku mezi jednotlivými mikrostanovišti.

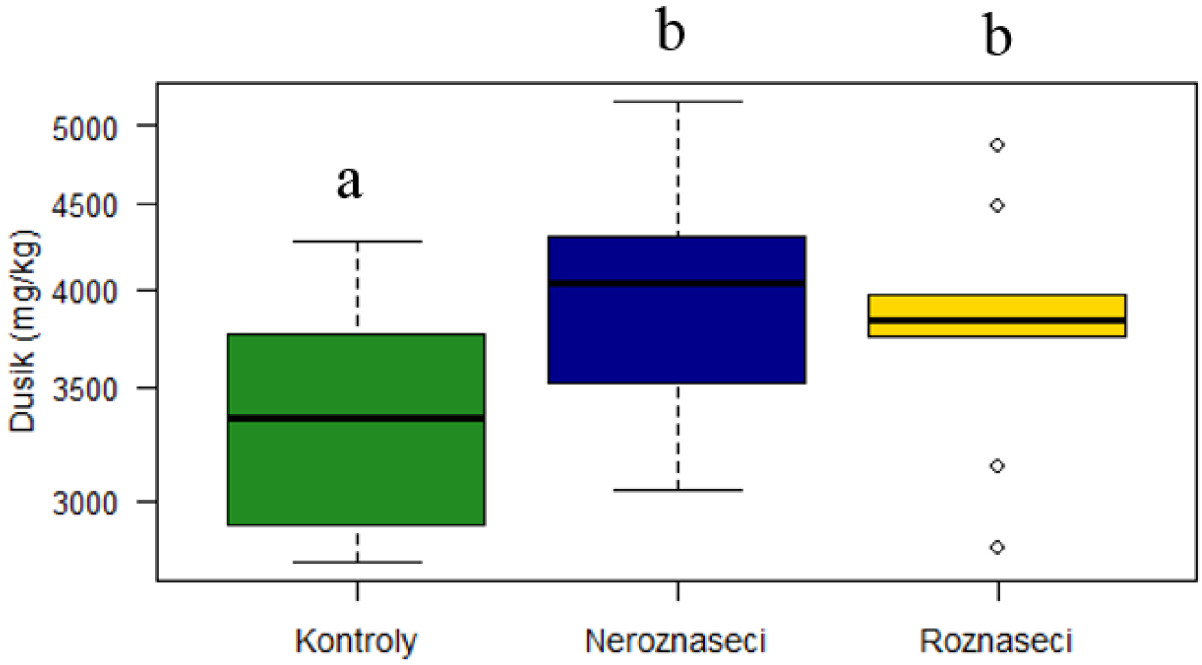
draslík	t	DF	p
roznašeči x neroznaseči	-1.865	16.687	0.0799
mraveniště x kontroly	6.183	19	$6.104*10^{-6}$
roznašeči x kontroly	2.991	9	0.016
neroznašeči x kontroly	6.812	9	$7.804*10^{-5}$



Obr. 4. Obsah draslíku v půdě jednotlivých mikrostanovišť shrnují výsledky t-testu. Popisky a, b, c uvádějí, jestli je nebo není průkazný rozdíl v obsahu draslíku mezi jednotlivými mikrostanovišti.

Tabulka 4. Rozdíly obsahu půdního dusíku mezi jednotlivými mikrostanovišti.

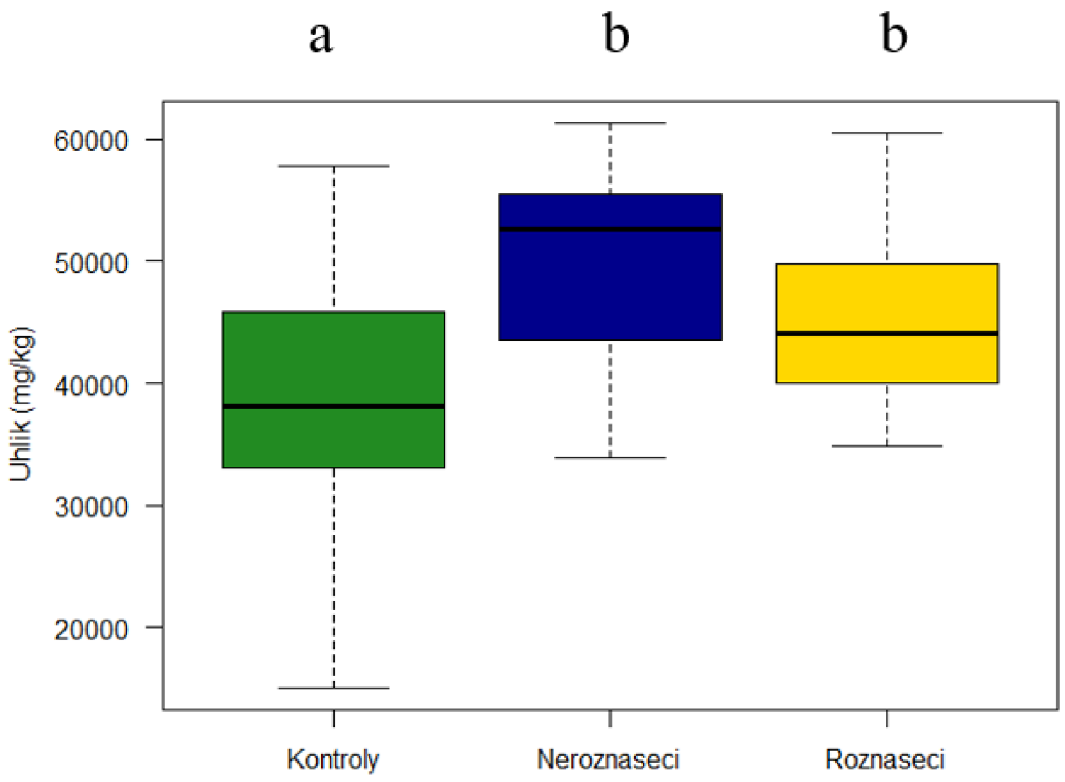
dusík	t	DF	p
roznašeči x neroznaseči	-0.533	18	0.601
mraveniště x kontroly	3.459	19	0.003
roznašeči x kontroly	2.243	9	0.052
neroznašeči x kontroly	2.915	9	0.017



Obr. 5. Obsah dusíku v půdě jednotlivých mikrostanovišť shrnují výsledky t-testu. Popisky a, b, c uvádějí, jestli je nebo není průkazný rozdíl v obsahu dusíku mezi jednotlivými mikrostanovišti.

Tabulka 5. Rozdíly obsahu půdního uhlíku mezi jednotlivými mikrostanovišti.

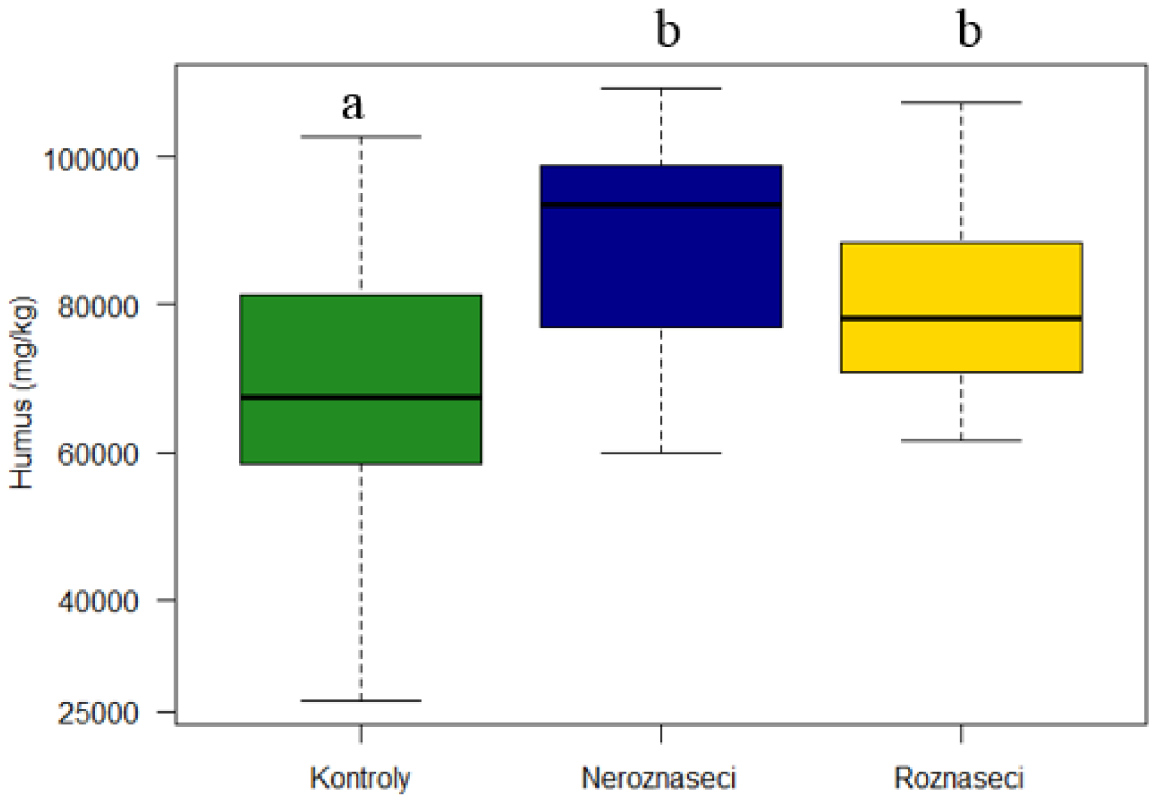
uhlík	t	DF	p
roznašeči x neroznaseči	-1.402	17.853	0.178
mraveniště x kontroly	2.991	19	0.008
roznašeči x kontroly	2.503	9	0.034
neroznašeči x kontroly	2.328	9	0.045



Obr. 6. Obsah uhlíku v půdě jednotlivých mikrostanovišť shrnují výsledky t-testu. Popisky a, b, c uvádějí, jestli je nebo není průkazný rozdíl v obsahu uhlíku mezi jednotlivými mikrostanovišti.

Tabulka 6. Rozdíly obsahu půdního humusu mezi jednotlivými mikrostanovišti.

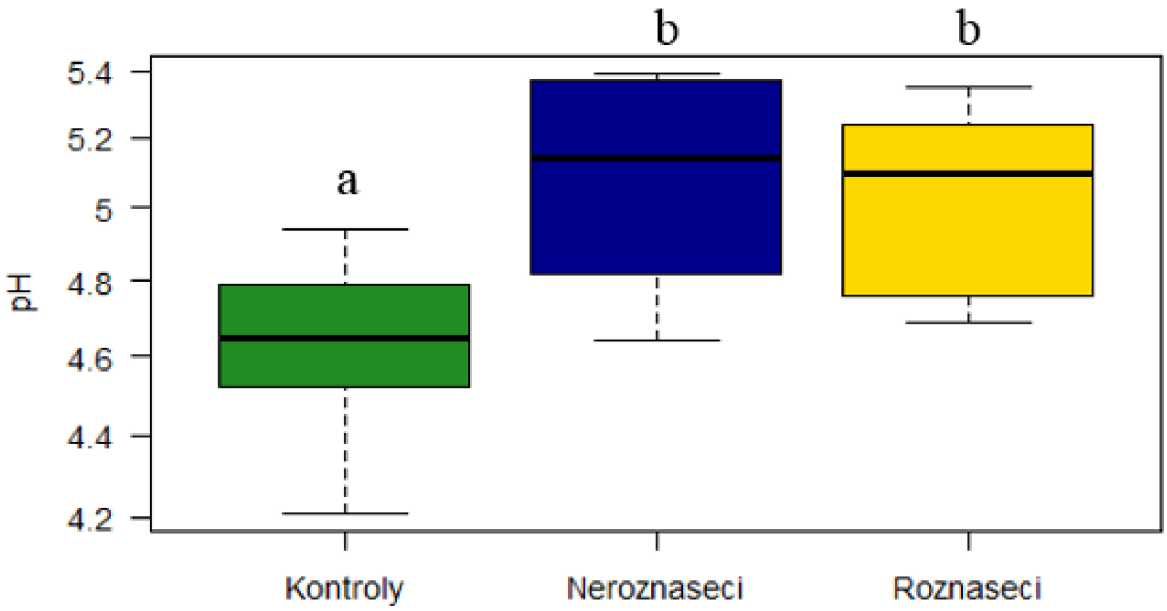
humus	t	DF	p
roznašeči x neroznaseči	-1.410	17.847	0.176
mraveniště x kontroly	2.973	19	0.008
roznašeči x kontroly	2.473	9	0.035
neroznašeči x kontroly	2.317	9	0.046



Obr. 7. Obsah humusu v půdě jednotlivých mikrostanovišť shrnují výsledky t-testu. Popisky a, b, c uvádějí, jestli je nebo není průkazný rozdíl v obsahu humusu mezi jednotlivými mikrostanovišti.

Tabulka 7. Rozdíly obsahu půdního pH mezi jednotlivými mikrostanovišti.

pH	t	DF	p
roznašečii x neroznaseči	-0.581	17.961	0.569
mraveniště x kontroly	9.262	19	$1.784*10^{-8}$
roznašeči x kontroly	6.451	9	$1.185.898*10^{-4}$
neroznašeči x kontroly	7.841	9	$2.598*10^{-5}$



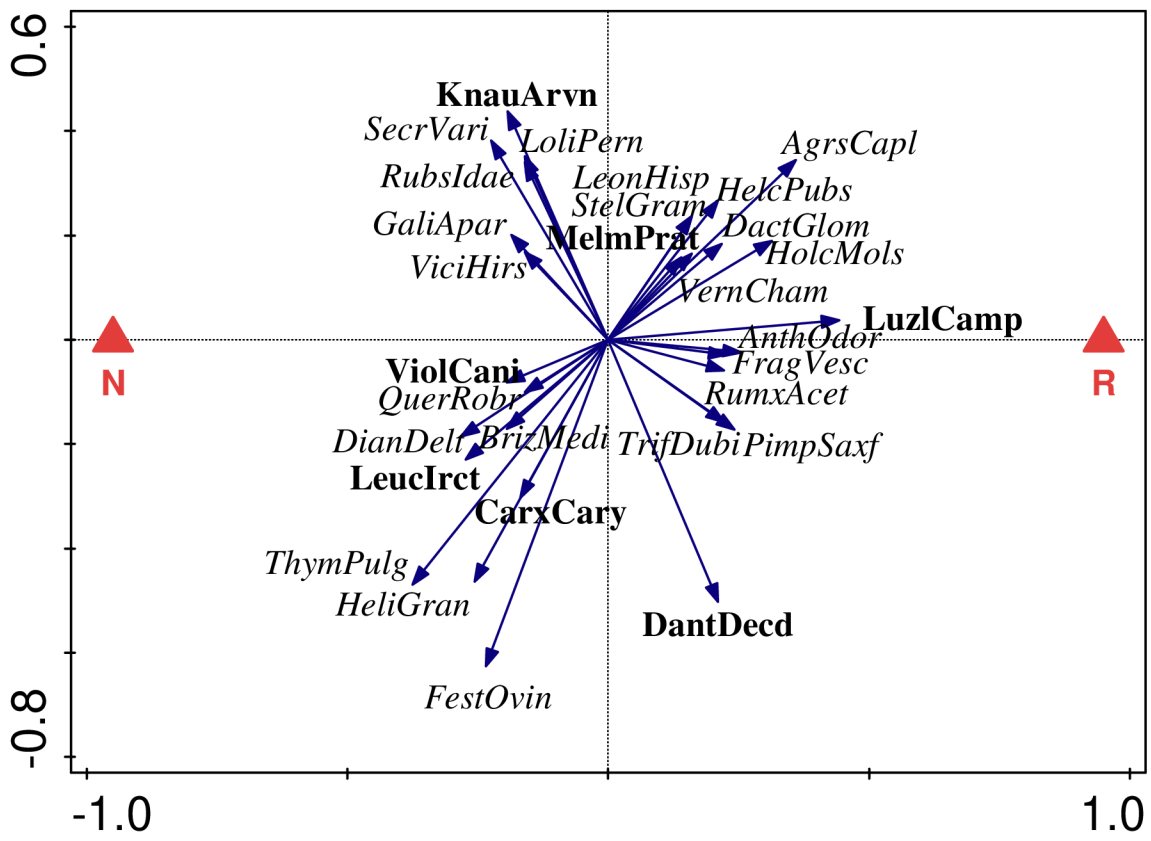
Obr. 8. Obsah pH v půdě jednotlivých mikrostanovišť shrnují výsledky t-testu. Popisky a, b, c uvádějí, jestli je nebo není průkazný rozdíl v pH mezi jednotlivými mikrostanovišti.

4.2. Druhové složení vegetace

Na lokalitě bylo při snímkování zapsáno celkem 65 druhů rostlin. Z toho jich 7 bylo myrmekochorních (Příloha I.).

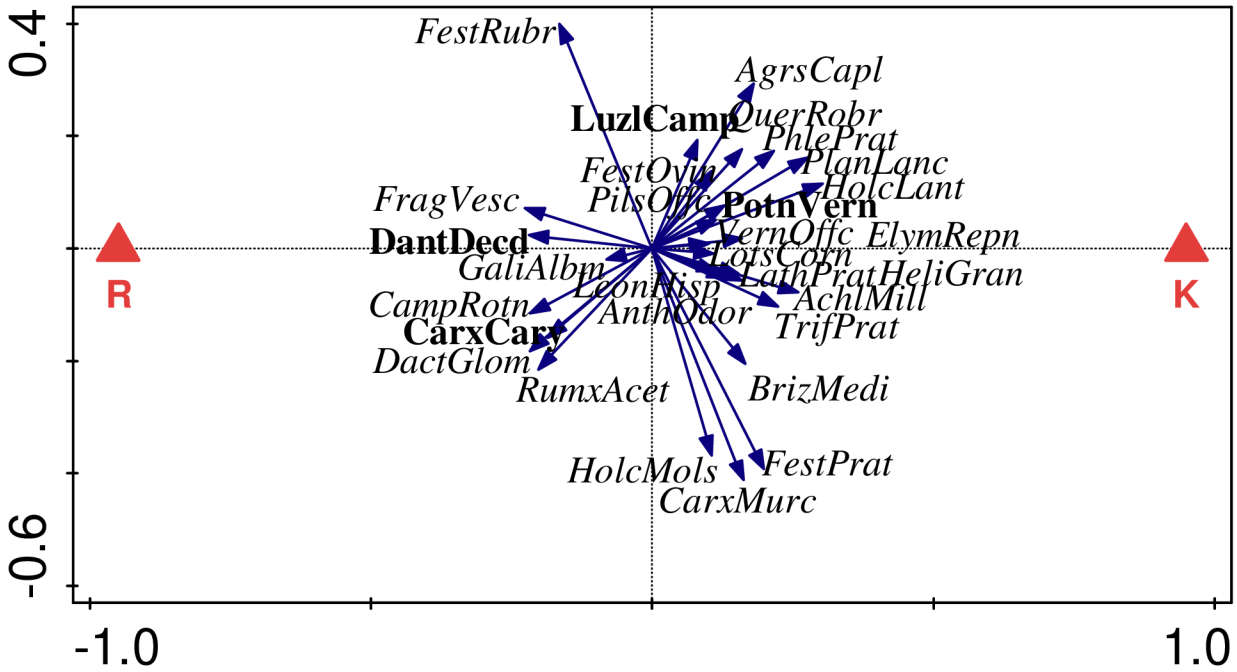
Analýzou RDA a parciální RDA s identitou páru jako kovariátou bylo zjištěno, že druhové složení se mezi jednotlivými mikrostanovišti průkazně liší. (Obr. 9., Obr. 10., Obr. 11.) V grafech jsou tučným písmem zvýrazněny myrmekochorní druhy rostlin.

Na grafu (Obr. 9.) můžeme vidět, že v mraveništích roznašečů se mírně hojněji vyskytovaly nemyrmekochorní druhy *Anthoxanthum odoratum* a *Fragaria vesca*. Z myrmekochorních rostlin druh*Luzula campestris,* byl zastoupen mírně hojněji v mraveništích roznašečů a *Viola canina* v mraveništích neroznašečů.



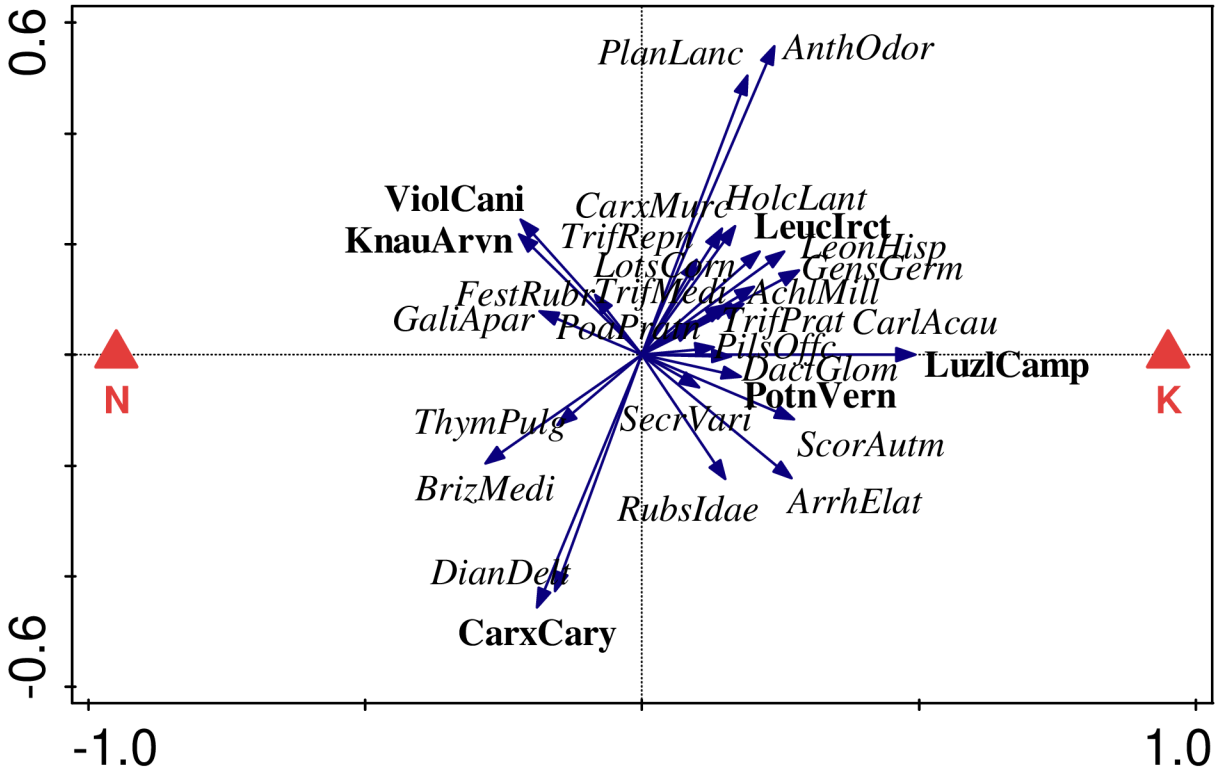
Obr. 9. Zobrazení ordinačního diagramu RDA, kde je porovnáváno druhové složení vegetace mezi neroznašeči (N) a roznašeči (R). Rozdíl je průkazný (F=2.0, p=0.024). Kanonická osa vysvětuje 5.02% celkové variability. Z 65 druhů rostlin je zobrazeno 30 nejlépe fitujících s první osou. Zkratky myrmekochorních druhů jsou na obrázku zvýrazněny tučně (Příloha I.).

Na grafu (Obr. 10.) můžeme vidět, že na mraveništích roznašečů se mírně hojněji vyskytovaly nemyrmekochorní druhy *Galium album* a na kontrolách *Elymus repens*, *Lotus corniculatus* a *Veronica officinalis*. Na mraveništích roznašečů se vyskytoval mírně hojněji myrmekochorní druh *Danthonia decumbens* a v kontrolách *Potentilla verna*.



Obr. 10. Zobrazení ordinačního diagramu parciální RDA s kovariátou (tj. identita páru), kde je porovnáváno druhové složení vegetace mezi roznašeči (R) a kontrolami (K). Rozdíl je průkazný (F=1.6, p=0.017). Kanonická osa vysvětuje 2.12% celkové variability druhů. Z 65 druhů rostlin je zobrazeno 30 nejlépe fitujících s první osou. Zkratky myrmekochorních druhů jsou na obrázku zvýrazněny tučně. (Příloha I.).

Na grafu (Obr. 11.) můžeme vidět, že v kontrolách byly mírně hojnější nemyrmekochorní druhy *Dactylis glomerata* a *Pilosella officinarum*. Z myrmekochorních druhů to byla *Luzula campestris* a *Potentilla verna*.



Obr. 11. Zobrazení ordinačního diagramu parciální RDA s kovariátou (tj. identita páru), kde je porovnáváno druhové složení vegetace mezi neroznašeči (N) a kontrolami (K). Rozdíl je průkazný (F=2.0, p=0.004). Kanonická osa vysvětuje 2.48% celkové variability. Z 65 druhů rostlin je zobrazeno 30 nejlépe fitujících s první osou. Zkratky myrmekochorních druhů jsou na obrázku zvýrazněny tučně (Příloha I.).

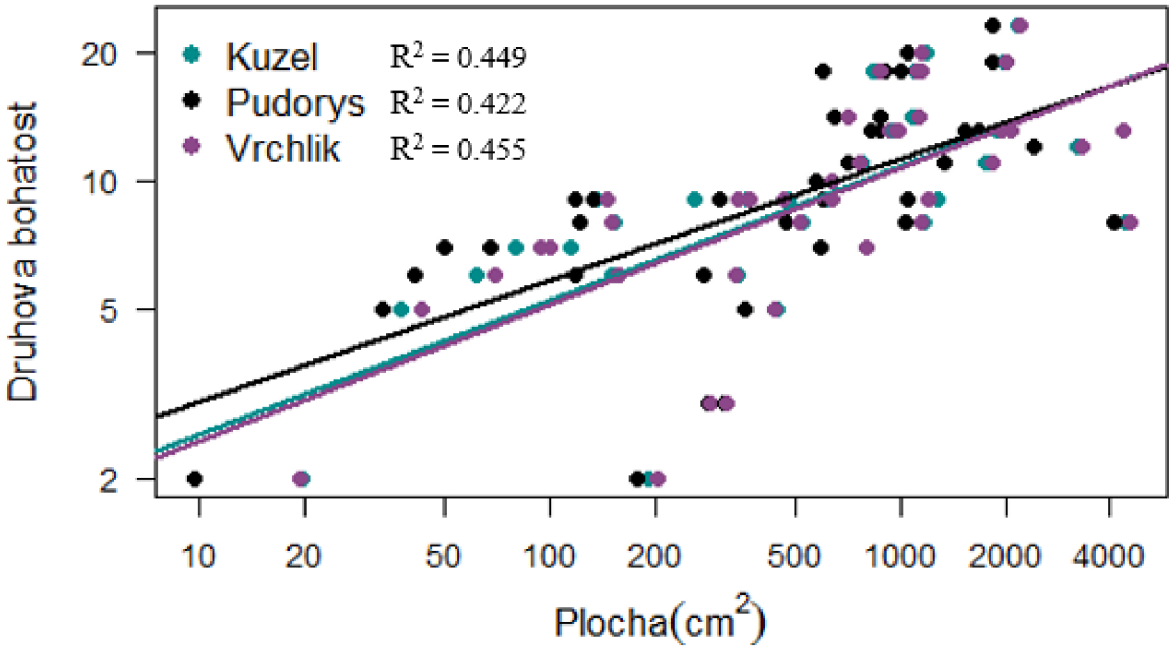
Po srovnání všech grafů se dá říci, že na mraveništích roznašečů byly mírně hojnější nemyrmekochorní druhy *Anthoxanthum odoratum*, *Fragaria vesca* a *Galium album*, z myrmekochorních druhů to byly*Danthonia decumbens*. U neroznašečů byl mírně hojnější jen myrmekochorní druh *Viola canina* a v kontrolách se více vyskytovaly druhy *Elymus repens*, *Lotus corniculatus* a *Veronica officinalis*, *Dactylis glomerata* a *Pilosella officinarum*. Myrmekochorní druhy mírně hojnější na kontrolách byly *Potentilla verna* a *Luzula campestris* (Obr. 9., Obr. 10., Obr. 11.). Graf T statistiky (*T- value biplot*) ale neukázal, že by některý druh byl typický (měl průkazně častější výskyt) přímo pro dané mikrostanoviště.

4.3. Růst počtu druhů rostlin s plochou mikrostanoviště

Plochy mravenišť na dané lokalitě měly rozsah od 19.24 cm^2 do 4542.94 cm^2.

4.3.1. Metody výpočtů plochy mraveniště

R – squared (R^2) byla u všech metod podobná. V následujících výpočtech mohla být tudíž použita jakákoliv metoda. O něco lépe však popisuje růst počtu druhů s plochou vrchlík, který vysvětluje 46% variability (R^2=0.455), proto byl pro další analýzy použit právě vrchlík.



Obr. 12. Porovnání rychlosti růstu počtu druhů s plochou mraveniště v závislosti na metodě výpočtu plochy mraveniště.

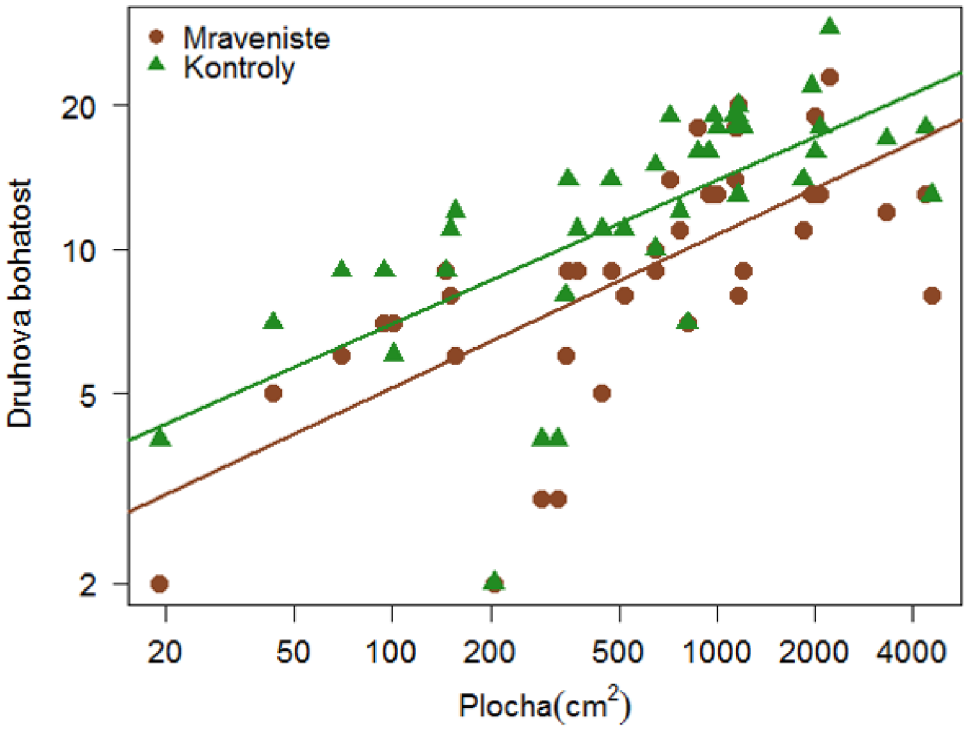
4.3.2. SAR pro jednotlivá mikrostanoviště

Pomocí SAR byla testována rychlost růstu počtu druhů v závislosti na typu mikrostanoviště (Tabulka 9. – 12.; Obr. 13. – 16.). SAR byl popsán obecným lineárním modelem se smíšeným efektem, kde náhodným faktorem je identita páru.

Kontroly mají více druhů relativně k ploše než mraveniště (p = 0.044; Tabulka 9, Obr. 13.). Rychlost růstu počtu druhů se mezi kontrolami a mraveništi průkazně nelišila (interakce mikrostanoviště: plocha, p = 0.517; Tabulka 9.). Rovnice přímky pro mraveniště: druhová bohatost = 1.750*plocha$^{0.301}$ a rovnice přímky pro kontroly: druhová bohatost = 1.169*plocha$^{0.320}$ (Obr. 13.).

Tabulka 9. Srovnání SAR mezi mikrostanovišti (mraveništi a kontrolami).

	Sklon	Střední chyba	DF	t	p
log10(plocha)	0.301	0.054	44.227	5.560	$1.47*10^{-6}$
mikrostanoviště	-0.175	0.084	38	-2.088	0.044
log10(plocha):mikrostanoviště	0.020	0.030	38	0.655	0.517

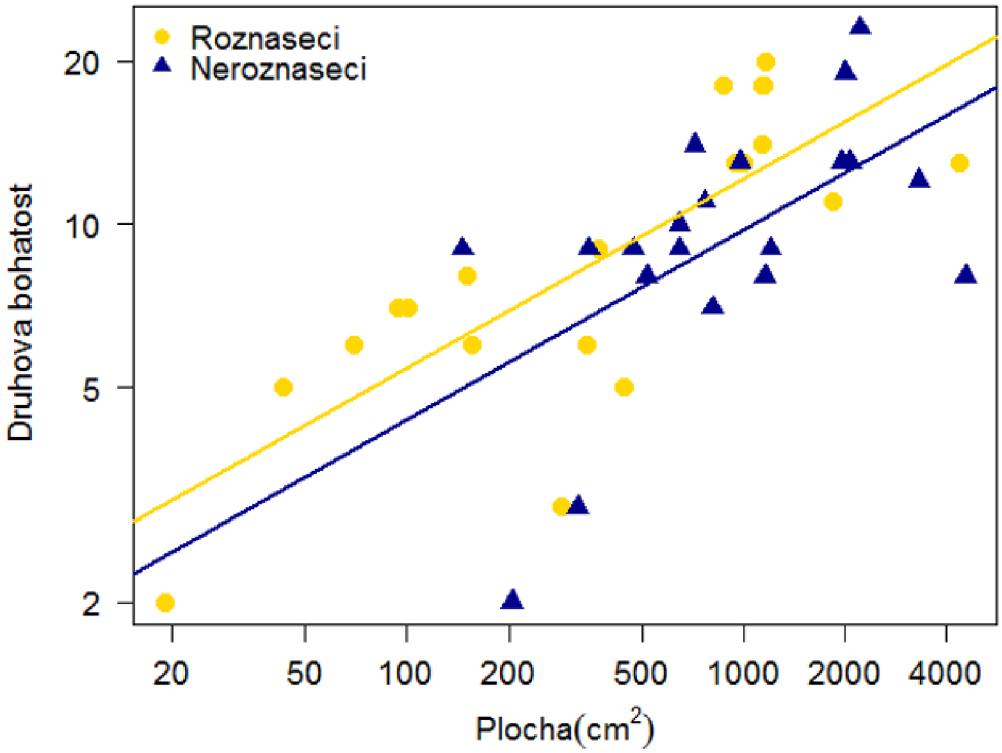


Obr. 13. Závislost rychlosti růstu počtu druhů rostlin s plochou mezi mraveništi a kontrolami.

Ani jedno z mikrostanovišť nemá více druhů relativně k ploše (p = 0.792; Tabulka 10., Obr. 14.). Rychlost růstu počtu druhů se mezi roznašeči a neroznašeči průkazně nelišila (interakce mikrostanoviště: plocha, p = 0.991; Tabulka 10.). Rovnice přímky pro roznašeče: druhová bohatost = 1.079*plocha$^{0.350}$ a rovnice přímky pro neroznašeče: druhová bohatost = 0.861*plocha$^{0.352}$ (Obr. 14.).

Tabulka 10. Srovnání SAR mezi mikrostanovišti (roznašeči a neroznašeči).

	Sklon	Střední chyba	DF	t	p
log10(plocha)	0.352	0.108	36	3.248	0.003
mikrostanoviště	0.098	0.370	36	0.266	0.792
log10(plocha):mikrostanoviště	-0.001	0.129	35	-0.011	0.991

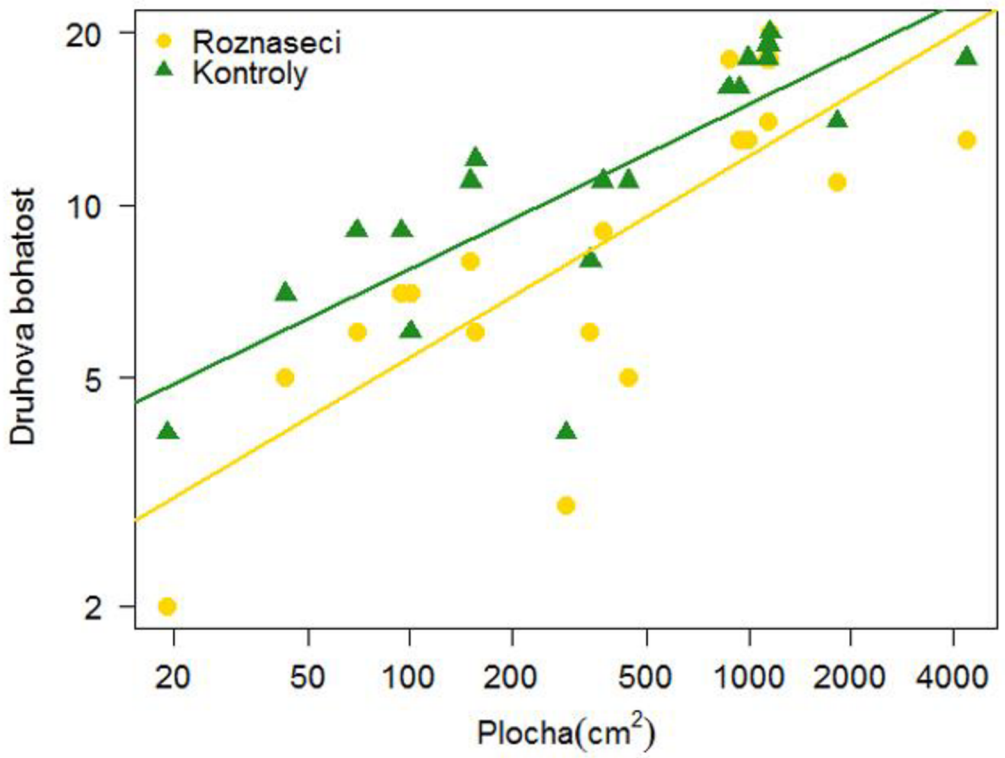


Obr. 14. Závislost rychlosti růstu počtu druhů rostlin s plochou mezi roznašeči a neroznašeči.

Kontroly mají více druhů relativně k ploše než roznašeči. ($p = 0.012$; Tabulka 11., Obr. 15.). Rychlost růstu počtu druhů se mezi kontrolami a mraveništi průkazně nelišila (interakce mikrostanoviště: plocha, $p = 0.113$; Tabulka 11.). Rovnice přímky pro roznašeče: druhová bohatost = $1.079*\text{plocha}^{0.350}$ a rovnice přímky pro kontroly: druhová bohatost $=1.076*\text{plocha}^{0.2861}$ (Obr. 15.).

Tabulka 11. Srovnání SAR mezi mikrostanovišti (roznašeči a kontrolami).

	Sklon	Sttřední chyba	DF	t	p
log10(plocha)	0.286	0.058	22.408	4.935	$5.87*10^{-5}$
mikrostanoviště	-0.283	0.102	18	-2.787	0.012
log10(plocha):mikrostanoviště	0.064	0.039	18	1.666	0.113

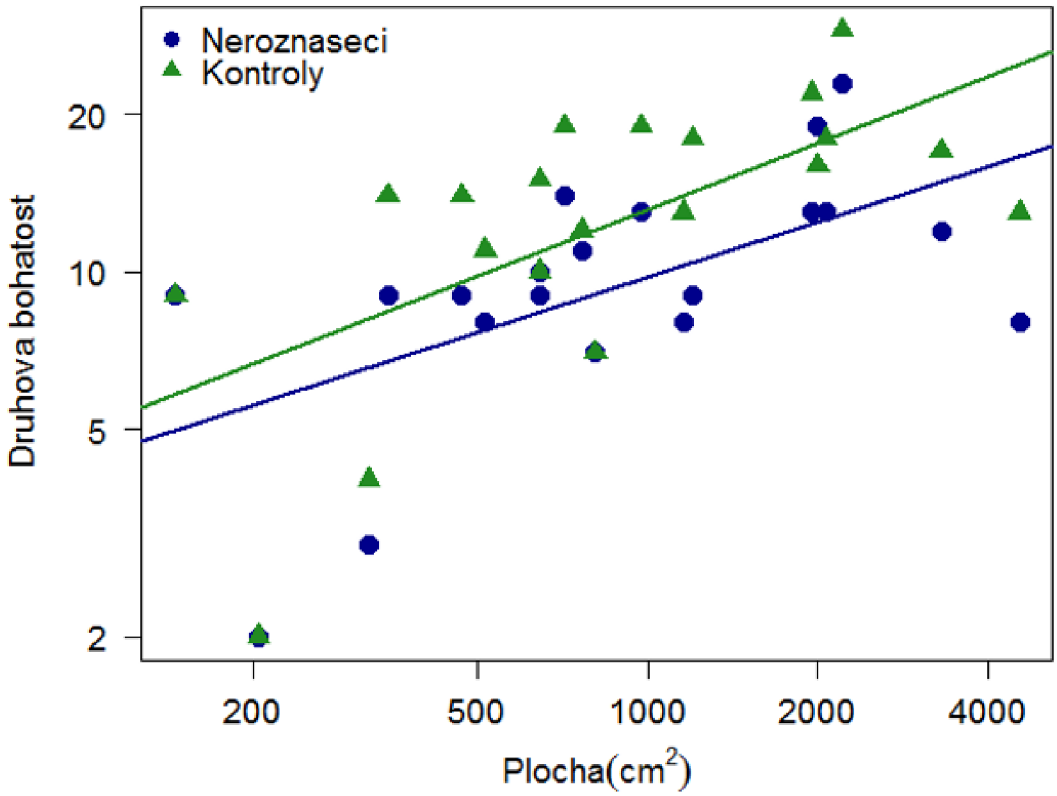


Obr. 15. Závislost rychlosti růstu počtu druhů rostlin s plochou mezi roznašeči a kontrolami.

Nebyl nalezen průkazný rozdíl mezi mikrostanoviši v počtu druhů relativně k ploše (p =0.588; Tabulka 12., Obr. 16.). Rychlost růstu počtu druhů se mezi roznašeči a neroznašeči průkazně nelišila (interakce mikrostanoviště: plocha, (p = 0.199; Tabulka 12.). Rovnice přímky pro neroznašeče: druhová bohatost = 0.861*plocha$^{0.352}$ a rovnice přímky pro kontroly: druhová bohatost = 0.701*plocha$^{0.424}$ (Obr. 16.).

Tabulka 12. Srovnání SAR mezi mikrostanovišti (neroznašeči a kontrolami).

	Sklon	Střední chyba	DF	t	p
log10(plocha)	-0.154	0.119	19.964	3.564	0.002
mikrostanoviště	0.089	0.161	18	0.551	0.588
log10(plocha):mikrostanoviště	-0.072	0.054	18	-1.333	0.199



Obr. 16. Závislost rychlosti růstu počtu druhů rostlin s plochou mezi neroznašeči a kontrolami

5. Diskuse

Byly testovány rozdíly v obsahu jednotlivých prvků (fosforu, draslíku, dusíku a uhlíku), v obsahu humusu a v pH v půdě mezi jednotlivými mikrostanovišti – mraveništi a kontrolami, kde byla rozlišována mraveniště roznašečů a neroznašečů. Také bylo porovnáváno druhové složení vegetace a Species–Area Relationship (SAR) mezi jednotlivými mikrostanovišti. Ve většině charakteristik se mraveniště jeví jako odlišné mikrostanoviště, a v některých charakteristikách byly nalezeny i rozdíly mezi mraveništi roznašečů a neroznašečů. Obsah živin a hodnota pH byly vyšší v mraveništích. Druhové složení vegetace se významně lišilo mezi mraveništi a kontrolami a rychlost růstu počtu druhů rostlin s plochou se mezi jednotlivými mikrostanovišti nelišila.

5.1. Porovnání půdních živin a pH mezi mikrostanovišti

Bylo zaznamenáno, že obsah živin a pH se mezi jednotlivými mikrostanovišti lišil. Byl zjištěn vyšší obsah všech prvků, humusu i pH v mraveništích. Při porovnávání roznašečů a neroznašečů byl rozdíl zaznamenán jen u fosforu.

Mraveniště v mé práci se projevila jako více bohatá na živiny než kontrolní plochy. Také obsah půdního humusu byl v mé práci vyšší v mraveništích než v kontrolách, což odpovídá i starším výsledkům (Petal, 1998). To může být proto, že mravenci urychlují svojí činností v hnízdě rozklad organické hmoty a tím tvorbu humusu. Půda mravenišť obsahovala vyšší podíl dusíku a uhlíku než půda okolní. To se shoduje s výsledky předchozích studií (Petal, 1998; Konečná et al., 2021). Vyšší obsah dusíku zaznamenaly také další studie (Nkem et al., 2000; King, 1977a; Wagner et al., 2004)(Wagner et al., 2004), opačné výsledky zaznamenali (Ehrle et al., 2017; Dostál et al., 2005; Dean et al., 1997).

Studie, která se do jisté míry zabývala výzkumem obsahu živin mezi roznašeči a neroznašeči byla studie Holec and Frouz (2006), kteří testovali rozdíl v obsahu dusíku a uhlíku mezi mraveništi s dvěma druhy mravenců a to *L. flavus* (neroznašeč semen) a *L. niger* (roznašeč semen). Zjistili vyšší obsah celkového uhlíku, dusíku v mraveništích *L. niger*. V mojí práci nebyly rozdíly v obsahu dusíku a uhlíku mezi roznašeči a neroznašeči. Další studie, co se zabývala roznašeči a neroznašeči byla Dauber et al. (2001). Studovanými druhy mravenců byly *Myrmica scabrinodis* (roznašeč), *Lasius niger* (roznašeč) a *L. flavus* (neroznašeč). Obsah dusíku byl vyšší v hnízdě druhu *L. flavus*

než v hnízdě *Myrmica scabrinodis*. Mírně vyšší avšak neprůkazný obsah dusíku v mraveništi neroznašeče byl pozorován i v mojí studii, ve které ale bylo více druhů roznašečů (včetně *Myrmica scabrinodis*). Nižší obsah dusíku v mraveništi *Myrmica scabrinodis* může být způsoben vyšším příjmem dusíku rostlinami kvůli hustější vegetaci v mraveništi, které čerpají z půdy dusík nebo zabudování dusíku do mikrobiální biomasy (Dauber et al., 2001).

V mraveništích byl také vyšší obsah fosforu a draslíku, ke stejným výsledkům dospěly i studie (Ehrle et al., 2017; Dostál et al., 2005; Wagner et al., 1997). Vyšší obsah fosforu v mraveništích oproti kontrolám zaznamenali také Holec and Frouz (2006). Porovnávali mraveniště *L. flavus* a *L. niger* a prokázali vyšší obsah fosforu v mraveništi roznašeče (*L. niger*). To je v rozporu s mými výsledky, kdy vyšší obsah fosforu byl v mraveništích neroznašeče (*L. flavus*) oproti mraveništím roznašečů. Vyšší obsah fosforu v mraveništích neroznašečů oproti roznašečům mohl být způsoben tím, že neroznašeč *L. flavus* je hypogeický druh tzn., že žije pod zemí a nevylézá na povrch (Ivens et al., 2012). *L. flavus* umírá v hnízdě a tím mohlo dojít ke zvýšení obsahu fosforu uvnitř hnízda. *L. flavus* má navíc i odkladiště organického materiálu uvnitř hnízda, na rozdíl od roznašečů semen, kteří mají odkladiště často mimo hnízdo (Pavel Pech – ústní sdělení). Naopak nižší obsah fosforu zaznamenali v mraveništích oproti kontrolním ploškám ve studii Konečná et al. (2021), přestože to byl stejný biotop na blízké lokalitě, avšak aktivita mravenců na mojí lokalitě byla vyšší.

Hodnota pH byla vyšší v mraveništích a blížila se k neutrálnímu, což je v souladu s většinou studií (Ehrle et al., 2017; Dostál et al., 2005; Dean et al., 1997; Konečná et al., 2021). To by mohlo být způsobeno tím, že mravenci, urychlují ranou mineralizaci v hnízdě a tím podporují rozvoj amonifikačních bakterií, které zvyšují pH (Petal et al., 1977). Jsou ale studie, které uváděly, že mraveniště byla více acidická než kontrolní plochy (King, 1977a). Wagner et al. (1997) pozoroval více kyselou půdu na okraji mraveniště než v kontrole. Tyto výsledky se však pravděpodobně neliší kvůli umístění půdního vzorku v rámci mraveniště (já jsem měla směsný půdní vzorek ze středu a okraje mraveniště), protože jak pH okrajů tak i středů mravenišť byla v práci Konečná et al. (2021) více zásaditá než kontroly. Rozdíly v metodice však mohou způsobit, že se jednotlivé studie se mezi sebou výrazně lišily v obsahu živin a lišily se i od mého pokusu, pravděpodobně, protože byla pozorována velká heterogenita v obsahu živin v rámci mraveniště (Ehrle et al., 2017; Konečná et al., 2021) i mezi mraveništi (např. podle velikosti Ehrle et al., 2017). Mraveniště se dále velmi liší mezi druhy mravenců (Holec and Frouz, 2006). Žádná z uvedených studií neukazovala, že by byl vyšší obsah všech prvků (C, N, P, K) v mraveništích jako tomu ukazovaly moje výsledky.

5.2. Porovnání druhového složení vegetace mezi mikrostanovišti

Druhové složení vegetace se na studované lokalitě mezi mikrostanovišti lišilo. Mezi 65 nalezenými druhy rostlin na jednotlivých mikrostanovištích bylo 7 druhů myrmekochorních. Nebylo však prokázáno, že by měl některý myrmekochorní či nemyrmekochorní druh častější výskyt na konkrétním mikrostanovišti.

Rozdíly v druhovém složení mravenišť a okolních ploch zaznamenali i autoři (Kovář et al., 2000; Dean et al., 1997; Culver and Beattie, 1983; King, 1977b; Konečná et al., 2021). Ve studiích těchto autorů byly přítomny jak odlišné, tak i stejné druhy mravenců v rozdílných biotopech a s odlišnou druhovou skladbou rostlin než u našeho pokusu.

V mé práci bylo zjištěno, že počet druhů je na mraveništích nižší než na plochách kontrolních. Tyto výsledky se shodují se studiemi Culver and Beattie (1983) a (Dean et al., 1997). Autoři Culver and Beattie (1983) porovnávali půdní vlastnosti a vegetaci opuštěných hnízd druhu *Formica canadensis* s plochami bez mravenišť v Colorádu na suché louce blízko města Ghotic. Přítomný byl zde také druh *Myrmica discontinua*. Studie Dean et al. (1997) probíhala na suchých pastvinách v Německu a studovanými druhy byly *Lasius flavus, Lasius alienus* a *Formica rufibarbis*. Na mých ploškách byla vegetace mravenišť i kontrol poměrně heterogenní, tím, že se nevyskytovaly žádné typické druhy pro mraveniště. Toto zjištění podporuje studie De Almeida et al. (2020). Naopak relativně více homogenní vegetaci na mraveništích než v okolí zaznamenali autoři (Culver and Beattie, 1983; King, 1977b).

Na mraveništích byly v mé práci mírně hojnější nemyrmekochorní druhy *Anthoxanthum odoratum*, *Fragaria vesca* a *Galium album*. V kontrolách to byly nemyrmekochorní druhy *Elymus repens*, *Lotus corniculatus* a *Veronica officinalis*, *Dactylis glomerata* a *Pilosella officinarum*. Absence typických druhů pro mikrostanoviště by mohla být částečně způsobena silným gradientem produktivity na zkoumané heterogenní pastvině a velkou obměnou druhů. Častější výskyt určitých druhů rostlin na mraveništích nebo kontrolách zaznamenali Kovář et al. (2000), Culver and Beattie (1983) a Konečná et al. (2021). Studie Kovář et al. (2000) probíhala na vrcholcích Slovenského Rudohoří, z hlediska biotopu to byly horské smilkové trávníky s alpínskými druhy. Půdy zde byly chudé a pastviny měly spíše kyselý charakter. Pastviny byly pravidelně spásány hospodářskými zvířaty, některé části byly koseny. Druhy mravenců, které se zde vyskytovaly, byly *Lasius flavus, Tetramorium caespitum* a *Formica* spp. Druhy rostlin preferující mraveniště zde byly: *Polytrichum commune* agg., *Thymus pulegioides, Rumex acetosella, Festuca ovina, Anthoxanthum odoratum,*

Dianthus deltoides, Veronica officinalis, Sieglingia decumbens, Agrostis tenuis a druhy vyhýbající se mraveništím: *Potentilla erecta, Nardus stricta, Festuca rubra, Luzula multiflora, Carex pallescens* a *Cruciata glabra*. *Antoxanthum odoratum* bylo i v mé studii mírně hojnější v mraveništích. Ve studii Culver and Beattie (1983) se vyskytovaly tři druhy charakteristické pro mraveniště druhu *Formica canadensis*: *Chenopodium berlandieri, Bromus polyanthus* a *Achillea millefolium* a dva druhy charakteristické pro okolní půdu: *Ligusticum porteri* a *Poa interior*. Ve studii Konečná et al. (2021) na mesofilní pastvině v blízkosti mé pokusné lokality se zde vyskytovalo 8 druhů mravenců, které patřily jak do roznašečů, tak neroznašečů semen. Tato studie je dost podobná té mojí, jak z hlediska biotopu, tak i vyšším počtem druhů studovaných mravenců. I zde byly pozorovány druhy rostlin, které se více vyskytovaly na mraveništích*: Myosotis ramosissima, Rumex acetosella, Poa pratensis* a *Veronica chamaedrys* a druhy, které byly hojnější v kontrolách: *Agrostis capillaris, Knautia arvensis, Lotus corniculatus* a *Ranunculus bulbosus*. *Lotus corniculatus* byl v mém pokusu také mírně hojnější v kontrolách.

King (1977b) zkoumal vegetaci mraveniště *L. flavus* a porovnával ji s okolní vegetací na pastvině v Národní přírodní rezervaci Aston Rowant v Oxfordshire. Data ukázala, že mnoho druhů rostlin se vyskytovalo na mraveništi, jen pokud byly zastoupeny i ve vegetaci, která byla blízko mraveniště.

V mojí práci se v mraveništích mírně hojněji vyskytovaly myrmekochorní druhy *Danthonia decumbens* a *Viola canina*. V kontrolách to byly myrmekochorní druhy *Potentilla verna* a *Luzula campestris*. Autoři Culver and Beattie (1983) pozorovali typické druhy myrmekochorních rostlin -- pro mraveniště byl běžný druh *Veronica chamaedrys* a pro kontroly *Knautia arvensis*. Stejný trend u stejných myrmekochorních druhů pozorovali autoři ve studii Konečná et al. (2021), průkazně častěji v mraveništích se vyskytoval myrmekochorní druh *Myosotis ramossisima.* Rozdílem mezi většinou studií uvedenými výše, je v lokalitách, na kterých pozorování probíhala. Ty se liší biotopově od pastviny, kde probíhal můj pokus, tedy mezofilní suchá pastvina, kde dominantou je *Festuca rubra a Festuca ovina*, z dvouděložných pak *Thymus pulegioides*. Na stejném typu lokality ze zmiňovaných studií probíhal pouze nedaleký pokus Konečná et al. (2021) a studie Kovář et al. (2000). Rozdíly v druhovém složení mezi mikrostanovišti by mohla vysvětlovat bioturbace prováděná mravenci v jejich hnízdech. Neustálé narušování půdy může vyfiltrovat druhy rostlin, které nejsou schopné se tomuto procesu přizpůsobit a zůstávají tedy jen druhy, které jsou odolné ke stresu opakovanou disturbancí a mají schopnost přežívat na

mraveništích s aktivními mravenci. (Kovář et al., 2000; King, 1977a). Studie King (1977a), King (1977c) a Konečná et al. (2021) zaznamenaly větší zastoupení kompetičně slabších rostlin na mraveništích a to jednoletek a semenáčků v hnízdech mravenců, naopak v práci (Vacková, 2021) v mraveništi nepřežívalo více semenáčků než v nenarušené vegetaci. To může být vysvětleno různou intenzitou aktivity mravenců.Ta může být dána jednak stářím kolonie (Wagner et al., 2004), ale i kvůli výšce vegetace – větší aktivita mravenců ve vyšší vegetaci, aby unikli zastínění (Marie Konečná – ústní sdělení).

5.3. Růst počtu druhů rostlin s plochou mikrostanoviště

Byla porovnána rychlost růstu počtu druhů s plochou mraveniště v závislosti na metodě výpočtu plochy mraveniště. Byly použity tři typy výpočtů: plocha půdorysu, povrch komolého kužele bez podstavy a povrch vrchlíku. Všechny metody jsou používány v ostatních studiích, které se také zabývaly výpočtem plochy mraveniště (Konečná et al., 2021; Kasimova et al., 2014; King, 1981; King, 2020). Nikdo se dosud nezabýval srovnáním jednotlivých metod výpočtů plochy mezi sebou. Zjistili jsme, že růst počtu druhů s plochou mravenišť nejlépe popisuje tvar vrchlíku, koeficienty determinace však vyšly u všech metod velice podobně. Je tedy možné použít jakoukoliv z uvedených metod, a tedy i nejsnáze proveditelný půdorys se zdá být vhodnou metodou.

Plocha mraveniště byla odhadována různými způsoby; tato charakteristika je pro mraveniště důležitá nejen při studiu druhové bohatosti, jak byla použita v mé práci, ale i pro záznam velikosti mraveniště s časem nebo reakcí na různé podmínky, jak například popisují studie Kasimova et al. (2014), King (1981) a King (2020). Ve studii Kasimova et al. (2014) byla měřena velikost, tvar, teplota uvnitř a v okolí mraveniště, vstupující sluneční záření a osvětlení na mraveništích druhu *Formica rufa* ve smíšeném lese rezervace Volga-Kama v Rusku. Pro tato měření byl užit model kuželové plochy. Hlavním cílem studie bylo zjistit, jak sluneční záření ovlivňuje velikost mravenčích hnízd. Bylo zjištěno, že architektura hnízda se přizpůsobuje tepelnému záření vnějšího prostředí a teplu vytvářeného metabolickými procesy uvnitř hnízda. Když bylo mraveniště blízko tepelnému zdroji, mělo tendenci být více ploché.

Objemem mravenišť druhu *L. flavus* se zabýval (King, 1981) a zjistil vysokou korelaci mezi průměrným objemem velkého mraveniště a věkem stanoviště. King (2020) zase zkoumal velikost plochy mravenišť v čase. Studoval hnízda *L. flavus* ve Wytham Woods po 62 letech, potom co ho na samém místě prováděl mezi lety 1955-1962 John Pontin. Objemy a povrchy mravenišť byly

odhadovány a počítány pomocí vzorců pro vrchlík. Pontinova mapa z roku 1962 byla porovnávána s mapou Kinga 2018. Sledoval, jak mraveniště rostou s časem. Výsledky ukazují, že mraveniště s časem zvětšovala svůj poloměr. Můžeme tedy říci, že velikost mravenišť je odhadem stáří kolonie.

Já jsem se rozhodla využít uvedené metody pro studium rychlosti růstu počtu druhů s plochou v závislosti na typu mikrostanoviště – Species–Area Relationship (SAR). Porovnávána byla opět všechna mikrostanoviště. Rychlost růstu počtu druhů se mezi jednotlivými mikrostanovišti nelišila. Po srovnání mravenišť a kontrol, kontroly měly více druhů relativně k ploše než mraveniště. Kontroly měly více druhů relativně k ploše i mezi roznašeči a kontrolami. Po srovnání roznašečů a neroznašečů a neroznašečů a kontrol nebyl rozdíl v počtu druhů relativně k ploše mezi jednotlivými mikrostanovišti.

Srovnáním SAR mezi mraveništi a kontrolami se zabývali Konečná et al. (2021). Rychlost růstu počtu druhů se mezi mraveništi a kontrolami nelišila, což se shoduje s výsledky mého pokusu, přestože moje práce měla vyrovnané velikosti ploch. V uvedené studii byla druhová bohatost o mírně vyšší na mraveništích než na kontrolách. Tento výsledek je naopak protichůdný od mého zjištění, kdy byla druhová bohatost mírně vyšší v kontrolách. Srovnáním SAR mezi mraveništi roznašečů a neroznašečů se doposud nezabývala žádná ze studií.

6. Závěr

Porovnávala jsem obsah živin a pH, druhové složení vegetace a SAR mezi všemi následujícími mikrostanovišti – mraveništi a okolní vegetací (kontrolami) a dále jsem rozlišovala mraveniště roznašečů a neroznašečů semen.

Z hlediska obsahu živin se mraveniště ukázala průkazně odlišná od okolní vegetace. Půda mravenišť měla vyšší obsah dusíku, uhlíku, fosforu, draslíku i humusu. Hodnota pH v mraveništích byla vyšší tedy více neutrální než kontroly.

Druhové složení vegetace se mezi porovnávanými mikrostanovišti výrazně lišilo. Bylo také zjištěno, že počet druhů na okolní vegetaci je mírně vyšší než na mraveništích. Na mraveništích roznašečů byl pozorován mírně hojněji myrmekochorní druh *Danthonia decumbens*, u neroznašečů druh *Viola canina* a v kontrolách druhy *Potentilla verna* a *Luzula campestris*.

Růst počtu druhů s plochou nejlépe popisovala závislost, kdy byla plocha odhadnuta na základě modelu, který užíval tvar vrchlíku. Plocha vrchlíku byla tedy používána v následujících výpočtech SAR mezi jednotlivými mikrostanovišti, avšak i další používané metody (komolý kužel a půdorys) jsou vhodné. Rychlost růstu počtu druhů s plochou se mezi jednotlivými mikrostanovišti nelišila. Kontroly měly více druhů relativně k ploše než mraveniště, to platilo i pro roznašeče samostatně Po srovnání mravenišť roznašečů a neroznašečů a neroznašečů a kontrol nebyl rozdíl v počtu druhů relativně k ploše mezi jednotlivými mikrostanovišti. Má práce se oproti ostatním zaměřovala na srovnání mravenišť roznašečů a neroznašečů, ta se však z měřených charakteristik lišila pouze v obsahu fosforu a druhovém složení vegetace.

7. Literatura

Bailey, I.W., 1920. Some Relations between Ants and Fungi. Ecology 1, 174–189.

Battisti, C., Di Giulio, A., Fanelli, G., Cerfolli, F., 2021. Anthills: stressor or opportunity for plant assemblage diversity? Evidence from Mediterranean Dasypyretum grasslands. Ethol. Ecol. Evol. 00, 1–12. https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1941269

Ben-Zvi, G., Seifan, M., Giladi, I., 2021. Ant Guild Identity Determines Seed Fate at the Post-Removal Seed Dispersal Stages of a Desert Perennial. Insects 12, 1–13. https://doi.org/10.3390/insects12020147

Blanchart, E., Albrecht, A., Alegre, J., Duboisset, A., Gilot, C., Pashanasi, B., Lavelle, P., Brussaard, L., 1999. Effects of Earthworms on Soil Structure and Physical Properties. Earthworm Manag. Trop. Agroecosystems 149–172.

Blomqvist, M.M., Olff, H., Blaauw, M.B., Bongers, T., Putten, W.H. van der, 2000a. Interactions between above- and belowground biota Interactions between above- and belowground biota : importance for small-scale vegetation mosaics in a grassland ecosystem. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900316.x

Blomqvist, M.M., Olff, H., Blaauw, M.B., Bongers, T., Van Der Putten, W.H., 2000b. Interactions between above- and belowground biota: Importance for small-scale vegetation mosaics in a grassland ecosystem. Oikos 90, 582–598. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900316.x

Bourke, A.F.G., Heinze, J., 1994. The ecology of communal Breeding: the case of multiple-queen leptothoracine ants 359–372. https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0115

Bronstein, J.L., 1998. The Contribution of Ant-Plant Protection Studies to Our Understanding of Mutualism. Biotropica 30, 150–161. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1998.tb00050.x

Bronstein, J.L., Bronstein, J.L., Alarcón, R., Geber, M., 2006. The evolution of plant – insect mutualisms. New Phytol. 412–428.

Brown, J.H., Reichman, O.J., Davidson, D.W., 1979. Granivory in Desert Ecosystems. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10, 201–227. https://doi.org/10.1146/annurev.es.10.110179.001221

Bruyn, de L.A.L., Conacher, A.J., 1990. The Role of Termites and Ants in Soil Modification: A Review. Aust. J. Soil Res. 28, 55–93. https://doi.org/10.1071/SR9900055

Bullock, J.M., Hill, B.C., Silvertown, J., Sutton, M., 1995. Gap colonization as a source of grassland community change: colonization by different species. Oikos 72, 273–282.

Cammeraat, E.L.H., Risch, A.C., 2008. The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. J. Appl. Entomol. 132, 285–294. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2008.01281.x

Christianini, A.V., Mayhé-Nunes, A.J., Oliveira, P.S., 2012. Exploitation of Fallen Diaspores by Ants: Are there Ant-Plant Partner Choices? Biotropica 44, 360–367. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00822.x

Chytrý, M., Danihelka, J., Kaplan, Z., Wild, J., Holubová, D., Novotný, P., Řezníčková, M., Rohn, M., Dřevojan, P., Grulich, V., Klimešová, J., Lepš, J., Lososová, Z., Pergl, J., Sádlo, J., Šmarda, P., Štěpánková, P., Tichý, L., Axmanová, I., Bartušková, A., Jr, J.C., Fischer, F.M., Guo, W., Herben, T., Janovský, Z., Konečná, M., Kühn, I., Moravcová, L., Petřík, P., Pierce, S., Prach, K., Prokešová, H., Štech, M., Těšitel, J., Těšitelová, T., Večeřa, M., Zelený, D., Pyšek, P., 2021. Pladias Database of the Czech Flora and Vegetation 1–87.

https://doi.org/10.23855/preslia.2021.001
Collins, S.L., Uno, G.E., 1985. Seed Predation, Seed Dispersal, and Disturbance in Grasslands: A Comment. Am. Nat. 125, 866–872.
Culver, D.C., Beattie, A.J., 1983. Effects of Ant Mounds on Soil Chemistry and Vegetation Patterns in a Colorado Montane Meadow 64, 485–492.
Dauber, J., Schroeter, D., Wolters, V., 2001. Species specific effects of ants on microbial activity and N-availability in the soil of an old-field 37, 259–261.
De Almeida, T., Blight, O., Mesléard, F., Bulot, A., Provost, E., Dutoit, T., 2020. Harvester ants as ecological engineers for Mediterranean grassland restoration: Impacts on soil and vegetation. Biol. Conserv. 245, 108547. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108547
Dean, W.R.J., Milton, S.J., Klotz, S., 1997. The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. Biodivers. Conserv. 6, 1293–1307. https://doi.org/10.1023/A:1018313025896
Del Toro, I., Ribbons, R.R., Pelini, S.L., 2012. The little things that run the world revisited: A review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecological News 17, 133–146.
Della Lucia, T.M.C., Gandra, L.C., Guedes, R.N.C., 2013. Managing leaf-cutting ants: peculiarities, trends and challenges. Pest Manag. Sci. 70, 14–23. https://doi.org/10.1002/ps.3660
Devoto, M., Medan, D., Montaldo, N.H., 2005. Patterns of interaction between plants and pollinators along an environmental gradient 3, 461–472.
Dostál, P., Březnová, M., Kozlíčková, V., Herben, T., Kovář, P., 2005. Ant-induced soil modification and its effect on plant below-ground biomass 49. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.09.004
Ehrle, A., Andersen, A.N., Levick, S.R., Schumacher, J., Trumbore, S.E., Michalzik, B., 2017. Yellow-meadow ant (*Lasius flavus*) mound development determines soil properties and growth responses of different plant functional types. Eur. J. Soil Biol. 81, 83–93. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.06.006
Farji-Brener, A.G., Werenkraut, V., 2017. The effects of ant nests on soil fertility and plant performance: a meta-analysis. J. Anim. Ecol. 86, 866–877. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12672
Feldhaar, H., Straka, J., Krischke, M., Berthold, K., Stoll, S., Mueller, M.J., Gross, R., 2007. Nutritional upgrading for omnivorous carpenter ants by the endosymbiont *Blochmannia* 11, 1–11. https://doi.org/10.1186/1741-7007-5-48
Fischer, R.C., Richter, A., Hadacek, F., Mayer, V., 2007. Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. Oecologia 155, 539–547. https://doi.org/10.1007/s00442-007-0931-8
Folgarait, P.J., 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. Biodivers. Conserv. 7, 1221–1244. https://doi.org/10.1023/A:1008891901953
Frouz, J., Jilková, V., 2008. The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae) 191–199.
Gibson, D.J.., 1989. Effects of Animal Disturbance on Tallgrass Prairie Vegetation 121, 144–154.
Giladi, I., 2006. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. Oikos 112, 481–492. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14258.x
Gómez, C., Espadaler, X., 2013. An update of the world survey of myrmecochorous dispersal distances. Ecography (Cop.). 36, 1193–1201. https://doi.org/10.1111/j.1600-

0587.2013.00289.x
Gorb, S., Gorb, E., Sindarovskaya, Y., 1997. Interaction between the non-myrmecochorous herb *Galium aparine* and the ant *Formica polyctena*. Plant Ecol. 131, 215–221. https://doi.org/10.1023/A:1009789202189
Gorosito, N.B., Curmi, P., Hallaire, V., Folgarait, P.J., Lavelle, P.M., 2006. Morphological changes in *Camponotus punctulatus* (Mayr) anthills of different ages. Geoderma 132, 249–260. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2005.05.010
Handel, S.N., Beattie, A.J., 1990. Seed dispersal by ants. Sci. Am. 263. https://doi.org/10.1038/scientificamerican0890-76
Holec, M., Frouz, J., 2006. The effect of two ant species *Lasius niger* and *Lasius flavus* on soil properties in two contrasting habitats. Eur. J. Soil Biol. 42, 213–217. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.033
Huang, H., Ren, L., Li, H., Schmidt, A., Gershenzon, J., Lu, Y., Cheng, D.C., 2020. The nesting preference of an invasive ant is associated with the cues produced by actinobacteria in soil 1–21. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008800
Ivens, A.B.F., Kronauer, D.J.C., Pen, I., Weissing, F., Boomsma, J.J., 2012. Ants farm subterranean aphids mostly in single clone groups - An example of prudent husbandry for carbohydrates and proteins? BMC Evol. Biol. https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-106
Jones, C.G., Lawron, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology 78, 1946–1957. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1946:PANEOO]2.0.CO;2
Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. OIKOS 69, 373–386. https://doi.org/10.1078/1434-8411-00046
Jouquet, P., Bottinelli, N., Shanbhag, R.R., Bourguignon, T., Traoré, S., Abbasi, S.A., 2016. Termites: The Neglected Soil Egineers of Tropical Soils. Soil Sci. 181, 157–165. https://doi.org/10.1097/SS.0000000000000119
Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlöf, J., Lavelle, P., Lepage, M., 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. Appl. Soil Ecol. 32, 153–164. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.07.004
Kaplan, Z., Danihelka, J., Chrtek, J. jun., Kirschner, J., Kubát, K., Štech, M., Štěpánek, J., Batoušek, P., Bureš, P., Businský, R., Čáp, J., Dančák, M., Danihelka, J., Ducháček, M., Duchoslav, M., Dvořák, V., Ekrt, L., Filippov, P., Grulich, V., Hrčka, D., Hroneš, M., Hrouda, L., Hroudová, Z., Chrtek, J., Zelený, V., 2019. Klíč ke květeně České republiky, 2nd ed. Zdeněk Kaplan, Praha.
Kasimova, R.G., Tishin, D., Obnosov, Y. V., Dlussky, G.M., Baksht, F.B., Kacimov, A.R., 2014. Ant mound as an optimal shape in constructal design: Solar irradiation and circadian brood/fungi-warming sorties. J. Theor. Biol. 355, 21–32. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.01.038
King, T.J., 2020. The Persistence of *Lasius flavus* Ant-hills and their Influence on Biodiversity in Grasslands 1–8.
King, T.J., 1981. Ant-Hills and Grassland History. J. Biogeogr. 8. https://doi.org/10.2307/2844766
King, T.J., 1977a. The Plant Ecology of Ant-Hills in Calcareous Grasslands: I. Patterns of Species in Relation to Ant-Hills in Southern England. J. Ecol. 65, 235. https://doi.org/10.2307/2259077
King, T.J., 1977b. The Plant Ecology of Ant-Hills in Calcareous Grasslands: II. Succession on the Mounds. J. Ecol. 65, 257. https://doi.org/10.2307/2259078

King, T.J., 1977c. The Plant Ecology of Ant-Hills in Calcareous Grasslands: III . Factors Affecting the Population Sizes of Selected Species 65, 279–315.
Konečná, M., Blažek, P., Fibich, P., Lisner, A., Pech, P., Lepš, J., 2021. Anthills as habitat islands in a sea of temperate pasture. Biodivers. Conserv. 30, 1081–1099. https://doi.org/10.1007/s10531-021-02134-6
Konečná, Marie, Moos, M., Zahradníčková, H., Šimek, P., Lepš, J., 2018a. Tasty rewards for ants: differences in elaiosome and seed metabolite profiles are consistent across species and reflect taxonomic relatedness. Oecologia 188, 753–764. https://doi.org/10.1007/s00442-018-4254-8
Konečná, M., Štech, M., Lepš, J., 2018b. Myrmecochory [WWW Document]. URL www.pladias.cz
Kotanen, P.M., 1997. Effects of gap area and shape on recolonization by grassland plants with differing reproductive strategies 75, 352–361.
Kovář, P., Kovářová, M., Dostál, P., Herben, T., 2000. Vegetation of ant-hills in a mountain grassland: effects of mound history and of dominant ant species. Plant Ecol. 156, 215–227. https://doi.org/10.1023/A:1012648615867
Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W., Dhillion, S., 1997. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers. Eur. J. Soil Biol. 33, 159–193.
Mehlich, A., 1984. Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant, Communications in Soil Science and Plant Analysis 15, 1409–1416.
Montoya-Lerma, J., Giraldo-Echeverri, C., Armbrecht, I., Farji-Brener, A., Calle, Z., 2012. Leaf-cutting ants revisited: Towards rational management and control. Int. J. Pest Manag. 58, 37–41.
Mudrák, O., Frouz, J., 2017. Earthworms increase plant biomass more in soil with no earthworm legacy than in earthworm-mediated soil, and favour late successional species in competition. Funct. Ecol. 32, 626–635. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12999
Mueller, U.G., Schultz, T.R., Currie, C.R., Adams, R.M.M., Malloch, D., 2013. The Origin of the Attine Ant-Fungus Mutualism. Q. Rev. Biol. 76, 169–197.
Nkem, J.N., Lobry De Bruyn, L.A., Grant, C.D., Hulugalle, N.R., 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. Pedobiologia (Jena). 44, 609–621. https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70075-X
Olff, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity Han. Trends Ecol. Evol. 13, 261–265.
Petal, J., 1998. The influence of ants on carbon and nitrogen mineralization in drained fen soils. Appl. Soil Ecol. 9, 271–275. https://doi.org/10.1016/S0929-1393(97)00052-8
Petal, J., 1980. Ant populations, their regulation and effect on soil in meadows. Ekol. Pol. 28, 297–326.
Petal, J., Chmielewski, K., Kusińska, A., Kaczorowska, R., Stachurski, A., Zimka, J., 2003. Biological and chemical properties of fen soils affected by anthills of *Myrmica* spp. Polish J. Ecol. 51.
Petal, J., Nowak, E., Jakubczyk, H., Czerwinski, Z., 1977. Effect of ants and earthworms on soil habitat modification. Ecol. Bull. 25, 501–503.
Pontin, A.J., 1978. The numbers and distribution of subterranean aphids and their exploitation by the ant *Lasius flavus* (Fabr.). Ecol. Entomol. 3. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1978.tb00920.x
R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for

Statistical Computing.
Ríos-Casanova, L., Valiente-Banuet, A., Rico-Gray, V., 2006. Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley , Mexico 29, 316–323. https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.12.001
Sernander, R., 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. K Sven vetenskapsaka- demiens Handl 41:1–410.
Smilauer, P., Leps, J., 2014. Multivariate analysis of ecological data using Canoco 5, Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO 5. https://doi.org/10.1017/CBO9781139627061
Tautz, J., 2010. Ants as pollinators of plants and the role of floral scents. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9316-5
Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2012. Canoco (version 5): Software for multivariate data exploration, testing and summarization.
Torres, J.A., Rico, P., 1984. Niches and Coexistence of Ant Communities in Puerto Rico: Repeated Patterns1 16, 284–295.
Tuma, J., Eggleton, P., Fayle, T.M., 2020. Ant-termite interactions : an important but under-explored ecological linkage 95, 555–572. https://doi.org/10.1111/brv.12577
Vacková, T., 2021. Porovnávání klíčivosti a přežívání semenáčků v mikrostanovištích pastvin.
Vega, C. de, Herrera, C.M., 2013. Microorganisms Transported by Ants Induce Changes in Floral Nectar Composition of an Ant–Polinated Plant. Am. J. Bot. 100, 792–800. https://doi.org/10.3732/ajb.1200626
Wagner, D., Brown, M.J.F., Gordon, D.M., 1997. Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. Oecologia 112, 232–236. https://doi.org/10.1007/s004420050305
Wagner, D., Jones, J.B., Gordon, D.M., 2004. Development of harvester ant colonies alters soil chemistry. Soil Biol. Biochem. 36, 797–804. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.01.009
Wang, D., McSweeney, K., Lowery, B., Norman, J.M., 1995. Nest structure of ant *Lasius neoniger* Emery and its implications to soil modification. Geoderma 66, 259–272. https://doi.org/10.1016/0016-7061(94)00082-L
Wheeler, W.M., 1910. Ants; their structure, development and behavior. THE COLUMBIA UNIVERSITY PRESS, New York.
Wills, B.D., Chong, C.D., Wilder, S.M., Eubanks, M.D., Holway, D.A., Suarez, A. V., 2015. Effect of Carbohydrate Supplementation on investment into Offspring Number, Size, and Condition in a Social Insect. PLoS One 10, 1–15. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132440
Wolff, A., Debussche, M., 1999. Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession 84, 443–452.

Příloha I. Seznam všech druhů cévnatých rostlin se zkratkami a zvýrazněnými myrmekochorními druhy pro grafy vytvořené v program Canoco 5.

Agrostis capillaris	*AgrsCapl*
Achillea millefolium	*AchlMill*
Anthoxanthum odoratum	*AnthOdor*
Arrhenatherum elatius	*ArrhElat*
Brachypodium pinnatum	*BracPinn*
Briza media	*BrizMedi*
Campanula patula	*CampPatu*
Campanula rotundifolia	*CampRotn*
Carex caryophyllea	***CarxCary***
Carex muricata	*CarxMurc*
Carlina acaulis	*CarlAcau*
Dactylis glomerata	*DactGlom*
Danthonia decumbens	***DantDecd***
Dianthus deltoides	*DianDelt*
Elymus repens	*ElymRepn*
Euphrasia officinalis	*EuphOffc*
Festuca ovina	*FestOvin*
Festuca pratensis	*FestPrat*
Festuca rubra	*FestRubr*
Fragaria vesca	*FragVesc*
Galium album	*GaliAlbm*
Galium aparine	*GaliApar*
Galium pumilum	*GaliPuml*
Genista germanica	*GensGerm*
Helianthemum grandiflorum	*HeliGran*
Helictotrichon pubescens	*HelcPubs*
Holcus lanatus	*HolcLant*
Holcus mollis	*HolcMols*
Hylotelephium maximum	*HyloMaxm*
Hypochaeris radicata	*HypoRadi*
Knautia arvensis	***KnauArvn***
Lathyrus pratensis	*LathPrat*
Leontodon hispidus	*LeonHisp*
Leucanthemum ircutianum	***LeucIrct***
Lolium perenne	*LoliPern*
Lotus corniculatus	*LotsCorn*
Luzula campestris	***LuzlCamp***
Melampyrum pratense	*MelmPrat*
Phleum pratense	*PhlePrat*
Pilosella officinarum	*PilsOffc*
Pimpinela saxifraga	*PimpSaxf*
Pinus sylvestris	*PinsSylv*
Plantago lanceolata	*PlanLanc*
Poa pratensis	*Poa Prat*
Potentilla verna	***PotnVern***
Prunus sp.	*PrunSp*
Quercus robur	*QuerRobr*
Ranunculus bulbosus	*RanuBulb*
Rubus idaeus	*RubsIdae*
Rumex acetosa	*RumxAcet*
Rumex acetosella	*RumxAcel*
Scorzoneroides autumnalis	*ScorAutm*
Securigera varia	*SecrVari*
Silene nutas	*SilnNuts*
Stellaria graminnea	*StelGram*
Thymus pulegioides	*ThymPulg*
Trifolium dubium	*TrifDubi*
Trifolium medium	*TrifMedi*
Trifolium pratense	*TrifPrat*
Trifolium repens	*TrifRepn*
Veronica chamaedrys	*VernCham*
Veronica officinalis	*VernOffc*
Vicia angustifolia	*ViciAngs*
Vicia hirsuta	*ViciHirs*
Viola canina	***ViolCani***