

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vzájemné interakce mezi drobnými zemními savci
a vegetačním pokryvem stanoviště
Bakalářská práce**

Černý Jan

Chov exotických zvířat

Ing. Zuzana Čadková, Ph.D., DiS

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vzájemné interakce mezi drobnými zemními savci a vegetačním pokryvem stanoviště" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 19.4.2023

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval své vedoucí bakalářské práce Ing. Zuzaně Čadkové, Ph.D., DiS. za její rady a čas, který mi věnovala při řešení daného tématu. Dále Ing. Mgr. Zdeně Klimkové za pomoc se získáváním poznatků v terénu.

Vzájemné interakce mezi drobnými zemními savci a vegetačním pokryvem stanoviště

Souhrn

Bakalářská práce se zabývá tématem drobných zemních savců, převážně hlodavců a jejich vztahem s rostlinnými společenstvy. Zároveň shrnuje poznatky o vlivu fytoocenóz na populace hlodavců v různých ekosystémech. Vztah mezi drobnými savci a rostlinami má dopad ať už pozitivní nebo negativní na mnoho ekosystémů na celém světě a mnoho jich také formuje, čímž také utváří prostředí i pro jiné živočichy a rostliny, než které jsou součástí tohoto vztahu.

Práce popisuje řadu vztahů a interakcí mezi živočichy, rostlinami a jak společně formují své okolí vztahy mutualistickými nebo antagonistickými. Zmiňuje se o množství biomasy, kterou hlodavci konzumují a ničí. Zkonzumovaná biomasy není málo, podle propočtů 5 syslů je schopno za vegetační období využít 136 kg zelené píče. Tento vztah někdy zvyšuje diverzitu druhů rostlin, snižováním populací dominantní rostliny. S tím souvisí predace semen hlodavci a naproti tomu, jak drobní savci semena rozptylují a pomáhají rostlinám se šířit a zároveň lépe vyklíčit. V práci je zmíněno několik způsobů, jak hlodavci pomáhají šířit semena rostlin, avšak nejvíce prostoru dostala synzoochorie a endozoochorie, protože jsou u této skupiny obratlovců nejčastější.

Dále je uveden vliv vegetace, na populace a hustoty jednotlivých druhů drobných savců, protože každý druh preferuje jiné složení vegetačního krytu, jiné druhy rostlin vyskytující se ve vegetačním krytu a jinou hustotu vegetace. Zde mohu jako příklad uvést pískomila tlustého, který obývá poušť a nachází se pouze na místech, kde jsou 2 konkrétní druhy keřů, které mu poskytují jak potravu, tak úkryt. Vegetace je hlodavci využívána i jiným způsobem než jako potrava. Může fungovat jako úkryt před počasím a predátory nebo jako stavební materiál, a proto je pro hlodavce tak důležitá, že ovlivňuje i jejich hustoty. Poté je zmíněno opylování rostlin hlodavci kde, třeba rostlina *Erica hanekomii* opylována bodlínkami se nedokázala šířit, když došlo k zamezení vstupu bodlínkám k rostlině. Nakonec se věnuji tématu, jak hlodavci využívají rostliny jako hnízdní materiál nebo celé rostliny jako úkryt.

Klíčová slova: herbivoři, hlodavci, potrava, zoochorie, úkryty, koloběh živin

Interactions between small terrestrial mammals and habitat vegetation cover

Summary

The bachelor thesis deals with the topic of small terrestrial mammals, mainly rodents, and their relationship with plant communities. At the same time it summarizes the knowledge about the influence of phytocenoses on rodent populations in different ecosystems. The relationship between small mammals and plants has an impact, positive or negative, on many ecosystems around the world and shapes many of them, thereby also shaping the environment for animals and plants other than those involved in this relationship.

This thesis encompasses a multitude of relationships and interactions between animals, plants and how together they shape their environment through mutualistic or antagonistic relationships. It mentions the amount of biomass that rodents consume and destroy. The biomass consumed is not little, according to calculations 5 gophers are able to use 136 kg of green fodder per growing season. This relationship sometimes increases the diversity of plant species, by reducing populations of the dominant plant. The associated predation of seeds by rodents, and in contrast, how small mammals disperse seeds, helping plants to spread and also germinate better. There are several ways that rodents help disperse plant seeds that are mentioned in the paper, but synzoochory and endozoochory received the most space because they are the most common in this group of vertebrates.

The effect of vegetation, on the populations and densities of each species of small mammal is also presented, as each species prefers a different composition of vegetation cover, different plant species found in the vegetation cover, and a different density of vegetation. Here, I can use the fat sand rat as an example, which inhabits the desert and is only found in places where there are 2 specific species of shrubs that provide it with both food and shelter. Vegetation is used by rodents in other ways than as food. It can function as shelter from weather and predators or as building material, which is why it is so important to rodents that it affects their densities. Then, the pollination of plants by rodents is mentioned where, for example, the plant *Erica hanekomii* pollinated by cape spiny mouse failed to spread when the cape spiny mouse was prevented from reaching the plant. Finally, I focus on how rodents use plants as nesting material or whole plants as shelter.

Keywords: herbivores, rodents, diet, zoochory, shelters, nutrient cycle

Obsah

1	Úvod	7
2	Cíl práce	8
3	Literární rešerše.....	9
3.1	Konzumace biomasy drobnými savci	9
3.2	Vliv hlodavců na rozšíření rostlin	12
3.2.1	Predace semen	12
3.2.2	Rozptyl semen	14
3.2.3	Synzoochorie	14
3.2.3.1	Výhody a nevýhody mnoha a mála úkrytů.....	16
3.2.4	Endozoochorie.....	19
3.3	Vliv vegetace na populace hlodavců.....	21
3.4	Hlodavci jako opylovači.....	26
3.5	Hnízdění drobných zemních savců.....	29
4	Závěr	32
5	Seznam literatury	33
6	Samostatné přílohy	39

1 Úvod

Mezi savci jsou hlodavci nejrozmanitější skupinou s četnými habitatovými asociacemi a tvoří více než 40 % veškeré savčí fauny na světě (Wilson a Reeder 2005). Mají komplexní vliv na strukturu, složení a funkční diverzitu svého prostředí, prostřednictvím různých ekologických interakcí. Drobní savci jsou v mnoha ekosystémech považováni, za inženýry ekosystémů, klíčové druhy a hrají důležitou roli v různých krajinách, kde mění místní biodiverzitu a ekologické funkce. Mají také významný vliv na druhovou rozmanitost a početnost rostlinných společenstev. Drobní savci regulují rostlinná společenstva jak přímo požíváním rostlin, semen nebo jejich destrukcí, ale také roznášením semen, jejich zahrabáváním a opylováním rostlin tak nepřímo prostřednictvím ovlivňování růstu rostlin změnou fyzikálně-chemických vlastností půdy v důsledku hrabání v půdě.

Změny ve struktuře společenstev drobných hlodavců tak mohou sloužit jako indikátory kvality stanoviště nebo narušení prostředí (Avenant 2011). V oslabených společenstvech drobných savců může dojít k omezení ekosystémových funkcí, jako je koloběh živin, šíření semen, predace semen a herbivorie, což může vést ke změně struktury a složení vegetace. Dále úbytek drobných savců jako kořisti, pravděpodobně snižuje výskyt malých a středně velkých masožravců a dravých ptáků, kteří jsou na drobných savcích jako zdroji potravy do značné míry závislí (Loggins et al. 2019).

Rozsáhlá ztráta a degradace biotopů, výrazně ohrozily rostliny a živočichy, kteří jsou na nich závislí. Společenstva drobných savců hrají klíčovou roli při udržování zdraví a funkčnosti porostů. Řízení populací drobných savců je důležitou, i když přehlíženou součástí obnovy a managementu biotopů (Glass & Eichholz 2021).

Zároveň však rostlinná společenstva ovlivňují společenstva drobných savců, kteří by bez vegetace nebyli schopni existovat. Drobní savci využívají rostliny k řadě pro život důležitých procesů, mezi které patří získávání potravy, ukrývání se před dravci, počasím nebo stavění hnízd. I přes fakt že drobní savci se nacházejí skoro po celém světě, obývají velké množství typů habitatu a často nejsou ani nároční na potravu. Vliv struktury vegetace je ústředním tématem ekologie společenstev drobných savců. Struktura vegetace patří mezi nejvíce určující faktory jejich druhové diverzity, složení a početnosti (Thomas et al. 2022).

2 Cíl práce

Cílem bakalářské práce bude vytvoření aktuálního a uceleného literárního přehledu věnovaného vzájemnému vztahu vegetace a drobných zemních savců (DZS) - především hlodavců, na stanovištích, které obývají. Práce bude mj. zahrnovat problematiku spojenou s vlivem herbivorních druhů na stav a vývoj vegetace, úlohu DZS v distribuci propagačních útvarů (např. semen), význam vegetace při poskytování životního prostoru a úkrytů této skupině živočichů, jejich roli v koloběhu živin apod.

3 Literární rešerše

3.1 Konzumace biomasy drobnými savci

Některé druhy drobných savců mohou významně ovlivňovat biologické vlastnosti a procesy určující vlastnosti stanoviště a složení rostlinných druhů, které se vyskytují na stanovišti. V některých případech mohou mít biotické interakce určitých drobných savců účinky, které se kaskádovitě projevují v celé trofické síti a drasticky mění strukturu společenstva. V jiných případech jde o základní ekosystémové procesy, které však mohou změnit celou krajinu. Tyto účinky mohou být přímým výsledkem konzumace rostlin hlodavci nebo nepřímým důsledkem fyzického narušení způsobeného aktivitou hlodavců. (Heske et al. 1993).

Vysoký podíl rostlinné biomasy může být odstraněn drobnými savci, což ovlivňuje početnost a diverzitu rostlin. V těchto případech snížení konkurence nadzemních částí rostlin zvýhodňuje podřízené druhy, čímž se zvyšuje druhová rozmanitost rostlin. Oproti obecně vžitě představě, že drobní herbivoři odstraňují obecně méně biomasy než velcí savci, mohou také měnit strukturu vegetace a ovlivňovat diverzitu rostlin tím, že se zaměřují na chutné druhy. Diverzita se zvyšuje při středních hustotách drobných savců, protože vytvářejí políčka se sníženou hustotou dominantních konkurentů, což poskytuje příležitosti pro podřízené druhy. Vyšší hustoty drobných herbivorů, mohou naopak zvyšovat lokální vymírání, protože jen málo druhů snáší intenzivní herbivorii (Pascual et al. 2017).

Studie, kterou provedli Baldwin et al. (2022) byla zaměřena na sysla veveřího (*Otospermophilus beecheyi*) a jím zapříčiněné snižování biomasy na pastvinách. Výpočty ukazují, že 5 syslů na hektar zhruba odpovídá ztrátě 136 kg píce na konci vegetačního období (vegetační období je doba, kdy trvají příznivé podmínky pro růst a vývoj rostlin). Nejvyšší zaznamenaný počet syslů byl 30 na 0,4 ha, což se dá přepočítat na 75 syslů na hektar a znamená ztrátu 2040kg biomasy. Pro představení, pár tvořený krávou a teletem spotřebuje přibližně 425 kg píce měsíčně. Ztráty píce na pastvině, způsobeny sysli, mohou být tedy opravdu značné. Kromě toho studie zohledňuje pouze rozdíl v dostupnosti píce na konci vegetačního období. Sysli spotřebovávají a odstraňují píci, která dorůstá v průběhu vegetačního období. Studie bohužel nepodává přesná čísla, kolik další píce jsou sysli schopni odstranit během vegetačního období, avšak je evidentní že se jedná o další významné množství biomasy.

Další studie popisuje, jak různé druhy hlodavců výrazně snižují hustotu biomasy na stanovištích, která osidlují. Prvním z nich je tukotuko menší (*Ctenomys minutus*), který na stanovištích snižuje hustotu biomasy rostlin o 37 %, což je prakticky více než třetina rostlin. Snižování pokrývnosti trav a biomasy rostlin na lokalitách, kde se tukotuko menší vyskytuje je pravděpodobně důsledkem potravní aktivity jedinců, protože tento druh se živí převážně travami, které jsou dominantní skupinou druhů ve vegetaci na studovaných lokalitách. Na plochách, kde se vyskytoval tukotuko, bylo o 61 % více holé půdy. Holá půda je vytvářena jak hrabáním, tak potravní činností tukotuků. Půda je přímo ovlivněna vytvářením systémů nor a

následného ukládání půdy na povrchu, která může pohřbit stávající vegetaci. Podobná redukce rostlinné biomasy byla také zaznamenána jak u druhu tukotuko mendozský (*Ctenomys mendocinus*), kde byla 44% redukce biomasy na rostlinném společenstvu v jižní části pouště Puna, tak u tukotuka talarského (*Ctenomys talarum*) 31% redukce biomasy na travnatých plochách v provincii Buenos Aires. Tento vzorec naznačuje vliv rodu *Ctenomys* na početnost trav, což pak může mít následně další vliv na dynamiku společenstva, např. uvolněním konkurence a vlivu na různé typy rostlin, a tím třeba na změnu poměru druhů s pohlavním a vegetativním rozmnožováním (Galiano et al. 2014).

Další studie je z České republiky a popisuje jednoho z našich nejrozšířenějších hlodavců hraboše polního (*Microtus arvalis*) a množství zkonsumované řepky olejky (*Brassica napus*). Řepka přezimuje jako růžice listů, která poskytuje hrabošům snadno dostupnou a kvalitní potravu od podzimu do jara, v tomto období zajišťuje řepka až 94 % potravy hrabošů. Krmné pokusy byly provedeny na hraboších polních z podzimního období. Hmotnost jednotlivých hrabošů byla 18 až 23 g. Průměrná spotřeba zkonsumované zelené biomasy byla 21,5 g každý den. Hraboši konzumovali řepku v růžici po dobu přibližně 6 měsíců, přičemž jeden hraboš byl schopen zkonsumovat 3870 g této biomasy z přibližně 117 rostlin řepky (Heroldová et al. 2004).

Drobní savci však nekonzumují pouze dospělé rostliny, ale také semenáčky a dokáží výrazně snížit počty rostlin, které vůbec dosáhnou dospělosti. Bowman et al. (2017) sledovali vliv hlodavců na mortalitu semenáčků v Mohavské poušti v Utahu, USA. Hlodavci měli silný vliv na přežívání semenáčků. Herbivorie semenáčků hlodavci byla dominantním filtrem, který řídil přírůstek rostlin napříč širokými taxony rostlinných druhů. Existovala silná variabilita v přežívání rostlinných druhů vůči herbivorii hlodavců. Jednoleté rostliny a druhy bylin vykazovaly větší přežívání než víceleté rostliny a druhy keřů. Analýza rizik ukázala, že přežívání sazenic bylo silně ovlivněno vyloučením hlodavců. Přežívání sazenic na plochách s ohrazením proti hlodavcům, bylo šestkrát vyšší než na kontrolních plochách (53 % / 9 %).

Heske et al. (1993) popisují ve své studii vliv rodu tarbíkomyš (*Dypodomys*) na množství vegetace v Čivavské poušti v Severní Americe. V určené oblasti byly oploceny vybrané části tak, aby zamezili přístupu tarbíkomyší. Množství vegetace se porovnávalo mezi oblastmi, kam měly tarbíkomyši přístup a oblastmi kam ho neměly. Nejvíce ovlivněnými rostlinami byli píchoš lehmannův (*Encephalartos lehmannii*) a *Aristida adscensionis*. Jejich společná hustota byla 450 kusů v částech kam nemohly tarbíkomyši a pouze 300 kusů v částech kam tarbíkomyším nebyl přístup zamezen. Důležité je také poznamenat, že ani v částech s přístupem tarbíkomyší, ani v částech bez nich, nedocházelo k úbytku druhů rostlin, ale pouze ke snižování hustot.

Během devíti leté studie hraboše syslího (*Lasiopodomys brandtii*) a jeho vlivu na společenstvo travin v Číně v části zvané Vnitřní Mongolsko se zjistilo, že hraboši snižovali jak hustoty dominantních druhů travin, tak i druhovou rozmanitost. Ve studii byly ohrady pro hraboše navrženy tak, aby eliminovaly veškerou migraci hlodavců a vyloučily všechny predátory. V průběhu sledovaného období přítomnost hraboše snížila druhovou bohatost o 3 druhy. Ze tří druhů trav se snížila hustota ječmenice (*Leymus chinensis*) a kavylu

vláskovitého (*Stipa capillata*), které jsou v oblasti hlavním zdrojem potravy hrabošů, o 87 %. Na konci studie byly v ohradách dominantní, ty druhy rostlin, které nebyly pro hraboše přitažlivé na konzumaci (Cui et al. 2020).

Podobnou studii provedli i Howe et al. (2006) u hraboše pensylvánského (*Microtus pennsylvanicus*). Studie trvala 6 let a byla provedena v USA, konkrétně ve státě Illinois. V průběhu času měli hraboši podstatný vliv na porosty, jejich počet a pokryvnost. V místech s přístupem hrabošů poklesla nadzemní biomasa o 38 % na $325,8 \pm 24,4$ g/m², na místech, kde byli hraboši vyloučeni, zůstala biomasa na $526,5 \pm 29,9$ g/m². Dále pokryvnost poklesla o 8 % z 90 % v místech bez hrabošů na 82 % v místech jejich výskytu. Čistým účinkem herbivorie hrabošů, bylo prudké snížení porostů, pokryvnosti a počtu trav o 65 % a zvýšení počtu a pokryvnosti bylin o 53 %. Vliv hlodavců na travní porosty se v některých případech dá přirovnat k vlivu kopytníků. Na travních porostech kopytníci pravidelně zkonzumují 15-92 % porostu, což má často zásadní dopad na dynamiku ekosystému. Ve zmíněné studii hraboši konzumují mezi 30 % a 72 % vegetace, čímž snižují porosty v rozsahu dosahovaném kopytníky. Hraboši tak silně formují druhové složení odhadované podle relativní početnosti a pokryvnosti.

V Texasu v USA byla provedena studie, která popisovala vliv kolonií psouna prériového (*Cynomys ludovicianus*) na rozšiřování dřevin, převážně naditce (*Prosopis glandulosa*), na pláň a savany. Během studie se maximum biomasy v koloniích pohybovaly okolo 1000 kg/ ha, zatímco mimo kolonie to bylo přes 3000 kg/ ha. Psouni v místech svých kolonií odstraňovali také až 99 % všech lusků naditce, avšak mimo kolonie docházelo pouze k úbytku 30 % lusků naditce. Také přežívání semenáčků, bylo z důvodu konzumace v koloniích psounů pouze 15 %, zatímco mimo kolonie 75 %. Průměrná výška jednoletých rostlin *prosopisu* byla 8,4 cm. Po 3 měsících přežívala polovina rostlin a živé semenáčky byly vysoké 3,6 cm. Větve naditce byly použity k simulaci "stromků". Pokusné stromky umístěné mimo kolonii nebyly poškozeny. Naproti tomu 80 % stromků umístěných v kolonii, bylo ohlodáno na úrovni země během 1. dne, všechny stromky byly pokáceny během 2. dne (Weltzin et al. 1997).

Pascual et al. (2017) také studovali množství zkonzumované vegetace hlodavci, tentokrát v Argentině a nebylo zde zaměření na určitého hlodavce, ani určitou rostlinu, ale měření celkové konzumace všech rostlin všemi hlodavci v lokalitě. Množství vegetace na lokalitě bez přístupu hlodavců bylo 150 g/m², zatímco kam přístup hlodavcům omezen nebyl, bylo množství vegetace pouze 50 g/m².

3.2 Vliv hlodavců na rozšíření rostlin

Hlodavci mohou mít pozitivní i negativní vliv na to, jestli semena dokončí svůj úděl a vyrostou z nich rostliny. Možností ovlivnění je několik. Velká část hlodavců působí na obě strany. Příkladem mohou být aguti, kteří slouží jako rozptylovači velkých semen, zároveň ale predují malá semena a semenáčky (Mittelman et al. 2021). Záleží také na velikosti hlodavců. V lesích mírného pásma je většina nejmenších hlodavců považována převážně za predátory semen, zatímco větší hlodavci si značnou část semen ukládají a nejsou schopni všechna semena zkonzumovat, takže fungují jako rozptylovači semen (Wróbel & Zwolak 2017).

Hlodavci jsou významnými postdisperzními konzumenty semen v mnoha společenstvech bylin, kde mohou způsobit značné ztráty semen (Mittelbach & Gross 1984). Predace semen může mít dopad na dynamiku nárůstu rostlin s omezeným množstvím semen (Edwards a Crawley 1999), příkladem může být případ mnoha invazních druhů v různých ekosystémech (Clark et al. 2007; Simberloff 2009). Generalističtí predátoři semen tak mohou fungovat jako významný mechanismus biotické rezistence (Maron a Vilá 2001; Pearson et al. 2011).

3.2.1 Predace semen

V každém ekosystému jsou hlodavci preferována jiná semena, která se dají nejnáze rozdělít na malá, střední a velká. Na travnatých plochách, kde jsou převážně malá semena dochází ke zvyšování predace se zvětšováním semen, zatímco v tropických lesích, kde jsou převážně rostliny s velkými semeny se zvyšuje predace semen s jejich zmenšováním a v lesích mírného pásu, kde je největší výskyt semen středních, dochází k preferenci těchto semen jako potravy a při zvětšování i zmenšování velikosti semen dochází ke snížení jejich predace (Busch et al. 2012).

Velikost semen má často dopad na to, jak určitá semena skončí. Některá semena jsou moc velká pro nejmenší skupiny hlodavců a požírají nebo si ukládají pouze malá semena. U větších hlodavců dochází častěji k požíraní menších semen na místě a schovávání větších do úkrytů (protože mají větší energetickou hodnotu), nebo jejich přenášení na bezpečnější místo, kde mohou semena zkonzumovat (Chen et al. 2017).

Míra predace semen se také odvíjí od sezóny, protože bývá většinou největší na podzim, kdy je také nejvyšší hustota výskytu právě drobných zemních savců, kteří právě semena konzumují.

Fedriani & Manzaneda (2005) prokázali, že myšice (*Apodemus sylvaticus*) zohledňují nebezpečí při shánění potravy a vybírají častěji semena z mikrostanovišť, kde ví, že při jejich sbírání a shánění je menší riziko predace dravci než z mikrostanoviště, s výskytem dravců a dalších nebezpečí. Studie dále zjistila, že množství alternativní potravy (př traviny), nehraje roli na množství zkonzumovaných semen.

Semena jsou hlavním mechanismem umožňujícím invazi rostlin na nová místa, proto je jejich přežití a založení semenáčků kritickou fází. Většina exotických rostlin, které úspěšně překonají světové oceány a dostanou se na novou pevninu, se však v nových oblastech svého

výskytu neuchytí a neprosperují (Williamson a Fitter 1996; Mack 1996). Biotická rezistence je jev, který brání novému rozšíření. Patří do něj konkurence, parazitismus a také predace semen těchto nově rozšířených exotických rostlin. Podle studie (Dylewski et al. 2020; Pearson et al. 2014), při odstranění drobných savců požírajících semena a vysazení 9 exotických druhů rostlin, došlo ke 100-300% nárůstu populace 8 z těchto 9 rostlin oproti oblastem, kde se hlodavci vyskytovali.

Dle studie z roku 2012, ve které Velho et al. zkoumali 6 exotických stromů v Indii (*Canarium resiniferum*, *Dysoxylum binectariferum*, *Horsfieldia kingii*, *Prunus ceylanica*, *Chisocheton cumingianus* a *Polyalthia simiarum*) to vypadá, že predace semen je ovlivněna hustotou semen a jejich vzdáleností od mateřského stromu. U čtyř ze šesti stromů (první 4 výše uvedené) docházelo ke zvýšené predaci semen hlodavci, zvyšováním jejich hustoty na m². Zároveň se jedná o stromy, které většinou neklíčí v blízkosti mateřského stromu. Predace semen těchto stromů hlodavci, se pohybuje mezi 78-98 %. Zatímco zbylé 2 druhy jsou stromy, které rostou v blízkosti mateřského stromu a predace jejich semen hlodavci se s navyšující hustotou výrazně nezvyšuje.

Studie zaměřena na preference žaludů u veverky šedé východní (*Sciurus carolinensis*), mezi žaludy dubu červeného (*Quercus rubra* L.) a dubu bílého (*Quercus alba*), ukazuje značnou preferenci v ukládání žaludů dubu červeného, které obsahují více lipidů a taninu. Brzy na podzim jsou ke konzumaci veverkami preferovány žaludy dubu bílého, protože klíčí hned po opadu, zatímco žaludy dubu červeného ke klíčení vyžadují období chladové stratifikace. Selektivně ale veverky schraňují pouze červené žaludy, protože mají větší energetickou hodnotu a na rozdíl od bílých u nich nedochází ke kažení (Steele & Yi 2020).

Další studie poukazuje na to, že díky predaci semen dochází k větší rovnováze mezi dospělými stromy i při nižší produkci semen, protože hlodavci požírají více semena, kterých je více a jsou tím pádem dostupnější než semena, kterých je méně a dávají tím větší šanci v konkurenčním boji s jinými druhy, které produkují více semen (García et al. 2005).

DZS si také s menší pravděpodobností vyberou semena rostlin s tlustým semenným pláštěm než s tenkým semenným pláštěm. Mají k tomu hned několik důvodů. Prvním z nich je, že tlustý obal znamená větší práci dostat se k dužině, takže víc spotřebované energie a zároveň více času, který by mohli trávit hledáním dalších semen. Dalším důvodem je, při opracování tlustého obalu jsou více zranitelní a méně ostražití před predátory. Avšak při velkém výskytu semen s tlustým obalem a malém výskytu s tenkým, je pro hlodavce naopak lepší a méně energeticky náročné opracovat takové semeno, než dlouhou dobu shánět nějaké bez tlustého obalu (Yi et al. 2015).

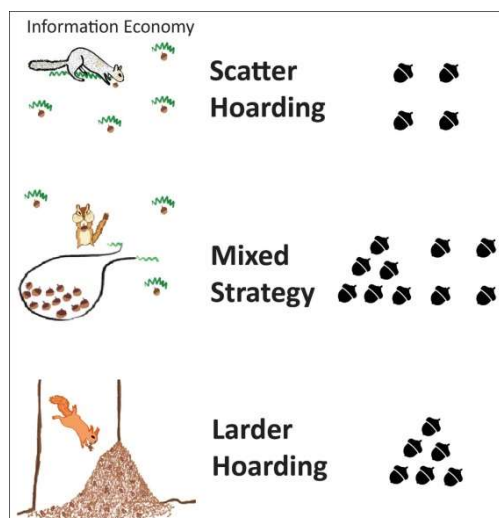
3.2.2 Rozptyl semen

Disperze je jedním z klíčových ekologických procesů, které určují rozšíření, početnost a strukturu populací rostlin. Schopnost druhů pohybovat se mezi novými stanovišti a kolonizovat je, může pomoci zajistit jejich regionální přetrvávání a snížit riziko lokálního vymírání (Hanski 1999).

Šíření semen za pomoci živočichů se nazývá zoochorie a jde o evolučně i ekologicky významný způsob šíření. Existuje několik druhů zoochorie a pro nás nejdůležitější jsou epizoochorie, endozoochorie a synzoochorie (Iluz 2010). Epizoochorie je proces, při kterém se semena nalepí na povrch živočicha a po chvíli spadnou na zem. Dochází k němu například pokud zvíře spí v rostlinách, semena rostliny se mu nalepí na srst a živočich je roznese při hledání potravy (Godó et al. 2022). Endozoochorie znamená, že semena prochází trávicím traktem a při vyloučení jsou nepoškozena. A synzoochorie je klasické ukládání semen na později. Poslední typ zoochorie, který zmíním, je kaliochorie. To znamená šíření semen během stavby hnízda/nory. Hlodavci si často staví nory pod zemí, kde není ideální místo pro klíčení. Hlavní roli zde hraje nošení rostlin do nor, kdy dochází k roztroušení semen po cestě k noře.

3.2.3 Synzoochorie

Jedná se o nejčastější a také nejvíce prozkoumaný typ disperze semen, která se dá ještě rozdělit na 2 skupiny podle hromadění potravy na scatter-hoarding (rozptýlené hromadění) a larder-hoarding (hromadění do spižíren). Krásným příkladem prvního pojmu je veverka, která si vyhrabává mělké jamky a do nich ukládá jedno nebo menší množství semen a takových jamek má spoustu. Larder-hoarding je opak, kdy zvíře má pouze malé množství úkrytů potravy s velkým množstvím semen a úkryty brání. Toto chování se v přírodě vyskytuje třeba u křečků, kteří mají třeba 4 úkryty a nemusí si pamatovat, kam schovali svou potravu (Wall 2010). Různé způsoby ukládání semen jsou znázorněny na obrázku 1.



Obrázek 1 – Jednotlivé způsoby ukrývání semen (Robin & Jacobs 2022)

Synzoochorie byla zaznamenána u nejméně 1339 druhů rostlin nehledě na to, zda se jedná o strom či bylinu s malými i velkými semeny. Je prováděna více skupinami živočichů, mezi něž se řadí hlodavci, ptáci nebo hmyz a suchozemští krabi. Všichni zastávají role jak predátorů, tak roznašečů, ale v jiném poměru. Znovu zde použiji veverku jako příklad převážně rozptylovače, který velkou část nalezených semen roznese, zatímco třeba krysy většinu semen sní na místě a málo jich roznesou, jsou skvělým příkladem převážně predátorů. Značnou výhodou synzoochorie je také to že semena nepotřebují žádné speciální orgány, tlustší stěny nebo enzymy, aby disperze fungovala a každé semeno může být rozptýleno (Wall 2010).

Výsledek synzoochorie může být mutualistický (prospěšný pro obě strany) nebo antagonistický (prospěšný pro jednu stranu a nevýhodný pro druhou). Hlodavci zauímají obě role při obnově vegetace. Na jedné straně spotřebovávají velké množství semen a omezují uchycení rostlin. Na druhou stranu rozptylují semena a zahrabávají je do mělkých skrýší, což pro některé druhy rostlin představuje jediný způsob úspěšného uchycení. Rozptylování je evolučně zvýhodněno (jinak by nebylo tak běžnou strategií šíření semen), ale z ekologického hlediska může mít na rostliny negativní dopad.

Zda je rozptyl semen a jejich schraňování pro populace rostlin výhodné, nebo škodlivé, se odvíjí od toho, zda je přírůstek rostlin vyšší při výskytu hlodavců nebo bez jejich výskytu. Odnášení semen od mateřské rostliny je většinou také považováno za pozitivní, protože pod mateřskou rostlinou by čelily vysoké mortalitě, zapříčiněné hustotou a konkurencí mateřské rostliny. Odnášení může mít i negativní vliv, například pokud je kvalita stanoviště vysoká, často klesá se vzdáleností od mateřských rostlin (Bogdziewicz et al. 2019).

Fedriani et al. (2020) popisují speciální typ synzoochorie, ve které jsou hlodavci považováni za pomocníky při klíčení semenáčků, a ne za rozptylovače. Tato studie zaměřena na *P. bourgaeana* ukazuje, že i některá semena z abortovaných plodů jsou schopna teoreticky vyklíčit a jediné, co jim v tom brání, jsou extrémně tvrdé perikarpy plodů. Zde začíná role hlodavců, ti buď sní celý plod nebo pouze okoušou tvrdé oplodí a semeno má možnost vyklíčit.

Wall ve studii (2010) popisuje schopnosti rostlin manipulovat s rozptylovači semen ve vlastní prospěch, aby došlo k rozšíření, přežití a vyklíčení co nejvíce semenáčků. Objeveny byly 4 způsoby, kterými je toho dosaženo. Prvním způsobem je, že zvířata musí vynaložit energii na jejich manipulaci, což je nutí ke shromažďování a odrazuje od okamžité konzumace. energii musí vynaložit buď fyzicky, jako je odstraňování obalu nebo metabolicky, kdy semena produkují například třísloviny. Druhým způsobem je produkce velkých, výživných semen, kterým nebudou zvířata moci odolat. Další strategií je masting což je, když rostliny produkují velké množství semen a predátoři se nasatí a zároveň budou mít dost semen, která si mohou schovat. Poslední je produkce semen bez zápachu, aby bylo těžší zakopaná semena objevit a následně zkonsumovat.

Diplochorie je dvoufázový rozptyl, což znamená, že je semeno postupně rozptýleno více než jedním živočichem. Může být disperzováno více typy zoochorie v různých kombinacích nebo dvěma synzoochoriemi různých druhů po sobě (tomuto jevu se říká

diplosynzoochorie). Většinu druhů, u kterých byla prokázána, tvořily duby (32 spp.) a borovice (9 spp.). Tyto dva rody jsou primárně rozptylovány stromovými veverkami a sekundárně hlodavci žijícími na zemi, jako jsou pytloušovité, myšovití nebo křečkovité. Dále se vyskytuje v případě, že jeden hlodavec najde skrýš jiného a vykrade ji, což je v přírodě celkem obvyklé chování (Gómez et al. 2018).

Pomoc se šířením semen rostlin hlodavci byla pozorována i u druhů, které mají vyvinutý jiný způsob šíření semen než živočichy. Konkrétně u douglasky velkoplodé (*Pseudotsuga macrocarpa*), která má na semenech vyvinuta křídla pro šíření za pomoci větru. Semena douglasky jsou však těžká a křídlo nemá tak velký vliv jako třeba u jiných druhů a semena se nedostávají daleko od mateřského stromu. Částečnou kompenzací za ztrátu rozptýlení větrem u douglasky je větší atraktivita těchto semen pro hlodavce. Bylo pozorováno více druhů hlodavců, kteří z pod stromu nebo jeho blízkosti odnášely semena do vzdálenosti až 34 m (Wall et al. 2006).

U burunduka (*Tamias sibiricus*) byla vypořádána alternativní strategie rozptýlených skrýší. Burunduk je hlodavec schopný odnášet najednou více potravy než jedno semeno. Burunduk si vytvářel skrýše blízko svého hnízda a daleko od potravních zdrojů a nebyl ovlivněn vzdáleností, kterou musí podniknout pro potravu. Vzdálenost však měla vliv na způsob ukládání potravy. Pokud byl zdroj potravy blíže hnízdu, burunduk byl spíše scatter-hoarder a když byl zdroj daleko, docházelo k ukládání do velké skrýše ve svých hnízdech. Ukládání semen souvisí se schopností bránit vlastní skrýše a vyhýbaní se krádežím. Zároveň umístění daleko od zdroje potravy, snižuje pravděpodobnost hledání potravy na takových místech potravními konkurenty. Při ukládání do rozptýlených skrýší často nedochází k vyprázdnění lícnicích vaků najednou, ale mezi několik skrýší (Yi et al. 2019).

Balaguer-Romano et al. (2021) studují, jak pomocí synzoochorie dochází k naturalizaci domestikovaných mandloňů (*Prunus dulcis*) a jejich zařazení do přírodních společenstev. K naturalizaci může dojít pouze při překonání bariér bránících v jejich šíření. Hlavními a zároveň jedinými rozptylovači mandlí ve východním španělsku kde byla studie prováděna, jsou myšice lesní (*Apodemus sylvaticus*) a potkani (*Rattus rattus*). Bylo také prokázáno, že semena klíčí lépe při zahrabání do země než při jejich ponechání na povrchu, což je další věc, jak převážně myšice pomáhají při zařazení domestikovaných mandloňů do přírodních společenstev. I přes to, je tento vztah hlodavců se semeny převážně antagonistický než mutualistický.

3.2.3.1 Výhody a nevýhody mnoha a mála úkrytů

Odnášení semen hlodavci je pro mnoho druhů rostlin klíčovým v přežití, protože u mateřského stromu by semenáčky trpěli silnou mortalitou, zapříčiněnou vysokou hustotou porostu. Hlodavci také zvyšují šance semenáčků občasným schováním na stanoviště s lepšími podmínkami pro vývoj (Wang & Corlett 2017).

Existují 2 hypotézy ohledně tolerance a způsobu zábrany vykrádání skrýší. První hovoří o možnostech různých taktik a adaptací zvířat k minimalizaci ztrát ze skrýší se semeny. Mezi tyto mechanismy patří vyhrabávání a přemísťování úkrytů, obrana úkrytů napadením

zlodějů, přechod z rozptýleného hromadění na malý počet úkrytů, nezahrabávání v přítomnosti potravních konkurentů, umístění spíží dále od sebe. U veverky popelavé (*Sciurus carolinensis*), krkavce velkého (*Corvus corax*) a havrana polního (*Corvus frugilegus*) bylo pozorováno použití prázdných úkrytů ke zmatení zlodějů. Druhá hypotéza říká, že si živočichové zvykli na vykrádání vlastních skrýší ostatními a jako kompenzaci zase oni vykrádají skrýše ostatních (Huang et al. 2011).

Výhodou mnoha úkrytů s malým množstvím potravy je v první řadě nízká ztráta semen při nálezu úkrytu jiným živočichem, který potravu buď zkonsumuje nebo ukradne do své spíže. Naopak nevýhodou může být, že zvíře zapomene na svou skrýš nebo větší riziko při hledání těchto skrýší.

U taktiky mála úkrytů s hodně semeny je výhodou, že zvíře si může své úkryty fyzicky bránit a tím předcházet jejich vykrádání od konkurentů. Nevýhodou je, že při odhalení úkrytu a neschopnosti obrany dojde k velké ztrátě zásob.

Hlodavci preferující scatter-hoarding, jsou zároveň větší plenitelé spíží než hlodavci preferující opačnou strategii. Je to hlavně z důvodu kompenzace. To znamená, že oni vykrádáním úkrytů jiných, kompenzují ztráty způsobeny konkurenty při vykrádání jejich vlastních spížíren a předcházejí tak nedostatku v zimním období. Larder-hoarding hlodavci také vykrádají spíže, ale dělají to v menší míře, protože nejsou instinktivně tolik poháněni kompenzací svých ztrát a není to pro ně až v takové míře přirozené. Aby bylo dosaženo symetrického hromadění a zůstala zachována stabilita hromadění, je nutná pozitivní korelace mezi intenzitou rozptýleného hromadění a hromadění v úkrytech mezi koexistujícími hlodavci, kteří hromadí potravu (Wang et al. 2018).

Huang et al. (2011) popisují změnu chování hlodavců při hromadění potravy došlo-li ke ztrátě jejich skrýše. Studie byla provedena na 5 druzích: veverka skalní (*Sciurotamias davidianus*), myšice východosibiřská (*Apodemus peninsulae*), myšice temnopásá (*Apodemus agrarius*), krysa konfuciánská (*Niviventer confucianus*) a křečík krysí (*Tscherskia triton*). Simulovali u nich odcizení semen meruňky divoké a u všech 5 druhů došlo ke zvýšenému množství hromadění semen a zároveň ke zvýšení rychlosti jakou semena hromadila. U veverky a myšic, které používají oba druhy hromadění, došlo k podstatnému zvýšení rozptýleného hromadění, avšak k žádnému nárůstu larder-hoarding.

Beck & Wall (2010) hovoří o pouštní broskvi (*Prunus andersonii*), která využívá rozšíření pomocí hlodavců jako jediný způsob disperze semen. Studie byla provedena v pouštích západní Nevady a pozorované druhy, které aktivně rozptylovali a konzumovali semena, byli sysel běloocasý (*Ammospermophilus leucurus*), křeček dlouhoocasý (*Peromyscus maniculatus*), pytlouš malý (*Perognathus parvus*) a tarbíkomyš panamintská (*Dipodomys panamintinus*). Plody broskve nejsou konzumovány ptáky, protože mají trpkou slupku z důvodu ztráty vody při zrání. Průměrný obsah vody v jedné plodu broskve je 0,57 ml. Navíc plody broskve dozrávají již v květnu a červnu, což je dříve než plody jiných stromů a semena uvnitř plodů jsou nejvýznamnějším energetickým zdrojem pro hlodavce v tomto období. Semena mají vysokou energetickou hodnotu 1029 J na ořech, což je více než u jiných ořechů, např. puršovky trojzubé (*Antelope bitterbrush*), která má pouze 265 J. Hlodavci

zkonzumovali nebo odnesli od broskvoní většinu semen a kolem 75 % bylo odneseno nepoškozených k uschování nebo konzumaci na jiném místě. Skryše byly nacházeny ve vzdálenostech do 35 m od mateřského stromu.

V podmínkách, v jakých broskvev roste, je na semena vyvíjeno hodně eliminujících faktorů, jako extrémní teploty a vysoké UV, díky kterým dochází k jejich vysychání. Proto je semena nutné zahrabat, aby měla lepší podmínky pro klíčení. Ideální hloubka je 5-40 mm. Většinu semen ze stromu sklídl sysel běloocasý, ještě než dopadly na zem. Sysel je zároveň nejlepším rozptylovačem semen, protože semena schovává jednotlivě do dostatečné hloubky pro klíčení. Křeček dlouhoocasý sice také tvořil hodně úkrytů, ale semena nezahrabával do dostatečné hloubky. A zbylé 2 druhy tvořily málo úkrytů s hodně semeny a pravděpodobnost vyklíčení byla velmi nízká.

Bogdziewicz et al. (2019) zjišťovali prospěšnost vztahu mezi myšicí lesní (*Apodemus flavicollis*) a duby (*Quercus petraea* a *Q. rubra*). Myšice v tomto vztahu zastává roli typického predátora a roznašeče semen. Výzkum byl založen na množství vyklíčených semenáčků v přítomnosti myšic, oproti klíčení bez jejich přítomnosti. I přes fakt, že žaludy zahrabané myšicemi klíčily podstatně lépe, tak díky požití podstatného množství žaludů, vyklíčilo v místě, kde se myšice nacházeli, méně semen. V místě bez populace myšic, kde nikdo nepožíral, ale zároveň ani nepomáhal semenům přemístěním a zahrabáním, vyklíčilo více žaludů. Důvodem je množství semen, kterých bylo mnohonásobně více.

Dále bylo upozorováno, že když byli hlodavci přítomni, docházelo k vyššímu klíčení semen pod mateřským stromem než semen vzdálených. Příčinou je zaprvé snížení hustoty žaludů pod mateřským stromem odnášením a predací a tím snížení konkurence. Za druhé semena odnesena od místa dopadu do skryše nějakého hlodavce jsou často ukradena a zkonzumována jiným živočichem. Ve výsledku můžeme usoudit, že vztah mezi duby a myšicemi je převážně antagonistický (Bogdziewicz et al. 2019).

Studie provedena na dvou druzích stromů s velkými semeny (*Scleropyrum wallichianum* a *Garcinia xanthochymus*) ukázala, že opětovné schraňování semen hlodavci významně zvyšuje vzdálenost šíření a uchycení semenáčků u obou druhů. Opětovné ukládání přispělo k delší životnosti semen a k velkému podílu semen distribuovaných >50 m od rodičovských stromů a několik semen dosáhlo disperzní vzdálenosti >100 m, která je často používána jako práh pro disperzi semen na velké vzdálenosti. Opětovný vzdálenější rozptyl pravděpodobně snižuje vykrádání schránek konkurenty v okolí rodičovských stromů. Proto je u obou druhů v této studii pravděpodobnější, že znovu uložená semena přežijí a založí semenáčky ve srovnání s primárními skryšemi. Stále však platí, že vykopání a opětovné rozptýlení primárních skryší může vést k tomu, že mnoho semen bude zničeno (Wang et al. 2019).

3.2.4 Endozoochorie

Studii zkoumajících endozoochorii hlodavců není mnoho a většina je zaměřena na druhy *Rattus norvegicus*, *Rattus rattus* a *Oryctolagus cuniculus*. Většina závěrů je založena na výzkumech s malým počtem vzorků a výsledky jsou potřebné podložit dalšími studii. Nejdůležitější je však fakt, že DZS jsou schopni šířit semena pomocí svých výkalů. Mezi faktory ovlivňující toto šíření, patří například velikost semen, jelikož semena musí být požřena celá. Dále tloušťka stěny semena, aby chránila zárodek/obsah semene před vlivy těla konzumenta. A v poslední řadě BRM (Basal metabolic rate) neboli rychlost metabolismu konzumenta. Délka působení metabolismu na semena může ovlivnit, jestli po vyloučení budou schopna vyklíčit.

Konzumace dužnatých plodů a následné rozptýlení semen zvířaty bylo prokázáno jako klíčový proces v ekologii rostlin. Plody obsahující velká semena jsou silně závislé na frugivorech, při šíření jejich semen prostřednictvím endozoochorie. Mnoho druhů rostlin produkujících plody není schopno šířit se do velké vzdálenosti bez práce frugivorů. Z tohoto důvodu jsou interakce mezi rostlinami produkujícími plody a plodožravci důležité. Mnoho druhů plodožravých zvířat si vyvinulo specializované trávicí systémy vylučující neporušená semena po konzumaci plodů. Dřívější poznatky ukazují, že přibližně 20 % všech savčích býložravců vykazuje chování frugivorie a rozptylu semen. Ekologické funkce endozoochorie, jsou z velké části hodnoceny pomocí velkých savců a ptáků. Úloha granivorních hlodavců jako endozoochorních roznašečů masitých plodů s drobnými semeny byla zaznamenána jen zřídka (Godó et al. 2022).

Yang et al. (2019) zaznamenali šíření semen rostlin aktinídiei (*Actinidia argute*, *Actinidia kolomikta*) v trusu hlodavců burunduka páskovaného (*Tamias sibiricus*), dále myšice východosibiřské (*Apodemus peninsulae*) a norníka šedavého (*Clethrionomys rufocanus*). Aktinídie mají malé zelené plody přezdívané minikiwi a jejich semena jsou kiwi také podobná. Byla pozorována zvýšená klíčivost semen po průchodu trávicím traktem granivorních živočichů a také prospěšnost pro uchycení semenáčků. Burunduk vychází z výše uvedené studie jako nejúspěšnější rozptylovač semen aktinídiei. Mezi parametry, podle kterých autoři došli k závěru, bylo to, že vylučovali větší množství neporušených semen než zbylé dva druhy. Také zbytky semen se v jeho trusu vyskytovaly méně často, což lze vysvětlit větší velikostí burunduka oproti myšici a norníkovi, kdy norník a myšice při konzumaci semena kousají a opracovávají, zatímco burunduk je hltá. Z této studie můžeme vyvodit závěr, že velikost těla hlodavců může také hrát roli při disperzi.

Studie provedena Lessa et al. (2019) v lužních lesích Ria v Brazílii, také ukazuje důležitost hlodavců jako endozoochorních rozptylovačů semen. Studovanými druhy byli křečci (*Cerradomys subflavus*), (*Rhipidomys mastacalis*), křeček černonohý (*Oligoryzomys nigripes*), křeček obojživelný (*Nectomys squamipes*), křeček křovinný (*Necromys lasiurus*) a koro hladkosrstý (*Thrichomys apereoides*). Nejčastější potravou výše uvedených druhů byli členovci a plody keřů produkující bobule. Semena požitých bobulí vykazovala při nálezech v trusu nízkou míru poškození a také zvýšenou klíčivost oproti semenům, která neprošla

trávicím traktem. U semen *Clidemia urceolata* a *Miconia holosericea* byla klíčivost semen vyloučených hlodavci až 60 %.

Studie zaměřena na endozoochorii, porovnávala vliv rozptylu semen rodu *Prosopis* (*flexuosa*, *chilensis* a *torquata*) mezi původním druhem marou stepní (*Dolichotis patagonum*) a nepůvodním druhem zajícem polním (*Lepus europaeus*) v Argentině. Semena *P. torquata* a *P. flexuosa* byla konzumovaná oběma druhy stejně a *P. chilensis* nebyl konzumován ani jedním. Mortalita semen v trávicím traktu oproti těm ležícím na zemi, byla zvýšena pouze u semen *P. flexuosa* konzumovaných marou a nárůst byl zhruba 10 %. Pozitivní vliv na klíčení byl zaznamenán u obou druhů rostlin po průchodu trávicím traktem, u *P. torquata* byl ale velmi malý. Zatímco u druhého druhu byl násobný oproti klíčení bez pozření. Větší klíčení *P. flexuosa* bylo po vykání zajícem než marou. Studie ukazuje, že nepůvodní druh má celkově lepší vliv na osud semen než původní mara (Campos et al. 2008).

Zaharick et al. (2015) zkoumali křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus*) a křečka amerického (*Microtus pinetorum*), jako roznašeče spor hub s abruskulární mykorhízou (Abruscular mycorrhizal fungi dále pouze AMF). Obecně se předpokládá, že drobní savci také roznašejí spory mykorhizních hub a mají tak rozhodující vliv na sukcesní procesy a strukturu rostlinných společenstev (Cázares & Trappe 1994, Frank et al. 2006, Janos & Sahley 1995, Vernes & Dunn 2009). Abruskulární mykorhíza je symbiotické soužití hub s kořeny vyšších rostlin, při kterém houba proniká buňkami kořene a produkuje abruskuli. Houba poskytuje rostlině živiny, minerály a vodu výměnou za sloučeniny uhlíku.

Spory hub byly nalezeny ve 3,6-16,7 % vzorků trusu. Pronikání spor hub do půdy bylo větší na plochách, kde se hlodavci nacházeli, než na plochách bez jejich přítomnosti. Množství spor nacházejících se ve výkalech, je vyšší než množství rozptýlováno větrem, což zvyšuje šanci, že spory skončí u rostlin. Nerovnoměrnost rozptylu hlodavců navíc zvyšuje heterogenitu krajiny. Je také dobré zmínit, že křeček ani křečik nejsou mykofágy a mykorhizní houby tvoří maximálně 1 % jejich potravy, což může znamenat, že je požívají omylem při žraní jiných rostlin, avšak to nic nemění na důležitosti jejich disperze. Drobní savci jsou schopni zvýšit druhovou bohatost AMF-výtrusů a potenciál inokula v terénu (Gehring et al. 2002). Test ukazuje, že sterilní půda vystavená působení drobných savců v mezofytickém lesním biotopu se inokulovala spory AMF a tyto spory byly schopny navázat mutualistický vztah s rostlinami. Drobní savci slouží jako důležití vektorů pro šíření mykorhizních hub a potenciálně hrají rozhodující roli v jejich šíření, fitness a druhovém bohatství mykorhizních rostlin.

3.3 Vliv vegetace na populace hlodavců

Diverzita společenstev hlodavců je ovlivněna mnoha biotickými a abiotickými faktory, mezi něž patří i struktura vegetace a sezónnost. Struktura vegetace, zejména pokrývnost, ovlivňuje diverzitu hlodavců a jejich společenstva prostřednictvím poskytování potravních zdrojů a ochrany před predátory. Hlodavci jsou schopni obydlet velké množství různých habitatů a také nejsou moc vybíraví co se potravy týče. Zároveň jsou ale na změny v místech výskytu dost citliví a struktura vegetace je jedním z nejvíce určujících faktorů výskytu a hustoty jednotlivých druhů hlodavců (Thomas et al. 2022).

Důvody, proč daný druh preferuje určité typy stanovišť a vyhýbá se jiným stanovištím, mohou být různé. Nejdůležitější je, že druh je obvykle přizpůsoben fyzikálním vlastnostem svého preferovaného stanoviště. Dalším důvodem preference určitého stanoviště může být důsledek specializace na typ potravního zdroje, který se tam nachází. (Jedrzejewski & Jedrzejewska 1996).

Fyzikální vlastnosti půdy, jako je textura půdy, objemová hmotnost a vlhkost půdy, ovlivňují rozšíření, velikost populace a přežívání hlodavců v důsledku hrabání hnízd a úkrytů. Dále sezónnost vlivem změn teplot, srážek a vlhkosti, má také vliv na strukturu vegetace a tím na strukturu, a hlavně hustotu populací hlodavců (Thomas et al. 2022).

Produktivitu zemních ekosystémů ovlivňují množství srážek, slunečního záření a teploty. Typy půd, vrstvy a množství vegetace se liší od severu na jih. V lesních porostech, zejména v listnatých a smíšených, které jsou jako celek velmi produktivními ekosystémy, je množství slunečního světla dopadajícího na lesní půdu tak malé, že produktivita přízemní vegetace je nízká a srovnatelná s pouštěmi.

V palearktických biomech, je nejméně potravy pro malé hlodavce v pouštích a v oblastech jehličnatých lesů. V listnatých lesích jsou semena stromů, ty dodávají hlodavcům od 0 do 5 t/ha kvalitní potravy. Produktivita přízemní vegetace je vyšší v tundře, a naopak velmi vysoká v přirozených travnatých porostech mírného pásma. Zemědělské plochy mají nejvyšší produktivitu mezi palearktickými suchozemskými ekosystémy.

Nejnižší hustoty populací hlodavců byly na místech s dostupností menšího množství potravy, což jsou právě pouště, lesy a tundry. Zde byl průměrný výskyt hlodavců 8-29 ks/ha. Přirozené otevřené travnaté plochy v okolí smíšených lesů, listnatých lesů a ve stepích byly charakterizovány průměrnými hustotami 88-144 ks/ha. Nejvyšší průměrné hustoty byly zaznamenány na zemědělských plochách mírného pásma a ve stepích 308 ks/ha a 490 ks/ha na špatně sklizených nebo nesklizených kukuřičných polích ve stepích. Rovněž maximální hustoty hlodavců zaznamenané z různých typů vegetace rostly se zvyšující se průměrnou produktivitou vegetace. Vysoká produktivita vegetace znamená rychlou obnovu potravy, což umožňuje hlodavcům žít ve vysokých hustotách (Jedrzejewski & Jedrzejewska 1996).

Důležitým jevem je fragmentace krajiny neboli její dělení. Při dělení dochází ke změnám ve složení společenstev a změně populační dynamiky rostlin v sukcesi. V důsledku toho dochází i ke změně populací živočichů žijících v sukcesi původně. Zároveň drobní savci jakožto požírači semen, také ovlivňují složení sukcese rostlin predací jejich semen a tím

nepřímo ovlivňují i populace jiných druhů, které se budou v sukcesi nacházet podle výskytu určitých druhů rostlin a dřevin. Existuje model zvaný habitat accommodation model. Ten předpokládá, že sukcese drobných savců vzniká proto, že druhy reagují na změny ve složení vegetace v čase, což odráží druhově specifické nároky na stanoviště a mezidruhové konkurenční interakce. Druhy drobných savců se objevují v sukcesi, když se místní podmínky změní tak, že jsou splněny požadavky druhu (Monamy & Fox 2010).

Každá skupina drobných savců preferuje k životu jinou hustotu vegetačního pokryvu. Někteří preferují velmi hustý pokryv, jiní menší hustotu a někteří žijí na místech s velmi řídkým vegetačním pokryvem. Na prériích v Kolorádu proběhla studie, která zkoumala, jak hustý vegetační pokryv preferují určité druhy drobných savců. Křeček dlouhoocasý (*Peromyscus maniculatus*) a křeček bledý (*Neotoma micropus*), byli popsáni jako druhy nejčastěji se vyskytující v husté vegetaci. Křeček hmyzožravý (*Onychomys leucogaster*), tarbíkomyš ordova (*Dipodomys ordii*) a syseľ páskovaný (*Spermophilus tridecemlineatus*) se vyskytovali nejčastěji v místech s vyšším procentuálním podílem holé půdy. V oblastech bez vegetačního pokryvu byl nejčastěji nalezen pytlouš stříbřitý (*Perognathus flavus*). Obecně lze říci, že nejbohatší a nejrozmanitější společenstva hlodavců se nacházela v oblastech se střední pokrývností a určitým stupněm strukturní heterogenity. Ve společenstvech otevřených pastvin převládají hlodavci s velkým tělem, a to díky souboru jejich adaptací proti predátorům, včetně sociálního chování a bipedálního pohybu (Thompson & Gese 2013).

Schweiger et al. (2000) zkoumali v Kancasu změnu sukcese rostlin a živočichů v rozmezí 10 let na starých polích 3 různých velikostí zastoupených více plochami. Nejhojnějšími druhy drobných savců byl hraboš prériový (*Microtus ochrogaster*), křeček dlouhoocasý (*Peromyscus maniculatus*), křeček bělonohý (*Peromyscus leucopus*) a křeček bavlníkový (*Sigmodon hispidus*).

Vegetace se po 10 letech velmi lišila, zatímco na začátku neměla velikost plochy skoro žádný vliv ani v obecných ani druhově specifických ukazatelích, v druhé polovině se začal zvyšovat výskyt dřevin. U největších ploch došlo k rychlejšímu osídlení dřevinami než u ploch menších. Pro větší plochy je snadnější zachytit semena dřevin, takže zde začaly růst dříve než na plochách menších. Větší plochy také poskytují více míst nukleace, která nejsou prostorově oddělena fragmentací, což usnadňuje perzistenci populací dřevin. Větší výskyt dřevin měl negativní dopad na výskyt bylin, ten se snižoval se zvyšováním hustoty dřevin. Snižovaná hustota bylin měla negativní dopad na hlodavce a došlo i ke snížení jejich hustoty. Malé a střední plochy byly během pozdní sukcesní fáze hustě posety norami. Kumulativní účinek aktivity hlodavců na menších blocích mohl negativně ovlivnit nárůst dřevin a usnadnit přetrvávání rostlinných druhů rané sukcesní fáze přizpůsobených disturbancím.

Hlavními faktory ovlivňující hustoty hlodavců na plochách byly složení vegetace, velikost polí a antagonistické interakce s jinými druhy. Hraboši prériový, kteří se původně vyskytovali nejvíce na velkých polích, se po změně sukcese vyskytovali nejvíce na malých polích. Jejich přirozený habitat jsou stanoviště s velkým zastoupením travin, což vysvětluje přemístění z velkých polí, kde došlo k velkému nárůstu dřevin a ústupu travin. Na malých a

středních plochách byl podobně vysoký podíl travin, avšak na středně velkých polích byla hustota hrabošů malá, to je vysvětleno velkou hustotou křečka bavlníkového.

Křeček dlouhoocasý se na začátku studie vyskytoval hojně ve všech velikostech sukcesních ploch. Na konci se vyskytoval nejvíce ve velkých, s vysokým podílem dřevin, přestože jeho obvyklým habitatem jsou travnaté biotopy. Důvodem je vytlačení konkurencí z preferovaných ploch. Křeček bavlníkový se nejvíce vyskytoval na středně velkých polích, protože zde pro něj byla nejvhodnější sukcese a nebyl negativně ovlivněn konkurencí jiných hlodavců. Křeček bělonohý se původně nevyskytoval v žádné oblasti. S nárůstem dřevin se postupně začal nejvíce vyskytovat na velkých oblastech, kde bylo nejvyšší zastoupení dřevin, což odpovídalo jeho přirozeným podmínkám (Schweiger et al. 2000).

Thomas et al. (2022) zjišťovali hustoty druhů hlodavců v habitatech v okolí hory Kilimandžáro. Habitaty se různily od horských lesů přes úhory a nížinné lesy až po zemědělsky využívané oblasti. Bylo zde zaznamenáno 14 druhů hlodavců a nejdominantnějšími z nich byli myš čtyřpruhá (*Rhabdomys pumilio*), krysa půvabná (*Praomys delectorum*), a krysa hrubosrstá (*Lophuromys verhageni*). V oblastech horských lesů byla dominantně zastoupena krysa hrubosrstá. Její výskyt je pozitivně ovlivněn hustotou stromů a bylin, listovým opadem a pokryvností korun stromů. Jde o druh preferující oblasti s hustou korunou a vegetačním krytem. Husté bylinné patro a listový porost poskytují těmto druhům dostatek potravy, ochranu před predátory a hnízdiště. Pokryv udržuje půdní vlhkost, což vytváří vhodné mikroklima. Naopak nízké procentuální zastoupení tohoto druhu v nížinných lesích, bylo způsobeno vysokou mírou narušení antropogenními aktivitami jako je pěstování, těžba a sběr palivového dřeva.

Myš čtyřpruhá preferuje oblasti se suchými podmínkami, proto převládala v nížinných lesích a zemědělských polích a byla velmi málo ovlivněna půdním pokryvem. Protože její nejdůležitější a preferovanou potravou je tráva a semena, bývá také nazývána travní krysa. Krysa hrubosrstá se endemicky vyskytuje na západní straně oblasti Kilimandžára, a to ve všech habitatech a sezonách. To znamená, že není výrazně ovlivněna vegetační nabídkou stanoviště.

Horské lesy byly rozmanitými biotopy s vysokou druhovou bohatostí a početností hlodavců. To bylo způsobeno vysokou pokryvností korun a půdy, vysokou hustotou vegetace a druhovou rozmanitostí rostlin, které hlodavcům poskytují potravu a ochranu. Naopak zemědělská pole, nížinné lesy a vřesoviště, byly ze sedmi sledovaných biotopů nejméně rozmanité a měly nižší druhovou bohatost i početnost hlodavců. Lidským faktor zde měl dopad na snížení množství vegetace a tím i počtu hlodavců.

V Izraeli v poušti Negev je výskyt pískomila tlustého (*Psammomys obesus*) primárně ovlivněn výskytem dvou druhů keřů, a to lebedy slanofilné (*Atriplex halimus*) a *Anabasis articulata*. Listy těchto keřů jsou hlavním zdrojem potravy pro pískomila. Listy obsahují vysoké množství soli. Pískomilové řeší tento problém požíváním mladých listů kde není tak vysoce uložena sůl, nebo tlapami a řezáky odstraňují velmi slanou epidermální vrstvu listu. Pískomil také využívá keře jako úkryty a staví si pod ochranou jejich větví své nory.

Lebeda je časově stabilnějším a předvídatelnějším zdrojem potravy než *A. articulata*. Početnost využitelných keřů lebedy kolísá méně, a na rozdíl od *A. articulata* souvisí s ročními srážkami. Lebeda roste ve vyschlých korytech řeky, zatímco *A. articulata* na okrajích vyschlých koryt. Lebeda tak vždy poskytuje určitou potravu pro pískomily, a proto ji lze považovat za klíčové stanoviště, zatímco *A. articulata* představuje pouze dočasné stanoviště. V důsledku toho někteří jedinci pravidelně obsazují časově příznivá, i když nedostatečně chráněná stanoviště na okrajích koryt. Když vegetace na těchto dočasných stanovištích vyschne, pískomil nevymírá, ale naopak imigruje zpět na klíčová stanoviště (Tchabovsky & Krasnov 2002).

Plšík lískový (*Muscardinus avellanarius*), si staví hnízda v keřích nebo na stromech a přes den v nich odpočívá. Studie byla provedena ve Švédsku v národním parku Stenshuvud, kde hlavním prostorem pro stavění hnízd pro plšíka jsou husté keře. Studie byla zaměřena na vliv změny struktury a rozmanitosti hlavně keřů na počet hnízd plšíků v oblasti. Hlavními rostlinami, kde byla hnízda nacházena, byli ostružiník, jalovec a zimolez. Studie zkoumala rozdíl v počtu hnízd mezi lety 1978-1986. Celkový počet hnízd plšíků v roce 1986 byl vyšší než v roce 1978. Zároveň došlo v oblasti k nárůstu keřové vegetace, takže zde můžeme vidět určitou souvislost. V jednotlivých areálech parku došlo ke změně hustoty keřovité vegetace. V místech, kde došlo ke zvýšení počtu keřů došlo i ke zvýšení počtu hnízd, a naopak v místech kde došlo ke snížení počtu keřů došlo i ke snížení počtu hnízd. Pro plšíka lískového jsou výhodné husté typy vegetace, které mu poskytují úkryt, potravu a bezpečná hnízdiště. Studie ukazuje, že výskyt plšíka lískového a jeho hnízdění úzce souvisí s keřovým patrem a jeho dynamikou (Berg 1996).

Myšice lesní je jediným hlodavcem žijícím na Islandu a je rozšířena ve většině vegetačních oblastí ostrova. Rozdílná stanoviště však vedla k rozdílné hustotě jednotlivých místních populací myšic. Nedostatek lesních ploch a chladné a vlhké klima na Islandu lze považovat za nepříznivé, ve srovnání s jinými stanovišti myšic v severní Evropě. Ačkoli velikost populace nemusí nutně odrážet kvalitu stanoviště, bylo prokázáno, že regionální početnost některých druhů drobných savců, může souviset s množstvím preferovaných typů potravy jako například semen (Bengtson et al. 1989).

Unnsteinsdottir & Hersteinsson (2011) zjišťovali vliv habitatu na hustotu populace myšice lesní na Islandu, na 2 blízkých lokalitách, které se lišili skladbou rostlin. První lokalita byla les a druhá pastvina. V době nejvyšší hustoty hlodavců, což je na podzim, bylo v lesním stanovišti až desetkrát více myšic než na pastvině. Přes zimu došlo ke značným poklesům obou populací a minima dosáhly populace na jaře. I v době minimálního výskytu bylo v lese čtyřikrát více myšic než na pastvinách. Dále bylo také zjištěno, že myšice z lesního habitatu byli v průběhu celé zimy těžší než myšice z pastvin.

V období zimy je také důležitým faktorem přežití teplota a celkově počasí. To je také jedním z důvodů proč v lesních stanovištích přežívá více myšic, protože lesní porosty poskytují pro hlodavce lepší ochranu před povětrnostními podmínkami a také před predátory. Tělesná kondice je také důležitým faktorem přežití v zimním období a jak zmiňují dříve, tělesná hmotnost je vyšší u myšic z lesa.

Ve všech ročních obdobích byly v žaludcích myšic nalezeny stopy zeleného rostlinného materiálu, ale byly zanedbatelné, s výjimkou travnaté lokality, kde byl zelený materiál konzumován ve značném množství na jaře a v létě. To také podporuje názor, že travnaté plochy jsou pro myšici lesní méně příznivým biotopem než lesní plochy.

Další studie poukazuje na rozdíly v hustotách drobných zemních savců v závislosti na nadmořské výšce. Porovnává mezi sebou vrchoviny a lužní lesy. V lužních lesích byly vyšší hustoty hlodavců a byli zde jiné druhy než na vrchovinách. Avšak druhová bohatost a poměry mezi druhy se mezi biotopy významně nelišily. Vyšší hustoty živočichů jsou ovlivněny hlavně hustotou rostlin. V lužních lesích byla vyšší vlhkost a poskytovala lepší podmínky jak pro růst rostlin, tak pro vyšší výskyt hlodavců, kteří tak mají vyšší dostupnost potravy a zároveň úkrytů bránících je před predací (Hamilton et al. 2015).

Horncastle et al. (2005) pozorovali vliv invazního jalovce viržinského (*Juniperus virginiana*) na populace drobných savců. Se zvětšováním populací jalovce v préríjních oblastech, docházelo ke snižování populací všech druhů préríjních hlodavců a ke zvyšování populace jediného druhu křečka bělonohého (*Peromyscus leucopus*). Křeček bělonohý se vyskytuje v listnatých lesích, lužních lesích a na stanovištích s převahou keřů a jen málokdy využívá plochy bez dřevinné struktury. Zároveň zvětšování populací jalovce má negativní dopad i na další druhy hlodavců žijící v lesích. Křeček bavlníkový (*Sigmodon hispidus*) žije v lesích, kde však koruny stromů nezastiňují pozemní porost, protože se živí bylinami. Když jalovec kolonizuje území, snižuje bylinný pokryv pod zónou korun stromů. Hrabošík americký (*Microtus pinetorum*), který se vyskytuje na lesních stanovištích, se nacházel v konkrétní oblasti ve smíšených lesích a byl jen slabě vázán na porosty červeného cedru. Silněji byl ovlivněn pokryvností bylin, protože v jeho potravě převažují.

Další studie zkoumala obecně vliv dřevin na hlodavce na prériích v Kancasu v USA. Bylo odchyceno 11 druhů hlodavců. Lokality byly rozděleny podle hustoty dřevin na 3 typy, a to málo zalesněné (max. 17 % porostu dřeviny), středně zalesněné (max 28 %) a hodně zalesněné (více než 28 % dřevin). Na lokalitě s nízkou hustotou dřevin byli odchyceny všechny monitorované druhy hlodavců, na lokalitě se středním výskytem dřevin bylo odchyceno pouze 7 druhů a na hustě zalesněných lokalitách se dařilo pouze křečkovi bělonohému (*Peromyscus leucopus*) a křečkovi floridskému (*Neotoma floridana*). Jejich hustoty se zvyšovali se zvyšováním hustoty stromů až do 65 %, poté došlo ke snižování i jejich populací. To je zapříčiněno stromovým stínem, který brání růstu rostlin na zemi. Hlavní příčinou snižování diverzity hlodavců v poměru ke zvyšování hustoty dřevin je, že dřeviny omezují růst rostlin v nižších rostlinných pásmech svou velikostí a stínem který tvoří (Matlack et al. 2008).

3.4 Hlodavci jako opylovači

Opylování rostlin nelétajícími savci se nazývá terofilie (Hobbhahn et al. 2017). Bylo poprvé popsáno v roce 1934 a stále nejsou známy všechny informace, proč rostliny využívají tyto neobvyklé opylovače. Hlavními zástupci nelétajících opylovačů jsou hlodavci, vačnatci, primáti a v malé míře také šelmy. Opylování nelétajícími savci je specializací doprovázenou jedinečnými floristickými a vegetativními znaky. Tento druh opylování byl pozorován v Austrálii, Africe a zřídka také v Jižní Americe (Johnson & Pauw 2014).

Rostliny opylované hlodavci bývají obvykle tomuto typu opylování přizpůsobeny. Mají robustní květy, které jsou matně zbarvené, pohárkovité a umístěné u země. Produkují také velké množství nektaru a vzdálenost mezi bliznou a nektarem je přibližně 10 mm. Rostliny vykvétají většinou v zimě a brzy na jaře. Důvodem je nejvyšší šance rostlin na opylení hlodavci. Nektar obsahuje velké množství sacharidů, kterého hlodavci v zimním období nemají mnoho, a proto ochotně přijímají nektar, který je na sacharidy bohatý. Rostliny také vypouští zápach přirovnávaný ke kvasnicím. Předpoklad je, že pach je klíčové vodítko pro přilákání hlodavců na větší vzdálenost. Květy jsou nejčastěji opylovány v noci a vizuální atraktanty by nebyly účinné (Kleizen et al. 2008).

Při studiích prokazujících, zda jsou hlodavci opylovači a jestli primární nebo ne, byly získány následující důkazy. Prvním z nich je nedestruktivní chování vůči květům rostlin při požívání nektaru, dalším je nález pylu na srsti nebo v trusu hlodavců, poté kontakt mezi částmi těla hlodavce pokrytého pylem a bliznami, snížená nebo žádná návštěva hmyzími a ptáčími opylovači a snížení plodnosti rostlin při odstranění hlodavců. Také se předpokládá, že vylučování nektaru, produkce pachu a rozkvet budou synchronizovány s obdobím aktivity hlodavců (Johnson et al. 2001).

Většina studií o opylování hlodavci zmiňuje, že více pylu se nachází ve výkalech než na srsti hlodavců. Hlodavci však pyl nepožírají, jde o pyl, který je pozřen při péči hlodavců o srst. Přesto jde stále o důležité potvrzení, že hlodavec je v kontaktu s rostlinným pylem. Informace kolik pylu hlodavci odstraní ze srsti při péči o ni, je klíčová při posuzování, jak dobrý opylovač konkrétní druh je. Pokud hlodavec čistí svou srst mezi přijímáním nektaru od 2 rostlin, snižuje se jeho efektivita jako opylovače, protože nepřenáší na další rostlinu takové množství pylu a naopak hlodavci, kteří pečují o svou srst méně, často přenášejí na rostliny velké množství pylu. Čištění je proces, při kterém dochází k největší ztrátě pylu po opuštění mateřské rostliny (Johnson & Pauw 2014).

Opylování hlodavci v praxi zkoumali Biccard & Midgley (2009) u rostliny *Protea nana*. Výsledky ukazují že *P. nana* je opylována hlodavci alespoň částečně a částečně také hmyzem. Pylová zrna byla nalezena v trusu a na čumáku hlodavců. Nejčastějšími opylovači byla myš čtyřpruhá (*Rhabdomys pumilio*) dále krysa namaquejská (*Aethomys namaquensis*) a krysa verreauxova (*Myomyscus verreauxii*). *P. nana* produkuje velké množství cukrů (až 30% složení nektaru), což je velké lákadlo pro hlodavčí opylovače. U myši čtyřpruhé bylo

vypozorováno destruktivní chování na přibližně 20 % květů co opylovala, zatímco u zbylých dvou druhů žádné podobné chování spatřeno nebylo.

Letten & Midgley (2009) pozorovali bodlinatky (*Acomys subspinosus*), jako primární opylovače luštěniny (*Liparia parva*), na Kapském poloostrově. U rostlin nebylo pozorováno žádné opylování od hmyzu ani ptáků. V trusu bodlinatek bylo nalezeno značné množství pylu. To je důsledek konzumace pylu při péči o srst, a ne přímé konzumace pylu. Dalším důkazem aktivity bodlinatek na květech luštěnin jsou opadané okvětní lístky. U rostlin suché okvěti normálně neopadá a opadá pouze shazováním bodlinatek. Při pokusu, kde k rostlinám hlodavci neměli žádný přístup, se rostlinám vůbec nedařilo. Vyloučení hlodavců vedlo k výraznému snížení počtu nasazených semen a dále k oddálení doby kvetení. Hlodavci jsou proto rozhodující pro tvorbu semen u tohoto druhu rostliny.

Dalším důkazem o rostlinách opylovaných hlodavci jsou *Colchium scabromarginatum* a *C. coloratum*. Na čumácích hlodavců odchycených v terénu se usazovalo velké množství pylu obou rostlin. Kalichovitý tvar květenství a vzdálenost mezi nektarem a stigmaty (větší než 10 mm) zajišťují, že čenich hlodavce přesně zapadne do květu a otře se o stigmata a prašníky, zatímco zvíře vybírá nektar z nektarových komůrek. Experimentální vyloučení obratlovců vedlo k prudkému a výraznému poklesu výskytu semen u obou zmíněných druhů. Oba druhy kvetou v zimě a brzy na jaře a poskytují důležitý zdroj energie pro hlodavce. Primárně noční vylučování nektaru a velká průměrná produkce nektaru koreluje s noční aktivitou hlodavců. (Kleizen et al. 2008).

Turner et al. (2011) studovali *Erica hanekomii* a její hlodavčí opylovače. Jediným opylovačem *E. hanekomii* byl *Acomys subspinosus*, kterého již dříve zmiňuji v této kapitole jako opylovače. Bodlinatka požírá nektar způsobem, který neničí květy a vede ke kontaktu s prašníky a stigmaty. Z populací, ze kterých byly bodlinatky vyloučeny, měly rostliny zřídka kdy spuštěné prašníky a nasadily málo semen nebo žádná. Bodlinatky jsou obratné v manipulaci s květenstvími, ve šplhání, skákání a stačí, aby květy byly blízko země a rostliny dostatečně pevné, aby po nich hlodavci mohli šplhat, aniž by je poškodily. *A. subspinosus* je považován za klíčový druh oblasti kapského poloostrova, protože opyluje čeledi Ericaceae, Fabaceae a Proteaceae.

Pro rostliny rodu *Meriania*, konkrétně *M. sanguinea* a *M. furvathera* je typický bimodální systém opylování. Takový systém opylování má své typické znaky, mezi které se řadí načervenalé květy, denní a noční dostupnost nektaru, snadný přístup k odměně díky široce otevřeným květům, uvolňování nektaru z tyčinek a shlukování nektaru pod tyčinkami. Rostliny uvedeny v této studii, jsou přes den navštěvovány kolibříky a přes noc hlodavci. Jsou k tomu navíc uzpůsobeny složením nektarových cukrů, které odpovídají preferenci ptačích opylovačů a tvorbou pachů spíše odpovídající preferenci hlodavců. Další přizpůsobení pro hlodavčí opylovače je ve stavbě květenství a výšce růstu (aby se hlodavci dostali ke květům nesmí být příliš vysoko nad zemí). U *M. sanguinea* při vyloučení jedné skupiny živočichů z opylování, nedošlo ke snížení pylu ve stigatech. To naznačuje, že rostlina je schopna přežít i při výskytu pouze jednoho druhu opylovače (Dellinger et al. 2019).

Zajímavým jevem je opylování hlodavci u rostliny *Mystroptalon thomii*. Rostlina je dobře přizpůsobena opylení jako většina rostlin, které popisují v této kapitole (hodně nektaru, stavba květu, vůně) a je také opylována různými druhy hlodavců. Avšak tato rostlina se dokáže rozmnožovat sama, bez zásahu živočichů. Při zamezení přístupu hlodavců k rostlinám, nedošlo ke snížení produkce semen rostlinami. Rostlina se dokáže rozmnožovat pomocí apomixie, což je způsob nepohlavního rozmnožování, ale zároveň si vyvinula prvky lákající hlodavce napomáhající pohlavnímu rozmnožování (Hobbhahn et al. 2017).

Melidonis & Peter (2015) zjistili, že *Protea foliosa* je na rozdíl od příkladů popsáných ve výše uvedených studiích, jediná rostlina opylována drobnými savci přes den. Primárně je opylována myší čtyřpruhou (*Rhodomys pumilio*) dále myší lamelozubou (*Otomys irroratus*), a bělozubkou (*Crociodura cyanea*). Eliminace kontaktu savců s květenstvím, vedlo k nulovému výskytu semen. K rostlinám byly nastraženy fotopasti, které zaznamenaly vysokou denní aktivitu hlavně myši čtyřpruhé. U myši čtyřpruhé nebylo zachyceno žádné destruktivní chování, které je potvrzeno ve vztahu k jiným druhům rostlin. V noci žádná aktivita živočichů u rostlin zaznamenána nebyla.

Dalším důkazem o opylování rostlin hlodavci a důležitosti vůně rostlin, byla popsána u chocholatice královské (*Eucomis regia*). Chocholatice se od svých příbuzných opylovaných hmyzem výrazně liší vůní květů, nikoli však jejich morfologií nebo barvou. Analýza spekter hmyzího vidění naznačuje, že květy celého rodu *Eucomis* jsou pro mnoho druhů hmyzu vizuálně nepřitažlivé a při lákání opylovačů se spoléhají především na vůni. Experimenty ukazují, že drobní savci jsou schopni lokalizovat květenství chocholatice pouze pomocí pachových signálů díky látce zvané methional, sloučenině síry, která je obsažena v pachu květů. Tato látka dodává lidskému nosu charakteristickou vůni podobnou vařenému bramboru a pro drobné savce je velmi atraktivní, naopak pro hmyz atraktivní není. Vyloučení drobných savců vedlo k velmi silnému poklesu produkce semen, což naznačuje závislost na těchto zvířatech při opylování (Wester et al. 2019).

Dalším drobným zemním savcem opylujícím rostliny, je bércoun kapský (*Elephantulus edwardii*), který je dnes známý, že je všežravý, ale především hmyzožravý. Působí jako opylovač *Hyobanche atropurpurea*. Bércouni intenzivně navštěvovali květy, aniž by je požírali nebo ničili. Při olizování nektaru se dotýkali pylových lusků a stigmat a zaprášili se pylem. Tato studie je prvním pozorováním opylovače z živočišné říše u *H. atropurpurea*, ale také prvním podrobnějším pozorováním u rodu *Hyobanche*. Tmavé, téměř černé květy *H. atropurpurea* jsou ve svém okolí nenápadné, často rostou pod keři nebo vypadají jako kameny či tmavý rostlinný materiál, např. větvičky nebo spálené pahýly. Květní vchod *H. atropurpurea* je štíhlý, zygomorfní (dorsiventrální bilaterální) a dlouhý trubkovitý tvar květů spolu s jejich vzpřímeným postavením nutí návštěvníky ke specifickému postoji, aby mohli vstoupit do květu a dosáhnout na nektar, čímž se opylují pylem a dotýkají se stigmatu na hřbetní straně hlavy/nosu (Wester 2011).

3.5 Hnízdění drobných zemních savců

Hnízda poskytují ochranu před predátory a nepříznivými podmínkami prostředí, jako jsou extrémní teploty, vítr a déšť. Dále také nabízejí bezpečná místa pro spaní a péči o mláďata. Výběr hnízdiště může být složitým procesem a je ovlivněn faktory jako konkurence živočichů stejného nebo jiného druhu, míra predace, dále je také ovlivněno nabídkou rostlin na stanovišti nebo fyzikálními charakteristikami jako je teplota a vlhkost v okolí hnízdiště (Schradin 2005).

Drobní zemní savci mění své prostředí poté, co se usadí ve vhodném biotopu. Působí na prostředí silnými fyzikálními změnami, ovlivňují dostupnost zdrojů, ovlivňují obsah živin v půdě a také množství a složení rostlin v okolí svých nor (Ewacha et al. 2016).

Stromy, nebo spíš části stromů (dutiny a zlomené vrcholy) a jejich materiály (větvě a kůra), jsou důležitými prvky pro stavbu hnízd mnoha druhů stromových hlodavců a ptáků. Jejich nedostatek může omezovat výskyt, přežívání a reprodukční úspěšnost druhů. Vývoj složitých strukturních prvků často trvá desítky let a je častější u velkých, starých stromů ve srovnání s mladými stromy (Linnell et al. 2018).

Úspěšné přezimování drobných savců v mírném a chladném podnebí vyžaduje určité adaptace. Existuje několik strategií, jak přežít nedostatek potravy a chlad. Nejrozšířenější strategií je stavba úkrytu. Dobře postavený suchý úkryt izoluje zvířata od drsných okolních podmínek, dále slouží jako zásobárna potravy a ochrana před predátory. Často jsou úkryty budovány z velkého množství rostlinného materiálu. Úspora energie, které lze dosáhnout stavbou hnízda, je považována za rozhodující pro přežití zimy (Szenczi et al. 2012).

Hraboš stromový (*Arborimus lognicaudus*) hnízdí v lesním porostu, živí se výhradně jehličím a větvičkami jehličnanů a k hnízdění využívá stromové substráty, včetně opuštěných hnízd jiných stromových druhů a je úzce spojen se starými lesy. V mladém lese, kde se hraboši moc nevyskytují, byly nainstalovány hnízdní plošiny. Po roce od instalace plošin došlo ke kontrole populace hrabošů, která byla 6x vyšší než před instalací plošin. Takový výsledek nám potvrzuje, důležitou roli starých lesů a stromových struktur, které se v mladých lesích nenachází (Linnell et al. 2018).

Briani et al. (2001) popsali hnízda křečka kellogova (*Oryzomys intermedius*) a křečka obojživelného (*Nectomys squamipes*). Oba druhy měli hnízda vejčitého tvaru ze suchého listí a trávy. Hnízda křečka obojživelného se nacházela v blízkosti vody, uvnitř padlých kmenů stromů. Hnízda druhého druhu křečka byla nalezena nejčastěji pod padlými kmeny stromů nebo v nich, ale nebyla nijak ovlivněna vzdáleností od vody. Dlouhodobé využívání hnízda bylo potvrzeno určením stárí rostlinného materiálu v hnízdě. Tato studie potvrzuje využívání stromového materiálu k hnízdním účelům.

Další výzkum zkoumal hnízdění dvou druhů hlodavců v oblasti růstu sukulentů v Africe. Jde o myš čtyřpruhou (*Rhabdomys pumilio*) a myš (*Otomys unisulcatus*). Preferovaným keřem pro oba druhy byl *Lycium cinerum*, pro myši *Otomys* byly hlavními důvody dřevnaté větve, ze kterých mohly stavět svá hnízda, a listy, které využívali jako potravu. Další výhodou těchto keřů je, že tvrdé větve je účinně chrání proti některým predátorům. Myši čtyřpruhé

obydlovaly i jiné keře, protože z keřů *L. cinerum* byly vyháněny, jelikož jsou menší než myši *O. unisulcatus*. V roce, kdy bylo v oblasti velké sucho a velmi malá populace *Otomys*, myši čtyřpruhé obsazovaly velká množství keřů *L. cinerum* a dokonce si i vystlaly hnízda, která tam zůstala z minulých let po *O. unisulcatus*. Myši si nevybíraly hnízdiště náhodně, ale zřejmě podle charakteristik, jako je druh keře, průměr keře a množství vegetačního pokryvu v okolí. Průměr keře je důležitý, protože může ovlivnit míru ochrany, kterou hnízdiště nabízí. Ačkoli tedy může být k dispozici mnoho keřů, jen několik z nich poskytuje dobrá hnízdiště, která představují omezený zdroj. (Schradin 2005).

U hrabošů prériových (*Microtus ochrogaster*) byly zkoumány vlivy různých faktorů prostředí na výběr místa ke hnízdění. Hraboši budují povrchová hnízda nebo podzemní systémy s několika norami vedoucími dolů do hnízdních komor. Podzemní hnízda jsou poměrně rozsáhlá a nacházejí se průměrně 12 cm pod povrchem. Kromě toho si hraboši stepní budují povrchové dráhy skrz vegetaci nebo v podrostu kolem hnízd, které umožňují rychlý pohyb nad zemí.

Největší vliv na výběr hnízdiště měla již vybudovaná hnízda z minulých let a zároveň kvalita vegetačního pokryvu stanoviště, protože pouze lokality s velmi vysokou kvalitou vegetace byly využívány dva roky po sobě. Hnízda z minulých let však nebyla hraboši využívána, ale hraboši se jim vyhýbali a hnízda jim pouze zabírala prostor, který nemohli využít. Prvním důvodem pro nevyužití již postavených hnízd je šance obsazení vajíčky parazitů, dále hromadění pachu po minulých obyvatelích a lákání predátorů na místa, kde již dříve byli úspěšní (Solomon et al. 2005).

Kuroe et al. (2007) zjišťovali preference a využití jednotlivých druhů rostlin při stavbě hnízda u myšky drobné (*Micromys minutus*). Jde o malého hlodavce, který tráví většinu života ve vysokých porostech a hnízda staví na stéblech trav. V oblasti výskytu myšky se nejčastěji nacházela ozdobnice čínská (*Miscanthus sinensis*), ozdobnice cukrová (*Miscanthus sacchariflorus*), rákos obecný (*Phragmites australis*) a *Carex confertiflora*. Na místech výskytu ozdobnice cukrové a rákosu obecného byla využívána pouze ozdobnice i přes fakt, že obě rostliny jsou podobně vysoké a mají podobné růstové procesy. Jediným rozdílem byla velikost listů, která byla větší u ozdobnice a myškám se z tohoto materiálu lépe staví úkryt. Celkově bylo nalezeno nejvíce hnízd v ozdobnici čínské, protože měla nejvyšší hustotu porostu, což myškám usnadňuje stavbu hnízd. Preference *C. confertiflora* byla prokázána pouze v prosinci, kdy byla jedinou rostlinou, která měla stále zelené a čerstvé listy

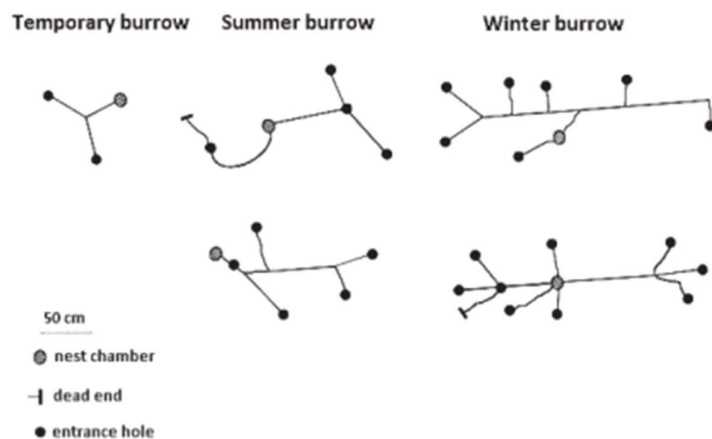
Další studie se zabývá vlivem hnízdního materiálu na fyzikální vlastnosti úkrytu u myši panonské (*Mus spicilegus*). Během podzimu myši staví kopečky. Ty se budují tak, že se rostlinný materiál nejprve shromáždí na hromadu a poté se zasype zeminou, čímž vznikne hromada s rostlinným materiálem na dně a zeminou na povrchu. Pod hromadou si myši vyhloubí jednu nebo dvě hnízdní komůrky, ve kterých přezimují. Výsledek studie ukázal že kopečky, ve kterých se nacházel rostlinný materiál, izoloval teplotu a vlhkost daleko lépe než kopečky postavené pouze ze zeminy. Rostliny zde fungují jako absorbenty vody a udržují půdu pod nimi suchou. Obsah vody zvyšuje tepelnou vodivost a přestup tepla výparem,

vlhkost biologických materiálů je nejdůležitější veličina určující termofyzikální vlastnosti. Udržování hnízda v suchu během zimy je tedy klíčové (Szenczi et al. 2012).

Zhang et al. (2003) zkoumali cokora čínské (Eospalax fontanierii), jakožto jediného býložravce žijícího pod povrchem, na náhorní tibetské plošině v Číně. Na první pohled nejnápadnější účinky cokorů na půdu jsou kopečky, které vytvářejí při rozšiřování a udržování svých tunelových systémů. Půda v kopcích vytvořených cokory se často liší tvrdostí, vlhkostí a obsahem organických látek, od okolní nenarušené půdy, což má negativní dlouhodobý vliv na růst rostlin. Výsledky studie ukazují, že nadzemní i podzemní biomasa, výška a pokryvnost vegetace na stanovišti obsazeném cokory, se během 10 let výrazně snížily. Růst a vývoj jednoděložných rostlin byl omezen a došlo ke snížení počtu rostlinných druhů a nižší druhové diverzitě rostlin.

Ewacha et al. (2016) pozorovali vliv tvorby nor veverek kapských (Xerus inauris), na vegetaci v Namibijské poušti. Aktivity veverek kapských při norování a hledání potravy ovlivňovaly pokryvnost a výšku rostlin v okolí jejich nor. Byla zjištěna zejména nižší pokryvnost rostlin u nor a nižší výška rostlin u nor. Snížení pokryvnosti i výšky vegetačního pokryvu bylo zapříčiněno hlavně obstaráváním potravy během brzkých ranních hodin a večerních hodin, dále také, proto aby zlepšily viditelnost na predátory.

Frček íránský (*Allactaga firouzi*) je druh z čeledi tarbíkovitých a vyskytuje se pouze na jedné lokalitě v Íránské poušti. Frček si vytváří 3 typy nor: letní, zimní a dočasné, typy jsou znázorněny na Obrázku 2. Nejjednodušším typem nory je nora dočasná, která slouží k úniku před predátory. Nora má několik vstupních otvorů. Zbylé 2 typy nor jsou mnohem více spletené a frček je využívá ke spánku. Pokud jde o výběr místa pro stavbu nory, frček preferuje místa s tvrdou půdou a řídkou vegetací. Ze studie Naderi et al. (2011) vyplývá preference ploch, odkrytých před plochami hustě pokrytými vegetací, což souvisí s ochranou před predátory. Stanoviště, kde není hustá vegetace, poskytuje možnosti lepšího a rychlejšího útěku do nor. Zároveň však mluvíme o čistě býložravém zástupci, takže nory musí mít ve své blízkosti i dostatečné množství vegetace, kde frček preferuje rostlinu *Anabasis aphylla*.



Obrázek 2 – Typy hnízd, které si Frček íránský staví (Naderi et al. 2011)

4 Závěr

Cílem mé práce bylo sepsat aktuální přehled vztahů mezi drobnými savci a vegetací, což si myslím, že jsem splnil a problematika je zde popsána celkem podrobně a zmiňuje množství interakcí.

Obecně lze říci, že vztah mezi vegetací a drobnými savci sahá i mimo jejich společenstva a ovlivňuje množství dalších živočichů včetně člověka nebo třeba půdy. Zároveň je ale nutné zmínit, že i do interakcí mezi drobnými savci a vegetací, zasahuje mnoho činitelů, mezi které se řadí jak lidé a další živočichové, tak třeba počasí, požáry nebo vodní útvary.

Interakce mezi rostlinami a drobnými savci jsme mohli v mé práci rozdělit na pozitivní pro obě skupiny nebo pozitivní pro jednu skupinu, kterou byli většinou hlodavci a negativní pro druhou, kam většinou spadaly rostliny. Do skupiny pozitivních interakcí jsme mohli zařadit rozptylování semen jak pomocí synzoochorie tak endozoochorie a s tím spojenou pomoc se zahrabáváním semen, odstraňování tvrdých obalů a poskytování celkově lepších podmínek ke klíčení. Zde všechna tyto pozitiva většinou převyšovala negativa požírání semen. Zároveň rostliny poskytovaly hlodavcům často úkryty před predátory. Dále jsme mohli do pozitivních interakcí zařadit opylování rostlin, kde bylo prokázáno, že určité druhy rostlin nejsou schopny přežít bez hlodavčího opylování. Zároveň hlodavci byli odměněni potravou ve formě nektaru.

Mezi interakce pozitivní pro drobné savce a negativní pro rostliny, byla hlavním bodem konzumace rostlin a celkové snižování biomasy. Zde se však také našlo pozitivum ve formě zvyšování druhové pestrosti rostlin, z důvodu, že hlodavci konzumovali pouze určité druhy rostlin a jiné mohly prosperovat. I přesto jsem nemohl zařadit tuto interakci mezi pozitivní pro obě strany, jelikož pro druhy konzumované, zde žádné pozitivum není. Zároveň zde můžeme zmínit využití rostlin jako hnízdního materiálu.

Hledal jsem i interakce, které jsou pozitivní pro rostliny a negativní pro drobné savce a jediné co se dá za tento vztah považovat a je zmíněno v mé práci je případ, kdy hlodavci roznesou a zahrabou semena, avšak je nezkonsumují a semeno vyklíčí. V tomto případě hlodavec vynaložil energii, která se mu nevrátila, a rostlině se povedlo úspěšně rozšířit.

Má práce dává možnost nahlédnout do tvorby ekosystémů pohledem, který ne každého napadne, že má tak velký vliv na biotop. Dále bych rád zmínil epizoochorii a kaliochorii, jakožto témata, kterým by určitě bylo dobré se věnovat více do hloubky a zjistit jejich význam na šíření rostlin.

5 Seznam literatury

Avenant N. 2011. The potential utility of rodents and other small mammals as indicators of ecosystem 'integrity' of South African grasslands. *Wildlife research* **38**: 626-639.

Balaguer-Romano R, Barea-Marquez A, Ocaña-Calahorro FJ, Gomez JM, Schupp EW Zhang J Casas RR. 2021. The potential role of synzoochory in the naturalization of almond tree. *Basic and applied ecology* **50**: 97-106.

Baldwin RA, Becchetti TA, Davy JS, Larsen RE, Mashiri FE, Meinerz R, Ozeran RK, Rao D. 2022. Estimating Reduction in Standing Crop Biomass from California Ground Squirrels in Central California Rangelands. *Rangeland ecology & management* **83**: 50-58.

Beck MJ, Wall SBV. 2010. Seed dispersal by scatter-hoarding rodents in arid environments. *Journal of ecology* **98**: 1300-1309.

Bengtson SA, Nilsson A, Rundgren S. 1989. Population-structure and dynamics of wood mouse *Apodemus sylvaticus* in Iceland. *Holarctic ecology* **12**: 351-368.

Berg L. 1996. Small-scale changes in the distribution of the dormouse *Muscardinus avellanarius* (Rodentia, Myoxidae) in relation to vegetation changes. *Mammalia* **60**: 211-216.

Biccard A, Midgley JJ. 2009. Rodent pollination in *protea nana*. *South african journal of botany* **75**: 720-725.

Bogdziewicz M, Crone EE, Zwolak R. 2019. Do benefits of seed dispersal and caching by scatterhoarders outweigh the cost of predation? An example with oaks and yellow-necked mice. *Journal of ecology* **108**: 1009-1018.

Bowman TRS, McMillan BR, St. Clair SB. 2017. Rodent herbivory differentially affects mortality rates of 14 native plant species with contrasting life history and growth form traits. *Oecologia* **185**: 465-473.

Briani DC, Vieira EM, Vieira MV. 2001. Nests and nesting sites of Brazilian forest rodents (*Nectomys squamipes* and *Oryzomys intermedius*) as revealed by a spool-and-line device. *Acta theriologica* **46**: 331-334.

Busch M, Knight C, Mazía CN, Hodara K, Muschetto E, Chaneton E. 2012. Rodent seed predation on tree invader species in grassland habitats of the inland Pampa. *Ecological Research* **27**: 369-376.

Campos CM, Peco B, Campos VE, Malo JE, Giannoni SM, Suárez F. 2008. Endozoochory by native and exotic herbivores in dry areas: consequences for germination and survival of *Prosopis* seeds. *Seed science research* **18**: 91-100.

Cazares E, Trappe JM. 1994. SPORE DISPERSAL OF ECTOMYCORRHIZAL FUNGI ON A GLACIER FOREFRONT BY MAMMAL MYCOPHAGY. *Mycologia* **86**: 507-510.

Clark CJ, Poulsen JR, Levey DJ, Osenberg CW, Pfister CA, DeAngelis DL. 2007. Are Plant Populations Seed Limited? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments. *The American naturalist* **170**: 128-142.

Cui C, Xie Y, Hua Y, Yang S, Yin B, Wei W. 2020. Brandt's vole (*Lasiopodomys brandtii*) affects its habitat quality by altering plant community composition. *Biologia* **75**: 1097-1104.

- Dellinger AS, Scheer LM, Artuso S, Fernandez-Fernaandez D, Sornoza F, Penneye DS, Tenhaken R, Dotterl S, Schonnenberger J. 2019. Bimodal pollination systems in andreaean melastomataceae involving birds, bats and rodents. *American naturalist* **194**: 104-116.
- Dylewski Ł, Ortega YK, Bogdziewicz M, Pearson DE. 2020. Seed size predicts global effects of small mammal seed predation on plant recruitment. *Ecology letters* **23**: 1024-1033.
- Edwards GR, Crawley MJ. 1999 Rodent seed predation and seedling recruitment in mesic grassland. *Oecologia* **118**: 288-296.
- Ewacha MVA, Kaapehi C, Waterman JM, Roth JD. 2016. Cape ground squirrels as ecosystem engineers: modifying habitat for plants, small mammals and beetles in Namib Desert grasslands. *African journal of ecology* **54**: 68-75.
- Fedriani JM, Calvo G, Delibes M, Ayllón D, Garrote PJ. 2020. The overlooked benefits of synzoochory: rodents rescue seeds from aborted fruits. *Ecosphere* (e03298)
DOI: [10.1002/ecs2.3298](https://doi.org/10.1002/ecs2.3298).
- Fedriani JM, Manzaneda AJ. 2005 Pre-and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behavioral ecology* **16**: 1016-1024.
- Frank JL, Barry S, Southworth D. 2006. Mammal mycophagy and dispersal of mycorrhizal inoculum in Oregon White Oak woodlands. *Northwest science* **80**: 267-273.
- Galiano D, Kubiak BB, Overbeck GE, de Freitas TRO. 2014. Effects of rodents on plant cover, soil hardness, and soil nutrient content: a case study on tuco-tucos (*Ctenomys minutus*). *Acta Theriologica* **59**: 583-587.
- García D, Obeso JR, Martínez I. 2005. Rodent seed predation promotes differential recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forests. *Oecologia* **144**: 435-446.
- Glass A, Eichholz MW. Habitat associations of small mammal communities in a restored prairie system in southern Illinois. *Journal of mammalogy* **102**: 789-801.
- Godó L, Valkó O, Borza S, Deák B. 2022. A global review on the role of small rodents and lagomorphs (clade Glires) in seed dispersal and plant establishment. *Global ecology and conservation*. (e01982) DOI: [10.1016/j.gecco.2021.e01982](https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01982).
- Gómez JM, Schupp EW, Jordano P. 2018. Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. *Biological reviews* **94**: 874-902.
- Hamilton BT, Roeder BL, Hatch KA, Eggett DL, Tingey D. 2015. Why is small mammal diversity higher in riparian areas than in uplands. *Journal of arid environments* **119**: 41-50.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford university press, Oxford New York.
- Heroldová M, Zejda J, Zapletal M, Obdržálková D, Jánová E, Bryja J, Tkadlec E. 2004. Importance of winter rape for small rodents. *Plant soil environ* **50**: 175-181.
- Heske EJ, Brown JH, Guo Q. 1993. Effects of kangaroo rat exclusion on vegetation structure and plant species diversity in the Chihuahuan Desert. *Oecologia* **95**: 520-524.
- Hobbhahn N, Steenhuisen SL, Olsen T, Midgley JJ, Johnson SD. 2017. Pollination and breeding system of the enigmatic South African parasitic plant *Mystropetalon thomii* (Mystropetalaceae): rodents welcome, but not needed. *Plant biology* **19**: 775-786.

- Horncastle VJ, Hellgren EC, Mayer PM, Ganguli AC, Engle DM, Leslie DM. 2005. Implications of invasion by *Juniperus virginiana* on small mammals in the southern great plains. *Journal of mammalogy* **86**: 1144-1155.
- Howe HF, Zorn-Arnold B, Sullivan A, Brown JS. 2006. Massive and distinctive effects of meadow voles on grassland vegetation. *Ecology* **87**: 3007-3013.
- Huang Z, Wang Y, Zhang H, Wu F, Zhang Z. 2011. Behavioural responses of sympatric rodents to complete pilferage. *Animal behaviour* **81**: 831-836.
- Chen Q, Tomlinson KV, Cao L, Wang B. 2017. Effects of fragmentation on the seed predation and dispersal by rodents differ among species with different seed size. *Integrative zoology* **12**: 468-476.
- Iluz D. 2010. Zoochory: The Dispersal Of Plants By Animals. Pages 199-214 in Dubinsky, Z., Seckbach, J, editors. *All Flesh Is Grass. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, vol 16. Springer, Dordrecht.
- Janos DP, Sahley CT. 1995. Rodent dispersal of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Peru. *Ecology* **76**: 1852-1858.
- Jedrzejewski W, Jedrzejewska B. 1996. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the palearctic. *Acta theriologica* **41**: 1-34.
- Johnson CM, Pauw A. 2014. Adaptation for rodent pollination in *Leucospermum arenarium* (Proteaceae) despite rapid pollen loss during grooming. *Annals of botany* **113**: 931-938.
- Johnson SD, Pauw A, Midgley J. 2001. Rodent pollination in the African lily *Massonia depressa* (Hyacinthaceae). *American journal of botany* **88**: 1768-1773.
- Kleizen C, Midgley J, Johnson SD. 2008. Pollination Systems of Colchicum (Colchicaceae) in Southern Africa: Evidence for Rodent Pollination. *Annals of botany* **102**: 747-755.
- Kuroe M, Ohori S, Takatsuki S, Miyashita T. 2007. Nest-site selection by the harvest mouse *Micromys minutus* in seasonally changing environments. *Acta theriologica* **52**: 355-360.
- Lessa LG, Paula CS, Pessoa RS. 2019. Food habits and endozoochorous seed dispersal by small rodents (Cricetidae and Echimyidae) in a riparian forest in southeastern Brazil. *Neotropical Biology and conservation* **14**: 349-359.
- Letten AD, Midgley JJ. 2009. Rodent pollination in cape legume *liparia parva*. *Austral ecology* **34**: 233-236.
- Linnell MA, Lesmeister DB, Bailey JD, Forsman ED, Swingle JK. 2018. Response of arboreal rodents to increased availability of nest substrates in young forests. *Journal of mammalogy* **99**: 1174-1182.
- Loggins AA, Monadjem A, Kruger LM, Reichert BE, McCleery RA. 2019. Vegetation structure shapes small mammal communities in African savannas. *Journal of mammalogy* **100**: 1243-1252.
- Mack RN. 1996. Biotic barriers to plant naturalization. *Proceedings of the IX international symposium on biological control of weeds*: 39-46.

- Maron JL, Vilá M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* **95**: 361-373.
- Matlack RS, Kaufman DW, Kaufman GA. 2008. Influence of woody vegetation on small mammals in tallgrass prairie. *American midland naturalist* **160**: 7-19.
- Melidonis CA, Peter CI. 2015. Diurnal pollination, primarily by a single species of rodent, documented in *Protea foliosa* using modified camera traps. *South african journal of botany* **97**: 9-15.
- Mittelbach GG, Gross KL. 1984. EXPERIMENTAL STUDIES OF SEED PREDATION IN OLD-FIELDS. *Oecologia* **65**: 7-13.
- Mittelman P, Dracxler CM, Santos-Coutinho PRO, Pires AS. 2021. Sowing forests: a synthesis of seed dispersal and predation by agoutis and their influence on plant communities. *Biological reviews* **96**: 2425-2445.
- Monamy V, Fox BJ. 2010. Responses of two species of heathland rodents to habitat manipulation: Vegetation density thresholds and the habitat accommodation model. *Austral Ecology* **35**: 334-347.
- Naderi G, Hemami MR, Mohammadi S, Riazi B, Karami M, Kaboli M, Alesheikh AA. 2011. Effect of vegetation and soil conditions on burrow structure and site selection of rare desert rodent-iranian jerboa (*allactaga firouzi*). *Polish journal of ecology* **59**: 403-411.
- Pascual J, Alberti J, Daleo P, Iribarne O. 2017. Herbivory and trampling by small mammals modify soil properties and plant assemblages. *Journal of vegetation science* **28**: 1028-1035.
- Pearson DE, Callaway RM, Maron JL. 2011. Biotic resistance via granivory: establishment by invasive, naturalized and native asters reflects generalist preference. *Ecology* **92**: 1748-1757.
- Pearson DE, Hierro JL, Chiuffo M, Villarreal D. 2014. Rodent seed predation as a biotic filter influencing exotic plant abundance and distribution. *Biological invasions* **16**: 1185-1196.
- Reeder BJ, Wilson MT. 2005. Hemoglobin and Myoglobin Associated Oxidative Stress: from Molecular Mechanisms to Disease States. *Current medicinal chemistry* **12**: 2741-2751.
- Schradin C. 2005. Nest-site competition in two diurnal rodents from the succulent karoo of South Africa. *Journal of mammalogy* **86**: 757-762.
- Schweiger EW, Diffendorfer JE, Holt RD, Pierotti M, Gaines MS. 2000. The interaction of habitat fragmentation, plant and small mammal succession in an old field. *Ecological*
- Simberloff D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**: 81-102.
- Solomon NG, Christiansen AM, Lin YK, Hayes LD. 2005. Factors Affecting Nest Location of Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of mammalogy* **86**: 555-560.
- Steele MA, Yi X. 2020. Squirrel-Seed Interactions: The Evolutionary Strategies and Impact of Squirrels as Both Seed Predators and Seed Dispersers. *Frontiers in Ecology and Evolution* **8**: 259.

- Szenczi P, Kopsco D, Banszegi O, Altbacker V. 2012. The contribution of the vegetable material layer to the insulation capacities and water proofing of artificial *Mus spicilegus* mounds. *Mammalian biology* **77**: 327-331.
- Thomas SM, Soka GE, Mulungu LS. 2022. Influence of vegetation structure, seasonality, and soil properties on rodent diversi community assemblages in west Mount Kilimanjaro, Tanzania. *Ecology and evolution* (e9211) DOI: 10.1002/ece3.9211.
- Thompson CM, Gese EM. 2013. Influence of vegetation structure on the small mammal community in a shortgrass prairie ekosystem. *Acta theriologica* **58**: 55-61.
- Tchabovsky AV, Krasnov BR. 2002. Spartial distribution of *psammomys obesus* (Rodentia, Gerbillinae) in relation to vegetation in the Negev desert of Israel. *Mammalia* **66**: 361-368.
- Turner RC, Midgley JJ, Johnson SD. 2011. Evidence for rodent pollination in *Erica hanekomii* (Ericaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **166**: 163-170.
- Unnsteinsdottir ER, Hersteinsson P. 2011. Effects of contrasting habitats on population parameters and diet of *apodemus sylvaticus* (Rodentia) in south-western Iceland. *Mammalia* **75**: 13-21.
- Velho N, Isvaran K, Datta A. 2012. Rodent seed predation: effects on seed survival, recruitment, abundance, and dispersion of bird-dispersed tropical trees. *Oecologia* **169**: 995-1004.
- Vernes K, Dunn L. 2009. Mammal mycophagy and fungal-spore dispersal across a steep environmental gradient in eastern Australia. *Austral Ecology* **34**: 69-76.
- Wall SBV. 2010. How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical transactions of the royal society b-biological sciences* **365**: 989-997.
- Wall SBV, Borchert MI, Gworek JR. 2006. Secondary dispersal of bigcone Douglas-fir (*Pseudotsuga macrocarpa*) seeds. *Acta oecologica-international journal of ecology* **30**:100-106.
- Wang B, Corlett TR. 2017. Scatter-hoarding rodents select different caching habitats for seeds with different traits. *Ecosphere* (e01774) DOI: [10.1002/ecs2.1774](https://doi.org/10.1002/ecs2.1774).
- Wang Z, Wang B, Yi X, Yan Ch, Cao L, Zhang Z. 2018. Scatter-hoarding rodents are better pilferers than larder-hoarders. *Animal behaviour* **141**: 151-159.
- Wang ZY, Wang B, Yi XF, Yan C, Zhang ZB, Cao L. 2019. Re-caching behaviour of rodents improves seed dispersal effectiveness: Evidence from seedling establishment. *Forest ecology and management* **444**: 207-213.
- Weltzin JF, Archer S, Heitschmidt RK. 1997. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate Savanna. *Ecology* **78**: 751-763.
- Wester P. 2011. Nectar feeding by the Cape rock elephant-shrew *Elephantulus edwardii* (Macroscelidea) — A primarily insectivorous mammal pollinates the parasite *Hyobanche atropurpurea* (Orobanchaceae). *Flora* **206**: 997-1001.
- Wester P, Johnson SD, Pauw A. 2019. Scent chemistry is key in the evolutionary transition between insect and mammal pollination in African pineapple lilies. *New phytologist* **222**: 1624-1637.

Williamson MH, Fitter A. 1996. The characters of successful invaders. *Biological conservation* **78**: 163-170.

Wróbel A, Zwolak R. 2017. Deciphering the effects of disperser assemblages and seed mass on patterns of seed dispersal in a rodent community. *Integrative zoology* **12**: 457-467.

Yang Y, Zhang Y, Deng Y, Yi X. 2019. Endozoochory by granivorous rodents in seed dispersal of green fruits. *Canadian journal of zoology* **97**: 42-49.

Yi X, Wang Z, Liu Ch, Liu G. 2015. Seed trait and rodent species determine seed dispersal and predation: evidences from semi-natural enclosures. *iForest - Biogeosciences and Forestry* **8**: 207-213.

Yi X, Yang Y, Zhang M. 2019. Cache placement near nests by a multiple-prey loader, the Siberian chipmunk. *Animal Behaviour* **155**: 1-8.

Zaharick J, Beck H, Beauchamp V. 2015. An Experimental Test of Epi- and Endozoochory of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Spores by Small Mammals in a Maryland Forest. *Northeastern Naturalist* **22**: 163-177.

Zhang YM, Zhang ZB, Liu JK. 2003. Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal review* **33**: 284-294.

6 Samostatné přílohy:

Obrázek 1:

Robin AN, Jacobs LF. 2022. The socioeconomics of food hoarding in wild squirrels. *Current opinion in behavioral sciences* **45**: 101139.

Obrázek 2:

Naderi G, Hemami MR, Mohammadi S, Riazi B, Karami M, Kaboli M, Alesheikh AA. 2011. Effect of vegetation and soil conditions on burrow structure and site selection of rare desert rodent-iranian jerboa (*allactaga frouzi*). *Polish journal of ecology* **59**: 403-411.