

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE



Ovlivňují mravenci koexistenci trsnatých a výběžkatých
klonálních rostlin?

Do ants affect the coexistence of sprouters and tussock plants?

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša, Ph.D.

Autor: Bc. Jakub Polák

2017

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Jakub Polák

Aplikovaná ekologie

Název práce

Ovlivňují mravenci koexistenci trsnatých a výběžkatých klonálních rostlin?

Název anglicky

Do ants affect the coexistence of sprouters and tussock plants?

Cíle práce

Zjistit, zda aktivita mravenců v modelovém rostlinném společenstvu ovlivňuje úspěšnost výběžkatých a trsnatých druhů rostlin.

Hypotéza: Mravenci snižují konkurenční sílu trsnatých druhů a podporují šíření druhů výběžkatých.

Metodika

V první části práce zpracovat literární rešerši o vztazích mezi trsnatými a výběžkatými druhy rostlin ve společenstvech. Popsat působení mravenců na rostlinná společenstva. Ve druhé části vyhodnotit data získaná z probíhajícího zahradního experimentu.

Doporučený rozsah práce

30 stran

Klíčová slova

Calamagrostis canescens, *Deschampsia caespitosa*, *Carex elongata*, zahradní experiment, mezidruhové vztahy

Doporučené zdroje informací

- Benot, M. L., Bittebiere, A. K., Ernoult, A., Clément, B., & Mony, C. (2013). Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *Journal of Ecology*, 101(3), 626-636.
- Benot, M. L., Mony, C., Lepš, J., Penet, L., & Bonis, A. (2013). Are clonal traits and their response to defoliation good predictors of grazing resistance? *Botany*, 91(2), 62-68.
- Saiz, H., Bittebiere, A. K., Benot, M. L., Jung, V., & Mony, C. (2016). Understanding clonal plant competition for space over time: a fine-scale spatial approach based on experimental communities. *Journal of Vegetation Science*.

Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 21. 2. 2017

Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 23. 2. 2017

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 01. 03. 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou diplomovou práci na téma „Ovlivňují mravenci koexistenci trsnatých a výběžkatých klonálních rostlin?“ vypracoval samostatně, a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

V Praze 12.4.2017

Poděkování: Rád bych poděkoval vedoucímu své práce Ing. Janu Doudovi, Ph.D. za modelaci založeného manipulačního experimentu, jeho trpělivost, ochotu, připomínky a cenné rady, které mi poskytl při psaní této práce. Zejména bych chtěl však poděkovat svým rodičům za poskytnutí prostoru pro experiment, za pomoc při jeho realizaci, a jejich nekonečnou podporu po celou dobu mého studia.

Abstrakt

Koexistence rostlin v rostlinných společenstvech je ovlivňována řadou faktorů, přičemž mezidruhové interakce patří mezi nejvýznamnějších. Byl zrealizován experiment s cílem zjistit, jakým způsobem ovlivňují mravenci koexistenci trsnatých rostlin druhu *Deschampsia cespitosa* a *Carex elongata* s výběžkatým druhem *Calamagrostis canescens*. Analýzou získaných dat bylo prokázáno, že mravenci druhu *Lasius niger* mají v součinnosti se mšicemi výrazný negativní vliv na rostliny *Carex elongata*. Rostliny druhu *Carex elongata* zasažené činností mravenců vykazovaly nižší absolutní přírůstky, produkovaly méně biomasy a semen. Snížením kompetičních schopností jindy konkurenčně silného druhu *Carex elongata* byly nepřímo zvýhodněny rostliny *Deschampsia cespitosa* a kompetičně slabé rostliny *Calamagrostis canescens*. Mravenci měli vliv na dynamiku modelového rostlinného společenstva a ovlivnili tak koexistenci přítomných trsnatých a výběžkatých rostlin.

Klíčová slova: *Calamagrostis canescens*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex elongata*, zahradní experiment, mezidruhové vztahy

Abstrakt

Coexistence of plants in plant communities is affected by many factors, and interspecific interactions are among the most important. In this study, I realized an experiment to determine how ants affect the coexistence of sprouter plant species *Calamagrostis canescens* with tussock plant species *Carex elongata* and *Deschampsia cespitosa*. Analyses of the experimental data has shown that the presence of ant species *Lasius niger* have a significant negative impact on the *Carex elongata* also due to ant mutualistic relationship with the aphids. *Carex elongata* affected by the activities of ants showed lower absolute growth, produce less biomass and seeds. This decreased competition abilities otherwise competitively strong *Carex elongata* and indirectly favoured plants of *Deschampsia cespitosa* and competitively weak plants of *Calamagrostis canescens*. Ants had an impact on the dynamic of the model plant community. Hence, they are able to influence the coexistence of sprouters and tussock plant species in communities of clonal plants.

Keywords: *Calamagrostis canescens*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex elongata*, garden experiment, interspecific relationships

Obsah

1. Úvod.....	8
2. Literární rešerše	9
2.1 Ekologické vlastnosti klonálních rostlin.....	9
2.2 Prostorové uspořádání klonálních rostlin	13
2.3 Interakce mravenců a rostlinných společenstev	17
3. Cíle práce	20
4. Metodika	21
4.1 Struktura experimentu	21
4.2 Realizace experimentu	21
4.3 Sběr dat	24
4.4 Analýza	24
5. Výsledky	26
5.1 Sezona č. 1	26
5.2 Sezona č. 2	29
5.3 Sezona č. 3	31
5.4 Hmotnost biomasy a semen	33
5.5 Kořenový systém.....	34
6. Diskuze	35
7. Závěr.....	38
8. Použitá literatura	39
9. Seznam obrázků	51
10. Přílohy	52
10.1 Příloha č. 1: Rozložení nádob pod zastiňovací konstrukcí	52
10.2 Příloha č. 2: Porovnání počtu podzemních výhonků <i>Calamagrostis canescens</i> v nádobách s činností mravenců a bez činnosti mravenců	53

1. Úvod

Klonální integrace vegetativně se rozmnožujících rostlin je významným faktorem ovlivňujícím rostlinná společenstva. Klonálně propojené rostliny dokáží efektivněji čerpat zdroje, a vyrovnávat se tak s heterogenitou prostředí, lépe snášet disturbance a stres, mají lepší kompetiční schopnosti, mají vliv na biodiverzitu a produktivitu rostlinných společenstev (Gough a kol. 2002; Yu a kol. 2002; Dong a kol., 2007; Dong 2011; Xie a kol., 2014; Liu a kol. 2016).

Vedle klonální integrace je významnou složkou rostlinných společenstev také tvorba prostorového uspořádání, která je ovlivňována mnoha faktory jako jsou například heterogenita prostředí, biotické interakce, schopnost šíření semen a klonální růst (Nathan a Müller-Landau 2000, Levine a Murrell 2003; Svensson a kol. 2005; Barbier a kol. 2008; Jongejans a kol. 2010). Koexistence druhů a interakce, které ji určují, jsou výsledkem různých mechanismů (Wilson 2011), přičemž důležitým faktorem majícím vliv na prostorové uspořádání rostlinných společenstev jsou růstové formy klonálních rostlin phalanx a guerrilla (Lovett-Doust 1981; Cheplick 1997).

Do rostlinných interakcí ovšem vstupují také živočichové, kteří tvoří s rostlinami hustou síť mezidruhových vztahů (Lewinsohn a Cagnolo 2012; Chamberlain a kol. 2014). Jednou z nejrozšířenějších a nejvýznamnějších interakcí rostlin a živočichů je spolupráce rostlin a mravenců (Rico-Gray a Oliveira 2007; Christianini a Oliveira 2009; Trager a kol. 2010; Ibarra-Isassi a Sendoya 2016).

Cílem této diplomové práce je prokázat pomocí zahradního experimentu, že mravenci mohou ovlivňovat konkurenčně schopnější druhy rostlin s růstovou strategií phalanx *Deschampsia cespitosa* a *Carex elongata*, snižovat jejich fitness a umožnit tak jejich soužití s konkurenčně slabším výběžkatým druhem s růstovou strategií guerrilla *Calamagrostis canescens* bez jeho postupného vyloučení ze společenstva.

2. Literární rešerše

2.1 Ekologické vlastnosti klonálních rostlin

Modularita se vyskytuje téměř u všech druhů cévnatých rostlin. Rostliny tedy mohou být považovány za jakési seskupení mnoha modulů, díky nimž jsou schopny vegetativního rozmnožování (de Kroon a kol. 2005). Rostliny, které jsou schopné spontánní multiplikace a produkují tak potenciálně nezávislé potomstvo vegetativním rozmnožováním jsou označovány jako klonální (Mogie a Hutchings 1990; Dong 1996; de Kroon a van Groenendael 1997). Klonálně vytvořené výhonky jsou odborně označovány jako “ramety“. Rostlina tvořená z ramet je potom označována jako “geneta“ (Harper 1977; Bell 1984). Ramety, které spolu tvoří genetou se vyvinuly z jedné zygoty, a mají tak stejný genotyp (Clarke 2012). Každá rameta má potenciál přežít samostatně bez spojení s mateční rostlinou (genetou) a provádět veškeré biologické funkce nezávisle. Jednotlivé ramety jsou za normálních okolností propojeny horizontálními oddenky, pomocí kterých mezi nimi dochází k transportu zdrojů, hormonů, produktů fotosyntézy a sekundárních metabolitů (Dong 2011). Díky těmto vlastnostem překonávají klonální rostliny rozdíly v dostupnosti živin, či přítomnost jiných stresujících faktorů daných heterogenitou prostředí (Dong 2011).

Jak uvádí Magyar a kol. (2007) přizpůsobení se heterogenitě prostředí je jedním z hlavních problémů, který musí rostliny řešit. Jednotlivé ramety rostlin, které jsou propojené horizontálními oddenky se tak často nachází na odlišném stanovišti oproti mateční rostlině. Některé ramety mohou být tedy umístěny na mikrostanovišti, kde je dostatek zdrojů, a kde nepůsobí žádný stresor, zatímco jiné ramety vycházející ze stejné genety mohou růst na mikrostanovišti s nedostatkem zdrojů vystaveny různým disturbancím a stresům. V tomto případě dochází k interakcím mezi rametami, kdy v rámci přemísťování zdrojů či sdílení informací, mohou ramety nacházející se na výhodnějším stanovišti pomoci rametám, které rostou na živinově chudém stanovišti. Prodlouží tak jejich životnost, zvýší jejich odolnost vůči stresu a narušení, což vede ke zvýšení produkce znevýhodněných ramet, a někdy i celé rostliny (Song a kol. 2013).

Například u klonálních rostlin rostoucích na okraji lesa je často pozorována negativní korelace mezi světelnými a půdními podmínkami. Některé ramety rostou na mikrostanovišti s vysokou intenzitou světla a nízkou dostupností živin ve spojení s rametami rostoucími na mikrostanovišti s nízkou intenzitou světla a dobrou

dostupností živin a vzájemně sdílí limitující zdroje. Tato distribuce se označuje jako „reciprocal patchiness of resources (RPR)“ (Alpert a Stuefer 1997; Yu a kol. 2002). Vzhledem k tomu, že je nejméně nákladné čerpat zdroje, které jsou hojné, specializují se rostliny využívající RPR distribuci právě na tyto zdroje (Hutchings a kol. 1997), a doplňkové zdroje jsou potom získávány pomocí klonálního propojení (van Kleunen a Stuefer 1999). Díky této výměně získá geneta každý lokálně dostupný zdroj v maximální možné míře. Stuefer (1998) nazývá tento vztah vzájemně propojených ramet jako „division of labor induced by environments“, což lze volně přeložit jako „dělbna práce vyvolaná prostředím“ a vyskytuje se pouze u propojených ramet klonálních rostlin.

Dalším typem interakce jednotlivých oddenků klonálních rostlin je rozdělení činnosti různověkých ramet (Stuefer 1998). Tento vztah je pozorován především u druhů schopných tvořit velké klonální fragmenty na živinově chudých půdách (Jonsson a kol. 1996; Jónsdóttir a Watson 1997). V případě, že některé staré nadzemní výhonky odumřou, jejich rozvinutý kořenový systém zůstává aktivní, a je využíván připojenými mladými rametami, které se specializují zejména na zachycení světla a jejichž kořeny ještě nejsou dostatečně vyvinuty (Stuefer 1998).

Významnou ekologickou adaptací klonálních rostlin na heterogenitu prostředí, je schopnost vyhledání zdrojů a následná morfoloická transformace. Tato vlastnost je dobře pozorovatelná u druhu *Glechoma hederacea* a dalších druhů jako jsou například *Ranunculus repens*, *Trifolium repens* a *Solidago canadensis* (Harper 1983; Hartnett a Bazzaz 1983). Jedná se o schopnost vyhledat hlavní zdroje, a pak přizpůsobit směr růstu a morfoloii výhonků. Rostliny přizpůsobují délku výhonků, jejich hustotu i jejich tvar (např. *Glechoma hederacea* na místech s lepší dostupností světla zkracuje délku internodií, více se větví a vytváří větší množství listů) a to zejména v reakci na dostupnost světla (Xie a kol. 2014).

Klonální integrace významně přispívá ke vzniku nových ramet, což vede ke vzniku genet nebo klonálních fragmentů složených z velkého počtu vzájemně propojených ramet. Vzhledem k tomu, že každá rameta je potenciálně plně funkční jedinec, geneta nebo klonální fragment může být viděn jako samostatná populace. Toto soužití však může mít negativní důsledky, z důvodu vnitrodruhové konkurence na lokální úrovni jednotlivých ramet. Bylo prokázáno, že vzájemně propojené páry ramet

dokáží upravit svůj kořenový systém tak, aby nedocházelo k prostorové konkurenci (Holzapfel a Alpert 2003).

Dalšími významnými ekologickými vlastnostmi vyvolanými klonální integrací jsou, vyrovnávání zhoršené dostupnosti zdrojů v heterogenním prostředí, odolávání disturbancím a stresu, zvýšení kompetičních schopností, ovlivnění biodiverzity a produktivity společenstev a posílení invazních schopností rostlin (Liu a kol. 2016).

Vzhledem k tomu, že propojené ramety klonálních druhů rostlin tvořících genet se často nacházejí na různých mikrostanovištích, je zde přítomný gradient kvality zdrojů (Dong a kol. 2007). Jak už bylo zmíněno výše, zdroje získané výhonky rostoucími na příznivém stanovišti mohou být transportovány do ramet rostoucích na stanovišti, kde jsou zdroje omezené, a to díky klonální integraci. Klonální integrace tedy zmírňuje lokální nedostatek zdrojů pro ramety na chudých stanovištích (Hutchings a Wijesinghe 1997). V takovém případě mají ramety rostoucí na chudých stanovištích přímý prospěch z transportu zdrojů, které jim chybí. Na druhé straně, ramety rostoucí na bohatším stanovišti mohou do určité míry vykazovat ztráty v důsledku exportu jimi získaných zdrojů. Bylo například prokázáno, že se biomasa ramet, počet nově vytvářených ramet i produkce semen *Hydrocotyle bonariensis* při nízké dostupnosti dusíku výrazně zvýšila díky propojení s rametami nacházejícími se na stanovišti s dobrou dostupností dusíku. Ačkoliv došlo ke snížení klonálního růstu a množení ramet na dusíkově bohatším stanovišti, celkový přínos spojení byl významnější než náklady na transport živin (Evans 1988). Bylo prokázáno, že klonální integrace zmírňuje důsledky nerovnoměrné distribuce zdrojů v prostředí, jako je nedostatečné světlo, vyčerpání živin a nedostatek vody (Dong a Alaten 1999; Alpert a kol. 2003). Klonální integraci tak lze považovat za jednoznačnou výhodu při adaptaci na podmínky prostředí v rámci čerpání zdrojů (Magyar a kol. 2007).

Kromě nerovnoměrného rozložení zdrojů, mohou klonální rostliny trpět také vlivem různých biotických a abiotických stresů vyvolaných disturbancí, tedy změnou podmínek prostředí, které narušují ekosystémy, společenstva a jejich strukturu (Pickett a White 1985). I v tomto případě se ukázala klonální integrace jako výhoda. Například na písčitých pastvinách v Mongolsku, kde jsou rostliny vystaveny častému zavátí pískem a větrné erozi bylo po sérii experimentů prokázáno, že některé druhy rostlin jako např. *Potentilla villosa*, *Hedysarum laeve* a *Potentilla anserina*

dokáží v těchto podmínkách úspěšně přežívat díky klonálnímu propojení (Yu a kol. 2001, 2004, 2008; Liu F. H. a kol. 2006). Klonální integrace může fungovat jako kompenzační mechanismus i v případě pastvy, jak prokázal Liu a kol. (2009).

Vzhledem k tomu, že díky klonální integraci dokáží vegetativně se šířící rostliny efektivněji čerpat zdroje, lze předpokládat i lepší kompetiční schopnosti oproti neklonálním rostlinám (de Kroon a van Groenendael 1997; Yu a kol. 2010). Tato teorie nicméně ve většině případů nebyla přesvědčivě prokázána. Klonální integrace je výhodná spíše z hlediska čerpání zdrojů a odolnosti vůči disturbancím, než z hlediska zvýšení konkurenceschopnosti (Peltzer 2002; Yu a kol. 2002, 2004, 2009; Zuidema a kol. 2007). Jak ovšem prokázal Wang a kol. (2011) je klonální propojení výhodou v obraně proti invazním druhům. V experimentu, který uskutečnil Harnett a Bazzaz (1985) bylo také zjištěno, že propojené ramety *Solidago canadensis* vykazují rovnoměrný růst nových výhonků, zatímco oddělené ramety vykazovaly velké rozdíly v přírůstcích, pokud rostly v sousedství s jinými druhy, které na ně vyvíjely konkurenční tlak. Význam klonální integrace z hlediska invazních schopností rostlin dokládá také fakt, že existuje velký počet invazivních druhů rostlin, které jsou schopné velmi rychlého vegetativního rozmnožování, což přispívá k jejich šíření (Liu a kol. 2006; Yu a kol. 2009). Bylo prokázáno, že propojení ramet zvyšuje invazivní schopnosti rostlin (Aguilera a kol. 2010; Roiloa a kol. 2010, 2014). To dokazuje ve studii např. Song a kol. (2013), který uvádí, že klonální rostliny využívající propojení ramet k lepšímu čerpání zdrojů byly více invazivní.

Obecně však nelze říci, že má klonální integrace významný vliv na konkurenční schopnosti klonálních rostlin, je však pravděpodobné, že jsou tyto vlastnosti druhově specifické a silně závislé na okolních podmínkách. Je-li klonální rostlina vystavena konkurenčnímu tlaku, zvýší rychlost růstu a efektivněji obsadí okolní mikrostanoviště, než aby došlo k přímému kontaktu a následnému konkurenčnímu boji (Liu 2016).

Klonální integrace má také vliv na diverzitu společenstev. Prostorová heterogenita půdních zdrojů může usnadnit koexistenci specializovaných druhů a zvýšit tak druhovou diverzitu společenstva (MacArthur 1984). Nicméně klonální rostliny, zejména ty, které se rychle šíří, mají schopnost potlačit tuto heterogenitu čerpáním zdrojů pomocí sítě propojených ramet (Gough a kol. 2002) a lze tak

předpokládat, že narušují pozitivní vliv heterogenity zdrojů na druhovou bohatost. To potvrzuje ve svém pokusu Eilts a kol. (2011), který potvrdil, že klonálně propojené rostliny mají velmi negativní vliv na druhovou diverzitu.

2.2 Prostorové uspořádání klonálních rostlin

Způsob, jakým se vytvářejí prostorové vzory rostlin a jaký mají tyto vzory vliv na dynamiku rostlinných společenstev je často kladená otázka, kterou se ve své studii zabýval již Watt v roce 1947 (Watt 1947). Tato otázka je stále aktuální. Prostorové uspořádání rostlin lze vnímat jako komplexní výsledek řady událostí a faktorů, které mají vliv na jejich růst. Bylo prokázáno, že prostorové uspořádání je ovlivňováno heterogenitou prostředí, biotickými interakcemi, schopností šíření semen a klonálním růstem (Jongejans a kol. 2010; Bolker a kol. 2003; Barbier a kol. 2008; Nathan a Müller-Laau 2000; Levine a Murrell 2003; Herben a Hara 2003; Svensson a kol. 2005). Nicméně jak uvádí Krahulec (1991) je vcelku obtížné rozlišit kombinace biotických a abiotických faktorů, které tyto prostorové vzory utvářejí.

Tvorba nenáhodných prostorových vzorů rostlin, a zejména potom jejich „patchiness“ („ploškovitost“) může podporovat druhovou koexistenci prostřednictvím několika mechanismů, které popsal Wilson (2011) a rozdělil je na stabilizační a vyrovnávací. Stabilizační mechanismy působí v rámci soužití druhů na určité ploše tehdy, je-li jeden z druhů přítomen v menším množství, oproti k jinému druhu, který na něj může působit větším konkurenčním tlakem. V těchto případech potom dochází ke spuštění některého ze stabilizačních mechanismů, který svým působením na početně a konkurenčně silnější druhy stabilizuje společenstvo, aby nedošlo ke konkurenčnímu vyloučení slabších a vzácnějších druhů. Umožní tak konkurenčně slabším druhům jistý růst populace a zlepšení konkurenčních schopností. Působení stabilizačních mechanismů zlepšujících podmínky pro konkurenčně slabší a vzácnější druhy na úkor hlavního konkurenta se označuje jako princip *increase-when-rare*, který lze považovat za hlavní indikátor, chceme-li určit, zda se jedná o stabilizační mechanismus (Wilson 2011). Typickým příkladem stabilizačního mechanismu je niková segregace. Tento mechanismus se uplatňuje především v rámci druhů, které mezi sebou soutěží o životní prostor (Connell 1980). Základem soužití druhů je v tomto případě jejich specializace na různé stanovištní podmínky jako například typ půdy, hloubka půdy, přítomnost spásáčů, či dostupnost různých živin. Je-li každý

z druhů vyskytujících se na určitém stanovišti lepší než jeho konkurent v jiném rozsahu takovýchto podmínek prostředí, budou moci konkurenční druhy koexistovat vedle sebe. Jsou tedy přítomny odlišné limitující faktory, které umožňují soužití konkurenčních druhů v určité rovnováze, přičemž každý z druhů bude mít tendenci zabírat plochu, na které může prosperovat lépe než jeho konkurent (Wilson 2011, Connell 1978).

Vyrovňovací mechanismy potom do určité míry vyrovnávají konkurenční schopnosti vzájemně se ovlivňujících druhů. V jejich případě tedy není přítomen indikační princip *increase-when-rare*, nicméně oddalováním vyloučení druhů ze společenstva umožňují působení slabých stabilizačních mechanismů, a v určité míře tak umožňují překonat rozdíly v reprodukčních schopnostech (fitness) ve prospěch právě znevýhodněných jedinců (Wilson 2011, Chesson 2000). Jako hlavní typ vyrovnávacího mechanismu je uváděna takzvaná neutrální teorie. Základním předpokladem funkčnosti tohoto mechanismu je určitá vyrovnanost konkurenčních schopností jednotlivých druhů ve společenstvu. Jak tvrdí Connell (1978) vyrovnané konkurenční schopnosti jsou jádrem celého mechanismu, ale vzhledem k tomu, že všechny druhy jsou morfologicky odlišné a je vyžadována jejich fyziologická i funkční různorodost, není možné, aby tento mechanismus koexistence fungoval samostatně (Chave 2004). Ve skutečnosti tedy dochází mezi druhy k určitému rušení, které má za následek vyloučení jednoho z nich, děje se tomu ovšem velmi pomalu z důvodu předpokládané podobnosti jejich konkurenčních schopností. Tato podobnost mohla vzniknout koevolucí druhů, pravděpodobnější je ovšem předpoklad ekologického vytřídění jedinců s malými konkurenčními schopnostmi (Wilson 2011).

V mírných oblastech dominují travní společenstva tvořená vytrvalými druhy trav, pro které je charakteristický klonální růst a je uváděn jako klíčová vlastnost v souvislosti s úspěšností těchto společenstev (Herben a kol. 2000; Halassy a kol. 2005; Sevesson a kol. 2005), a to zejména vlivem jejich fyziologické integrace, schopnosti čerpat zdroje a efektivně obsazovat prostor (Hutchings a De Kroon 1994; Oborný a Bartha 1995; Herben 2004). Významnou roli zde hraje také morfologické uspořádání klonálních rostlin. Růstové formy klonálních rostlin jsou významným faktorem ovlivňujícím koexistenci a dynamiku rostlinných společenstev (Saiz 2016; Benot 2013). Ať už se jedná o růstové formy phalanx nebo guerrilla je klonalita rostlin v lučních společenstvech hlavní hnací silou jejich rozptýlení a faktorem, který

generuje jejich shlukování (v drobném měřítku) vytvářením dceřiných ramet v krátké vzdálenosti od matečních rostlin (Otsus a Zobel 2002; Herben a Hara 2003; Benson a Hartnett 2006).

Jak už zde bylo zmíněno, klonální rostliny se skládají z geneticky identických propojených autonomních ramet, které po rozdělení mohou samostatně existovat (Bell 1984). Po takovémto rozdělení vznikají nové samostatné rostliny, které tvoří nové klonální výhonky a specifickým způsobem zahájí horizontální růst. Ten je řízen kompromisem mezi prostorovou kolonizací a odolností vůči konkurentům. V této souvislosti jsou definovány dvě protichůdné růstové strategie. První z nich je označována jako „phalanx“ a druhá jako „guerrilla“ (Lovett-Doust 1981). Rostliny využívající architekturu phalanx jsou kompaktní, produkují husté trsy ramet a všechny zdroje čerpají přímo na místě. Díky této kompaktní struktuře mají sice dobrou odolnost vůči konkurenčnímu tlaku, ale jejich schopnosti efektivně obsazovat prostor jsou omezené. Oproti tomu rostliny využívající růstovou strategii guerrilla investují prostředky zejména do vytváření dlouhých spojení mezi rametami a specializují se tak na rychlé šíření v prostoru, což ovšem snižuje jejich konkurenceschopnost, neboť do volného prostoru mezi propojenými rametami mohou snadno pronikat jiné rostliny (Lovett-Doust 1981).

Jak uvádí Cheplick (1997) mohou mít tyto dvě růstové strategie významný vliv na ekologii a evoluci klonálních rostlin. Guerrilla strategie umožňuje rostlinám opustit nepříznivá stanoviště, na kterých je menší množství dostupných zdrojů nebo na kterých jsou vystaveny konkurenčnímu tlaku, zatímco rostliny s růstovou strategií phalanx mají díky své kompaktní struktuře lepší kompetiční schopnosti a dokáží se tak efektivně udržet na pro ně příznivých stanovištích s dostatkem zdrojů (Lovett-Doust, 1981; Bernard 1990; Cheplick 1997; Humphrey a Pyke 2001). Rostliny formy guerrilla jsou běžné v ranných sukcesních stádiích na heterogenních stanovištích a kompaktní formy phalanx potom v pozdější sukcesní fázi a homogenním prostředí (Lovett-Doust 1982; Schmid a Bazzaz 1987).

Ačkoliv je růstová forma geneticky určena, může být vlivem podmínek prostředí modifikována díky fenotypové plasticitě daného druhu (Ikegami a kol 2007; Chen a kol. 2010). Některé studie ukazují, že změna růstové formy může být vyvolána dostupností zdrojů či biotickými vlivy jako je například konkurenční tlak (Ye a kol.

2006; Amiaud a kol. 2008). Bylo zjištěno, že víceletá tráva *Leymus secalinus* roste kompaktně, pokud má dostatek živin. Pakliže se nachází na stanovišti s nižším množstvím živin, modifikuje svůj růst na formu guerrilla (Ye a kol. 2006). Podobný případ změny růstové formy byl zjištěn také u druhu *Elymus repens*, který přešel z formy guerrilla na kompaktní architekturu phalanx po přerušení pastevního tlaku a vystavení konkurenčnímu tlaku ze strany ostatních rostlin (Amiaud a kol. 2008). Chen a kol. (2010) dále tvrdí, že na změnu architektury klonálních rostlin mohou mít vliv i abiotické faktory, v jejich případě sedimentace. Změny růstové architektury byly také zaznamenány napříč gradientem prostředí, konkrétně vztaženém na vlhkost prostředí, jak ve své studii popisují Ma a kol. (2013).

2.3 Interakce mravenců a rostlinných společenstev

Živočichové a rostliny fungují v husté síti různých interakcí, které jsou tvořeny pozitivními, negativními a neutrálními vztahy (Lewinsohn a Cagnolo 2012; Chamberlain a kol. 2014).

Vztahy rostlin a mravenců, jsou vynikajícím modelem pro studium složitých ekologických interakcí, protože mravenci mohou hrát v tomto vztahu několik funkčních rolí současně (Rico-Gray a Oliveira 2007). Mnoho druhů mravenců je považováno za herbivory, přičemž většina jimi spotřebovaných zdrojů je získána přímo nebo nepřímo z rostlin (Davidson a kol. 2004). Mezi nejlépe prostudované vztahy mravenců a rostlin patří domnělé mutualistické vztahy, kdy rostlina poskytuje mravencům úkryt a potravu ve formě nektaru pylu, ovocné dřevě apod. zatímco mravenci poskytují na oplátku řadu výhod rostlinám, jako jsou obrana proti přirozeným nepřítelům v podobě jiných herbivorů, šíření semen a opylování (Christianini a Oliveira 2009; Trager a kol. 2010; Ibarra-Isassi a Sendoya 2016).

Mezidruhové interakce jsou často popisovány podle jejich výstupů pro jednotlivé účastníky vztahu jako predace (+,-), kompetice (-,-), mutualismus (+,+), a komenzalismus (+,0). Tyto vztahy ovšem nejsou statické a kontinuálně se mění, v kontextu s abiotickými a biotickými faktory (Agrawal a kol. 2007). Pozornost je věnována zejména mutualistickým interakcím, které se mohou za určitých podmínek snadno transformovat na komenzalismus či parazitizmus (Barbosa a Castellanos 2005; Rico-Gray a Oliveira 2007; Romero a kol. 2008). Například vztah, kdy mravenci chrání rostlinu před herbivory a přispívají tak k jejímu růstu a reprodukci nemusí být vždy pozitivní (mutualistický) ale může být neutrální nebo dokonce parazitický. Lze tedy říci, že vztahy, kdy mravenci brání rostlinu výměnou za potravu či životní prostor nejsou univerzálně mutualistické (Kersch a Fonseca 2005).

Řada druhů rostlin využívá mravence jako obranu proti herbivorům (Heil a McKey 2003; Rico-Gray a Oliveira 2007; Ness a kol. 2010). V současnosti je známo zhruba 4000 druhů rostlin produkujících látky na přilákání mravenců, a více než 680 druhů je označováno jako myrmekofyty, což jsou rostliny, které s mravenci spolupracují trvale. Mravenci je využívají ke stavbě hnízd a jako zdroj potravy a rostlina je chráněna před herbivory. Některé myrmekofytní rostliny mají

modifikované struktury, které slouží přímo jako úkryt mravencům, takzvaná domatia (Weber a Keeler 2013; Chomici a Renner 2015). Interference rostlin a mravenců v roli ochránců může mít však také negativní stránku. Mravenci chránící rostlinu mohou s nepřátelskými herbivory vyloučit také opylovače (Tsuiji a kol. 2004; Ness 2006). Vzhledem k tomu, že je tento nepříznivý prvek pro rostliny nežádoucí vyvinuly se u nich různé strategie k odpuzení mravenců z květů. Příkladem těchto adaptací jsou například mravence odpuzující chemické látky, toxický nektar, kluzké voskové výhonky nebo „extrafloral nectar“ (EFN) pomocí kterého odvádí mravence pryč od květů (Galen 2005; Junker a kol. 2007; Agarwal a Rastogi 2008; Willmer a kol. 2009; Holland a kol. 2011).

Významnou a zajímavou interakcí mravenců a rostlin je šíření semen právě mravenci. Šíření semen je jednou z nejvýznamnějších mutualistických ekologických interakcí rostlin a živočichů (Bronstein a kol. 2006; Schupp a kol. 2010). Stejně jako u mnoha jiných mezidruhových vztahů má toto šíření semen své výhody i nevýhody, a jejich bilance potom ukazují, zda se jedná o vztah mutualistický či antagonistický (Bronstein 2001; Holland a Bronstein 2008). Potenciální přínosy sekundárního šíření semen jsou hlavně kolonizace nových oblastí a snížení vnitrodruhové konkurence. Takovému šíření semen ovšem předchází jejich sběr, což vede k určité spotřebě vyprodukovaných semen např. konzumací či poškozením (Van der Wall a kol. 2005). V mnoha případech interakcí rostlin a mravenců lze pozorovat ekologické kompromisy, tedy kombinaci výhod a nevýhod odvozenou z dané interakce, přičemž náklady na šíření semen mravenci patří k jedněm z nejvýznamnějších (Boulay a kol. 2007; Chamberlain a Holland 2009; Schupp a kol. 2010). Mravenci mohou hrát důležitou roli v dynamice rostlinných společenstev tím, že šíří semena rostlin a dále jako predátoři semen nebo kombinace obojího (Retana a kol. 2004; Giladi 2006; Arnan a kol. 2010). Existují dva hlavní mechanismy, kterými mravenci semena šíří. Prvním z nich je myrmekochorie. Jedná se o mutualistický vztah, kdy mravenci sbírají semena rostlin, a odnášejí je do svých hnízd, kde konzumují na lipidy bohaté přívěšky semen (masíčka). Semena, u kterých byla masíčka zkonsumována, potom odnesou mimo hnízdo a dojde tak k jejich šíření (Bronstein 2006; Giladi 2006). Druhým mechanismem je potom diszoochorie neboli šíření semen jejich sklízením mravenci, přičemž toto sklízení není zprostředkováno odměnou v podobě masíček a část semen je mravenci spotřebována (Retana a kol. 2004; Van der Wall a kol. 2005;

Arnan a kol. 2011). Zatímco první mechanismus je tradičně vnímán jako mutualistický, ten druhý je vnímán jako antagonismus.

Rostliny mohou mravencům poskytovat zdroje i nepřímo, a to prostřednictvím některých druhů hmyzu řádu *Hemiptera*, kteří se živý látkami proudícími v rostlinách (floémy) a následně vylučují medovici bohatou na sacharidy a aminokyseliny (trofobionti). V takovémto vztahu těží trofobiont z ochrany před přirozenými nepřáteli (např. sluněčka, pavouci či různí parazitoidi) a mravenci ze získané potravy (Gilbert 2005; Almohamad a kol. 2007; Styrsky a Eubanks 2007). Toto působení trofobiontů se může jevit antagonisticky vůči rostlinám, nicméně Del-Claro a kol. (2016) tvrdí, že může mít příznivý ekologický a evoluční dopad na zdatnost takto využívaných rostlin. Jak bylo prokázáno, mravenci využívající tyto interakce měli větší počet kukel, než kdyby fungovali mimo tento vztah (Cushman a kol. 1994; Fokuhl a kol. 2007).

Mutualistický vztah mravenců a mšic patří k jedněm z nejrozšířenějších v přírodě a je využíván zhruba jednou čtvrtinou všech druhů mšic a mnoho dalších druhů využívá tento vztah fakultativně (Stadler a Dixon 1998, 2005). Obranou mšic, které vylučují medovici se mravenci dostávají do konfliktu s dalšími druhy, kteří využívají medovici jako zdroj potravy. Mravenci jsou ovšem v tomto směru velice majetnicky založení a jsou schopni svoje zdroje velice dobře bránit zvýšenou agresivitou (Dejea 2002). Vyloučení přirozených nepřátel z kolonií mšic je pro mšice prospěšné a projevuje se hned v několika směrech jako jsou zrychlení vývoje, velikost těla dospělých jedinců, plodnost a reprodukční rychlost (Majerus a kol. 2007). Vztah mravenců a mšic však nemusí být nutně mutualistický a jejich spojení může být čistě antagonistické (Stadler a kol. 2002). Mravenci mohou nepříznivě ovlivňovat růst mšic, nebo se jimi přímo živit (Stadler a Dixon 2005; Singh a kol. 2016). Bylo také prokázáno, že charakter těchto vztahů je ovlivněn genotypem rostlin, ze kterých mšice čerpají floém (Abdala-Roberts a kol. 2012). S genotypem rostlin úzce souvisí i výkon mšic a tím i vliv mravenců v tomto vztahu (Zytyńska a Weisser 2016; Singh a kol. 2016). Vztahy mravenců a mšic jsou velice významné a mohou mít klíčový vliv na koexistenci rostlin v rostlinných společenstvech (Styrsky a Eubanks 2007; Zhang a kol. 2012).

3. Cíle práce

Cílem mé diplomové práce je odhalit pomocí manipulativního zahradního experimentu vliv mravenců na modelové rostlinné společenstvo skládající se z trsnatých a výběžkatých druhů klonálních rostlin. Potvrdit nebo vyvrátit hypotézu, že mravenci snižují konkurenční sílu trsnatých druhů a podporují šíření druhů výběžkatých.

Předpokladem je činnost mravenců, která má negativní vliv na druhy přítomných trsnatých rostlin *Deschampsia cespitosa* a *Carex elongata*. Jedná se zejména o pěstování mšic a stavbu hnízd. Tato interakce by mohla mít za následek snížení fitness zasažených trsnatých rostlin, snížit tak jejich konkurenceschopnost a zmírnit tlak na konkurenčně slabší rostliny výběžkatého druhu *Calamagrostis canescens*, který bude díky tomu ve společenstvu úspěšnější.

4. Metodika

4.1 Struktura experimentu

Zvolený zahradní experiment byl navržen tak, aby v dostatečné míře poskytl adekvátní množství analyzovatelných dat, a zároveň byl také z důvodu časové náročnosti dlouhodobě udržitelný.

Základ tvoří 20 nádob osázených rostlinami *Carex elongata*, *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*. Byl zvolen počet tří rostlin každého z druhů a umístěn do nádob podle navrženého schématu. Nádoby byly z důvodu imitace přirozeného prostředí bažinného lesa upraveny tak, aby byla po celou dobu průběhu experimentu udržována stálá vysoká hladina vody. Osazené nádoby byly umístěny pod konstrukci, která byla zhotovena z důvodu nahrazení zástinu rostlin stromy v jejich přirozeném prostředí.

4.2 Realizace experimentu

Dle struktury experimentu bylo vybráno 20 nádob o objemu 0,02 m³ průměru 35 cm a výšce 26 cm. Nádoby byly z důvodu imitace přirozeného prostředí rostlin upraveny tak, aby byla zajištěna stálá hladina vody. Z toho důvodu byl navržen systém zavlažování, který zajišťuje námi zvolenou hladinu, a zároveň odvádí přebytečnou vodu z nádob (Obrázek 1). Silnější trubice slouží k přívodu vody do spodní části nádoby bez narušení "suché" vrstvy nad zvolenou hladinou. Tenká trubice, která je umístěna ve výšce 16 cm ode dna nádoby zajišťuje odvedení přebytečné vody vně nádoby, čímž je zabezpečeno, že zvolená hladina vody nebude překročena, což je důležité zejména z hlediska určité ochrany mravenčích hnízd před nežádoucím poškozením.

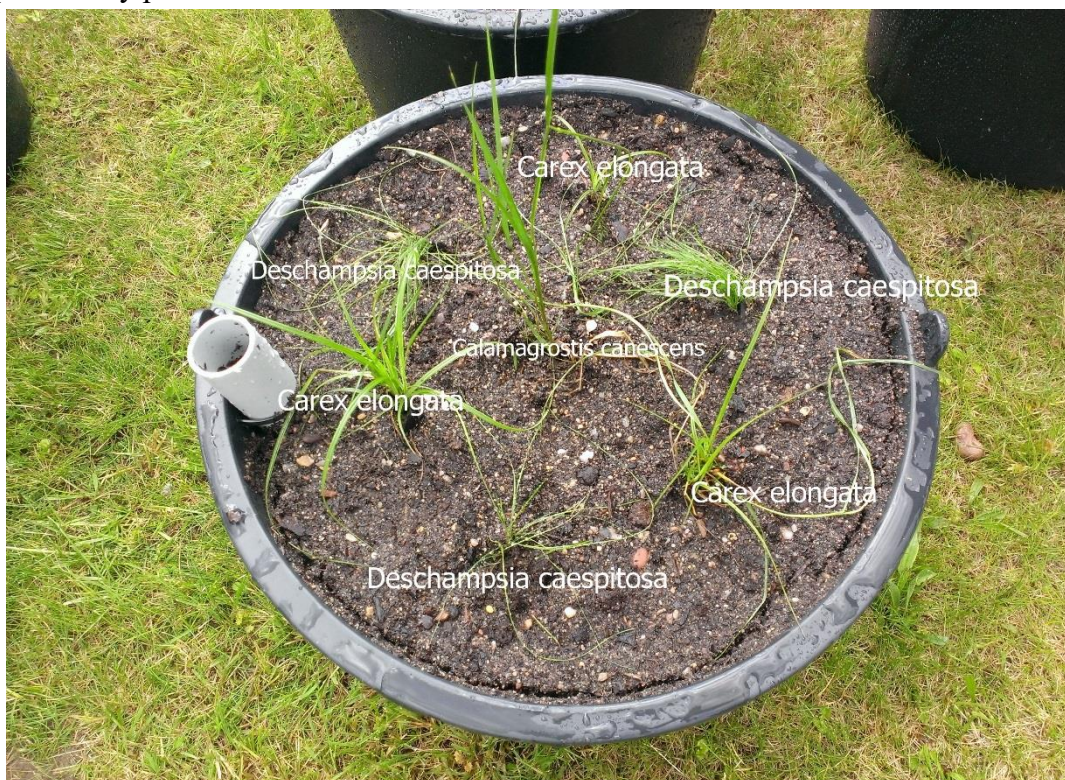


Obrázek 1: Zavlažovací systém nádob

Vzhledem k nárokům vybraných rostlin byl zvolen substrát výrobce AGRO CS a.s. z rašeliny a vyzrálého kůrového humusu s pH 5,0-7,0, vysokou nasáklivostí vodou a vysokým obsahem organických látek, který byl namíchan s pískem v poměru 2:1 (dva díly substrátu, jeden díl písku).

Klíčovou složkou experimentu jsou výše uvedené druhy mokřadních rostlin. Rostliny druhu *Deschampsia cespitosa* byly vypěstovány ze semen, která byla získána z genové banky Výzkumného ústavu rostlinné výroby, v.v.i. v Ruzyni. Použití materiálu bylo zaštitěno podpisem dohody o pohybu genetických zdrojů Standart Material Transfer Agreement. Rostliny druhů *Carex elongata* a *Calamagrostis canescens* byly odebrány jako semenáčky v mokřadní olšině jižně od rybníku Černiš na severovýchodním okraji Českých Budějovic N 49°0.05937', E 14°25.61487'.

Nádoby byly osazeny celkem 180 rostlinami, přičemž v každé z nich byly umístěny 3 rostliny každého druhu dle navrženého schématu jejich rozložení, které bylo shodné pro všech 20 nádob. Rostliny byly zasazeny v kruhu 7 cm od okraje nádoby a 10,5 cm od sebe tak aby spolu nikdy nesousedil stejný druh, přičemž rostliny *Calamagrostis canescens* byly umístěny doprostřed, aby bylo možné sledovat jejich reakce na konkurenční tlak ostatních rostlin (Obrázek 2). Takto osazené nádoby byly přemístěny pod zastiňovací konstrukci.



Obrázek 2: Schéma osazení nádob

Konstrukce o rozměrech 4 x 2,5 m a výšce 1,9 m byla umístěna tak, aby byly pro všechny v ní umístěné nádoby nastaveny stejné světelné podmínky. Jako podklad byla použita geotextilie, aby bylo zamezeno případnému konkurenčnímu tlaku ze strany jiných rostlin v okolí nádob. Konstrukce byla opatřena zastiňovací sít'ovinou, která pohlcuje 42 % světla a imituje tím přirozené prostředí podrostu v mokřadním lese (Příloha č. 1).

Rostliny byly z důvodu doplnění živin do vyčerpaného použitého substrátu po druhé vegetační sezoně hnojeny tekutým hnojivem Wuxal super společnosti AgroBio Opava. Jedná se o tekuté NPK hnojivo se stopovými prvky s poměrem živin: 8% N, 8% P a 6% K. Hnojení probíhalo ve třech opakováních s dvoutýdenním intervalem od 5.3. 2016 – 9.4. 2016.

Další složkou navrženého experimentu byla přítomnost mravenců v 10 nádobách. Z důvodu navození přirozeného průběhu procesů kolonizace nebylo v tomto směru nijak zasahováno a mravenci druhu *Lasius niger* obsazovali nádoby zcela spontánně.

4.3 Sběr dat

Vzhledem k formě testované hypotézy byla shromažďována data o přírůstcích jednotlivých rostlin v podobě počtu ramet a jejich výšek. Sčítání ramet bylo prováděno ručně, kdy byly jednotlivě počítány ramety každé z rostlin v nádobě. Výška rostliny byla měřena pomocí normovaného měřidla. Měřena byla celá nadzemní část přiložená k měřidlu tak, aby nebyla nijak deformovaná. Měření bylo provedeno vždy na začátku a na konci vegetační sezony. Bylo provedeno celkem 6 takovýchto měření konkrétně ve dnech 6.7.2014, 11.-12.10.2014, 8.7. 2015, 17.10.2015, 24.6.2016, 8.10.2016. Po odkvetení a dozrání byla sklizena semena. V případě rostlin *Carex elongata* proběhl sběr 4.6. 2016. Semena rostlin *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens* byla potom sklizena průběžně v srpnu. Odebraná semena byla uložena do papírových sáčků a roztríděna podle konkrétní rostliny, druhu a čísla nádoby. Usušená a vyčištěná semena byla zvážena na laboratorních vahách s přesností na desetitisícinu gramu. Experiment byl ukončen pokosením biomasy 15.11. 2016, přičemž každá rostlina byla odstřižena zvlášť v jednom centimetru výšky a uložena do označeného papírového sáčku. Odebraná biomasa byla roztríděna podle konkrétní rostliny druhu a příslušného čísla nádoby a byla usušena v sušičce. Po usušení byla biomasa jednotlivých rostlin zvážena s přesností na setiny gramu.

4.4 Analýza

Analýza získaných dat o počtu ramet a výšce rostlin byla provedena v programu R. Vizuálně pomocí grafu *boxplot*, ve kterém byla vynesena závislost absolutních přírůstků (AP) výšek a počtu výhonků vypočtených ze vzorce $AP = M_2 - M_1$ na přítomnosti mravenců. Přičemž M_1 jsou naměřené hodnoty vždy na začátku vegetační sezony a M_2 jsou výsledky druhého měření na konci vegetační sezony.

Absolutní přírůstky byly takto vypočteny pro všechny tři sezóny. Početně byla analýza provedena neparametrickým Kruskall-Wallisovým testem.

Zvážené hmotnosti biomasy a semen byly vyhodnoceny vizuálně v grafech *boxplot* znázorněním závislosti hmotnosti biomasy v gramech na přítomnosti mravenců a hmotnosti semen v gramech na přítomnosti mravenců. Rozdíly v absolutních přírůstcích a biomase mezi nádobami s přítomností a bez přítomnosti mravenců byly testovány neparametrickým Kruskall-Wallisovým testem.

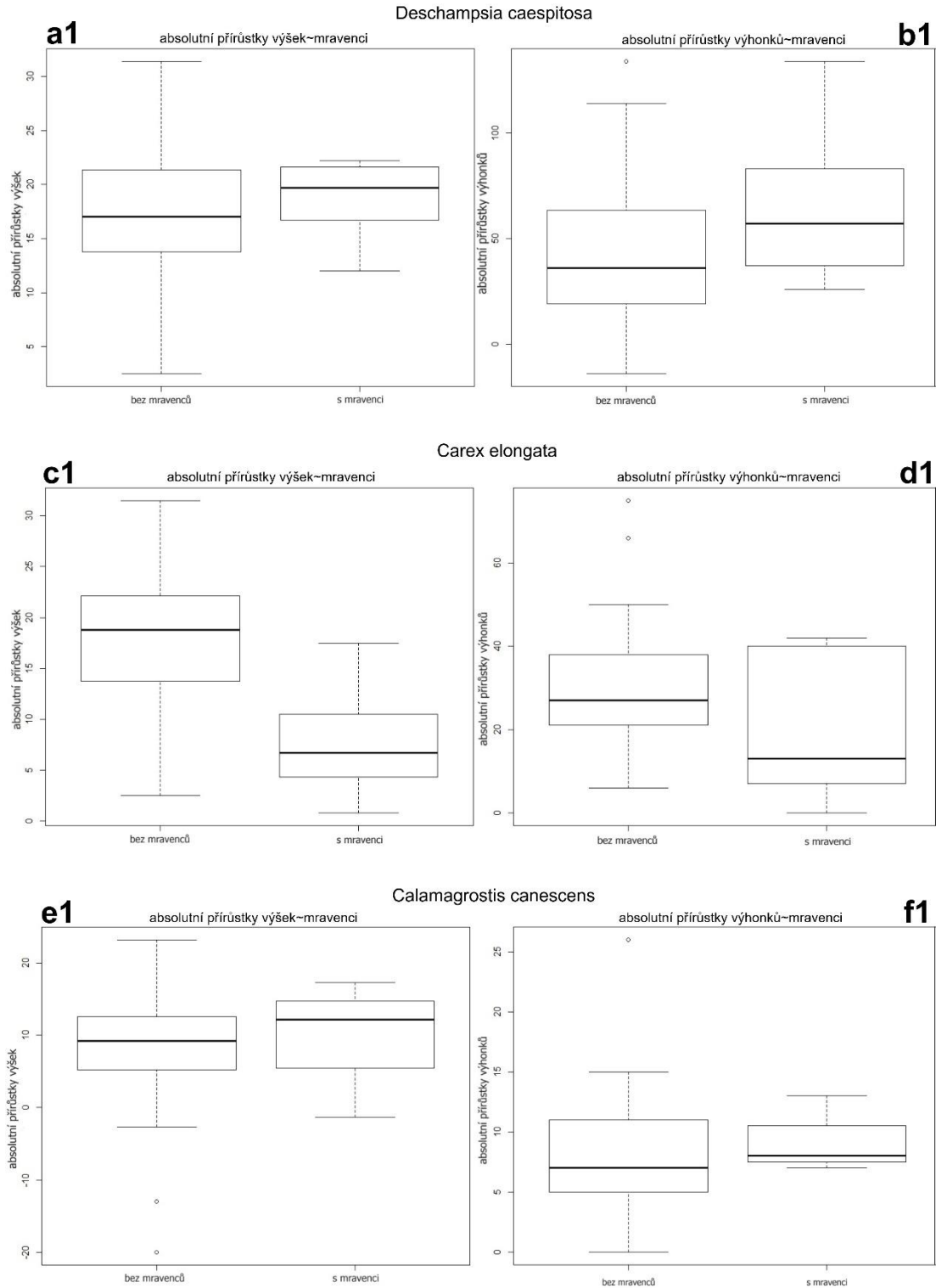
5. Výsledky

5.1 Sezona č. 1

Po jedné uzavřené vegetační sezoně bylo zjištěno, že mravenčí kolonizace proběhla u nádob s číslem 6, 13 a 14 tedy ve třech nádobách oproti požadovaným deseti. Dále bylo vyzorováno, že mravenci využili rostliny *Carex elongata* pro stavbu hnízd (Obrázek 3). Na rostlinách *Carex elongata* také pěstovali mšice (*Hemiptera*).



Obrázek 3: Mravenčí hnízdo v rostlině *Carex elongata*



Obrázek 4: Závislost absolutních přírůstků na činnosti mravenců v 1. sezoně: V případě rostlin *Deschampsia caespitosa* mají mravenci kladný vliv na absolutní přírůstek výšek a výhonků, který je patrný z kladného posunu středních hodnot grafů **a1** a **b1**. Absolutní přírůstek rostlin *Carex elongata* byly negativně ovlivněny a jejich přírůstek výšek i výhonků byly v nádobách s mravenci nižší, jak lze pozorovat na grafech **c1** a **d1**. Rostliny *Calamagrostis canescens* vykazovaly vyšší absolutní přírůstky v nádobách s mravenci čemuž odpovídá kladný posun středních hodnot v nádobách s mravenci patrný na grafech **e1** a **f1**.

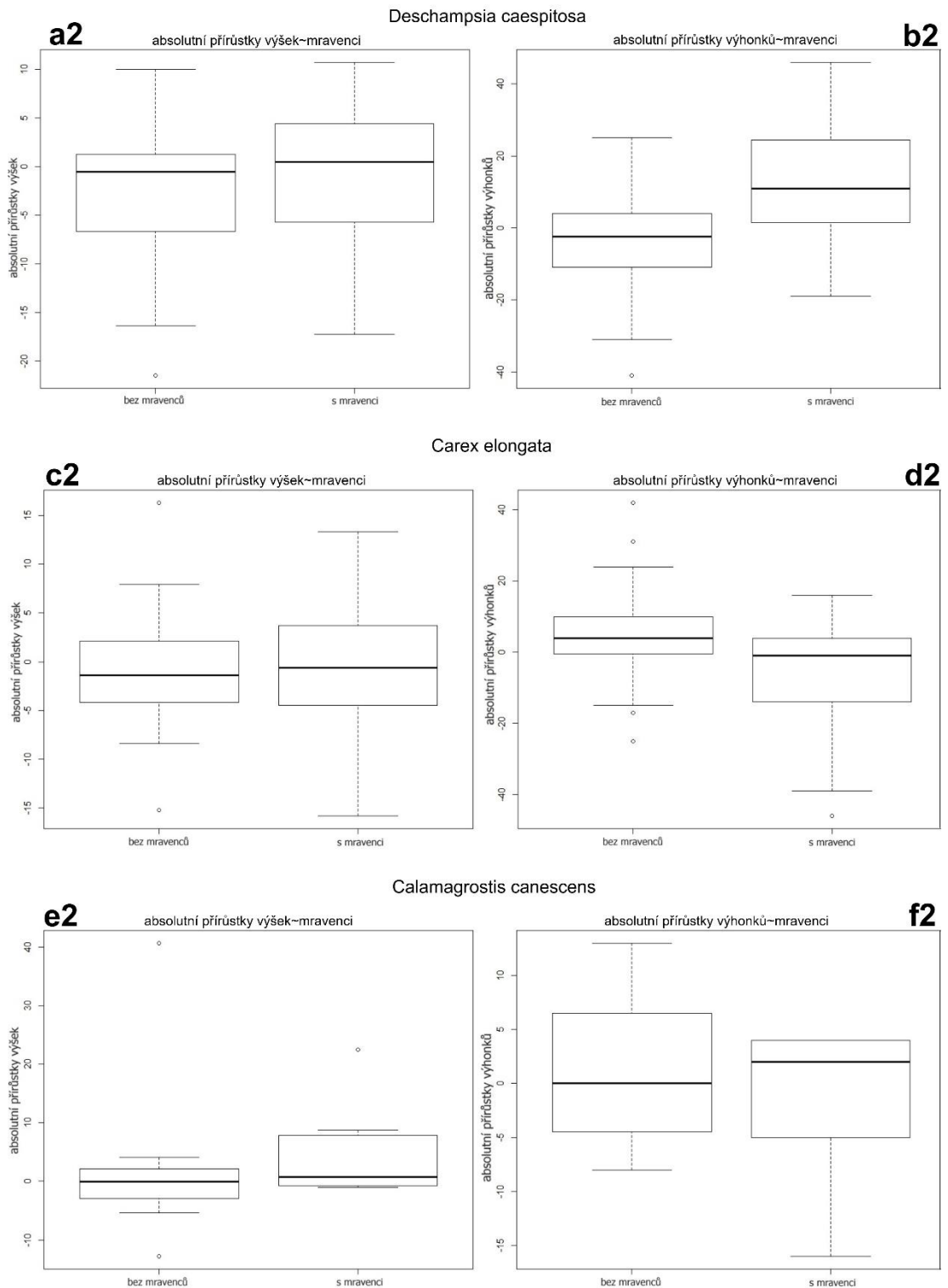
Analýzou dat dle uvedeného popisu (viz kapitola 4.5) bylo získáno grafické znázornění závislosti AP jednotlivých druhů na činnosti mravenců *Lasius niger* (Obrázek 4), a výsledky Kruskal-Wallisova testu.

Z grafů **a1** a **b1** (Obrázek 4) lze vyčíst jistý vliv mravenců na absolutní přírůstky rostlin *Deschampsia cespitosa*. U přírůstků výšek **a1** i výhonků **b1** je patrný kladný posun středních hodnot v nádobách obsazených mravenci. Tento kladný posun přírůstků lze připsat oslabení konkurenčního tlaku rostlin *Carex elongata*, které činností mravenců trpěly (**c1**, **d1**). V případě absolutních přírůstků výšek byl však vliv mravenců na rostliny *Deschampsia cespitosa* statisticky nesignifikantní (p-value=0.443). V případě absolutních přírůstků výhonků byl vliv mravenců na rostliny *Deschampsia cespitosa* statisticky těsně nesignifikantní na hladině významnosti 0,05 (p-value=0.062).

Grafické znázornění absolutních přírůstků **c1**, **d1** (Obrázek 4) rostlin *Carex elongata* ukazuje negativní vliv mravenců na přírůstky výšek rostlin i na přírůstky výhonků. Negativní vliv mravenců na přírůstky výšek rostlin *Carex elongata* byl prokázán také statistickým testem na hladině významnosti 0,001 (p-value < 0.001). Negativní vliv mravenců na přírůstky ramet patrný z grafu **d1** záporným posunem střední hodnoty byl vysledován také přímým pozorováním. Testem však nebyl prokázán na hladině významnosti 0,05 a je těsně nesignifikantní (p-value = 0.091).

Z grafů **e1** a **f1** (Obrázek 4) lze vyčíst vliv mravenců na fitness rostlin *Calamagrostis canescens*. Střední hodnoty absolutních přírůstků výšek jsou kladně ovlivněny v nádobách s mravenci, avšak vliv mravenců není markantní (**e1**). V případě přírůstků výhonků *Calamagrostis canescens* je možně z grafu **f1** vyčíst kladný trend v závislosti na přítomnosti mravenců. Závislost absolutních přírůstků výšek a výhonků *Calamagrostis canescens* na činnosti mravenců byla statisticky nesignifikantní a nebyla prokázána na hladině významnosti 0,05 (absolutní přírůstky výšky - p-value = 0.5603, absolutní přírůstky výhonků - p-value = 0.5584).

5.2 Sezona č. 2



Obrázek 5: Závislost absolutních přírůstků na činnosti mravenců ve 2. sezoně: Závislost absolutních přírůstků výšek u rostlin *Deschampsia caespitosa* na přítomnosti mravenců v grafu **a2** není zcela patrná. Absolutní přírůstek výhonků rostlin *Deschampsia caespitosa* byly kladně ovlivněny činností mravenců (**b2**). Absolutní přírůstek výšek rostlin *Carex elongata* nebyly výrazně ovlivněny činností mravenců (**c2**). Jak ukazuje graf **d2** absolutní přírůstek výhonků rostlin *Carex elongata* byly negativně ovlivněny v nádobách s mravenci. Závislost absolutních přírůstků výšek rostlin *Calamagrostis canescens* v grafu **e2** ukazuje nepatrné zvýhodnění rostlin v nádobách s mravenci. Absolutní přírůstek výhonků *Calamagrostis canescens* znázorněné v grafu **f2** ukazují kladný posun střední hodnoty v nádobách s mravenci.

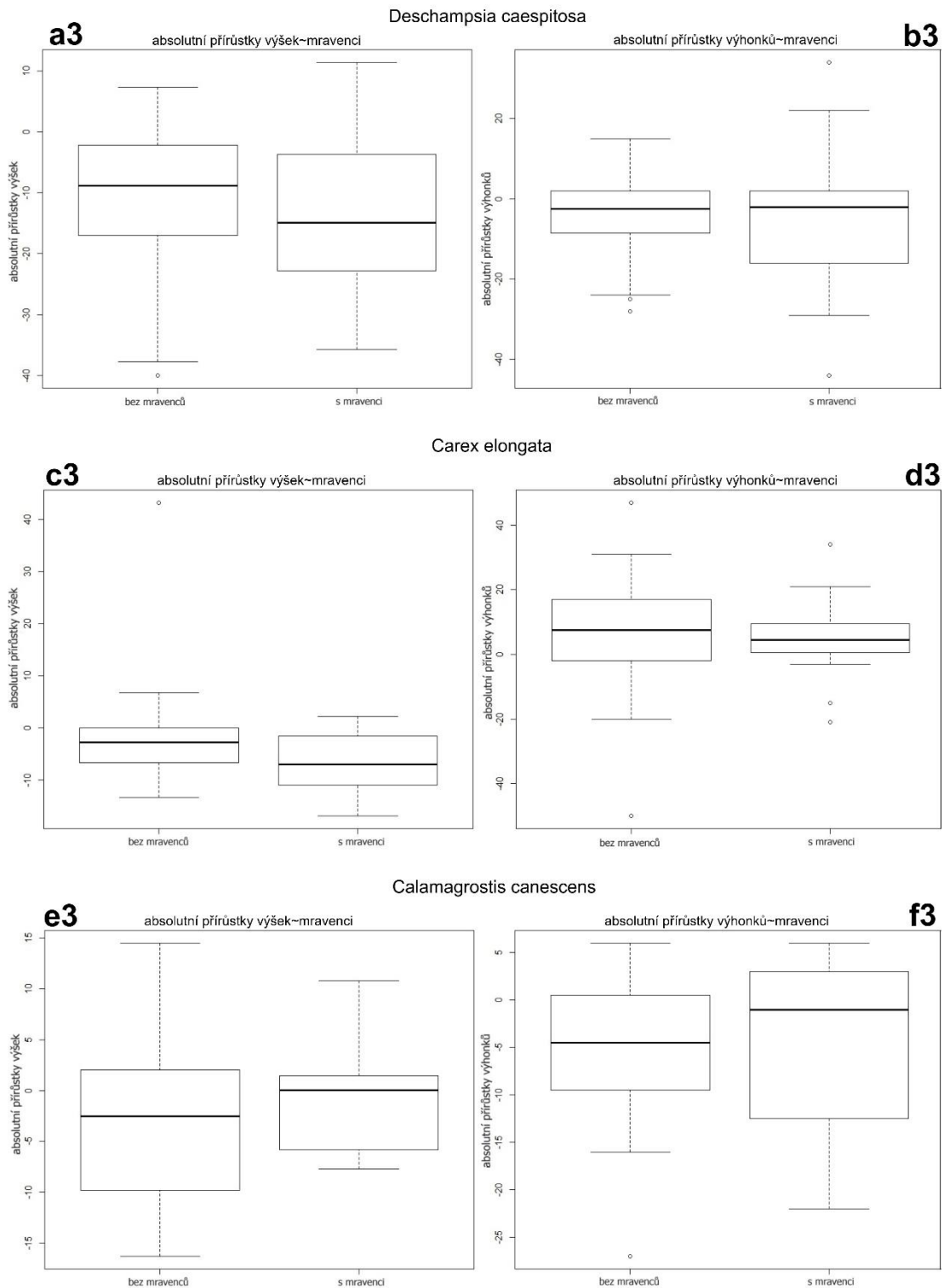
Po druhé uzavřené vegetační sezoně byla zjištěna přítomnost mravenců v osmi nádobách z požadovaných deseti. Oproti pozorování v první sezoně nevyužili mravenci rostliny ke stavbě hnízd. To lze připsat hustému zapojení trsů rostlin a z něho vyplývajícímu nedostatku volného prostoru. Mravenci však využili rostliny *Carex elongata* a *Calamagrostis canescens* pro pěstování mšic (*Hemitera*).

Z grafů závislosti absolutních přírůstků rostlin *Deschampsia cespitosa* na přítomnosti mravenců **a2** a **b2** (Obrázek 5) je pozorovatelný kladný vliv zejména v případě výhonků (**b2**), který byl také potvrzen na hladině významnosti 0,001 ($p\text{-value} < 0.001$). Absolutní přírůstky výšek taktéž ukazují na kladný posun v nádobách obsazených mravenci (**a2**), je však nesignifikantní ($p\text{-value} = 0.277$). Tento kladný trend lze stejně jako v 1. sezoně připsat nepřímému ovlivňování mravenci, kteří svou činností oslabují rostliny *Carex elongata* a snižují tak konkurenční tlak z jejich strany z čehož profitují rostliny *Deschampsia cespitosa*.

V případě rostlin *Carex elongata* byl vliv mravenců na absolutní přírůstky výšek nesignifikantní (**c2**) (Obrázek 5) a nebyl potvrzen na hladině významnosti 0,05 ($p\text{-value} = 0.650$). Z grafu lze však zřetelně vysledovat negativní dopad přítomnosti mravenců na přírůstky v podobě výhonků (**d2**) (Obrázek 5), který byl potvrzen na hladině významnosti 0,05 ($p\text{-value} = 0.014$).

V grafu **e2** je čitelný kladný vliv mravenců na absolutní přírůstky výšek *Calamagrostis canescens*, který byl zaznamenán i přímým pozorování. Je však statisticky nesignifikantní na hladině významnosti 0,05 ($p\text{-value} = 0.164$). Na grafu **f2** je kladný posun střední hodnoty absolutních přírůstků výhonků v nádobách s mravenci, který však nebyl potvrzen na hladině významnosti 0,05 ($p\text{-value} = 0.786$).

5.3 Sezona č. 3



Obrázek 6: Závislost absolutních přírůstků na činnosti mravenců ve 3. sezoně: Absolutní přírůstky výšek rostlin *Deschampsia caespitosa* byly v nádobách s mravenci nižší, jak ukazuje graf **a3**. Absolutní přírůstky výhonků rostlin *Deschampsia caespitosa* (**b3**) v nádobách s mravenci nebyly oproti nádobám bez mravenců výrazně ovlivněny. Absolutní přírůstek výšek a výhonků rostlin *Carex elongata* (**c3**, **d3**) nebyly výrazně ovlivněny činností mravenců. Rostliny *Calamagrostis canescens* ukazují vyšší absolutní přírůstek výšek, jak znázorňuje graf **e3** tak i absolutní přírůstek výhonků (**f3**) v nádobách s mravenci.

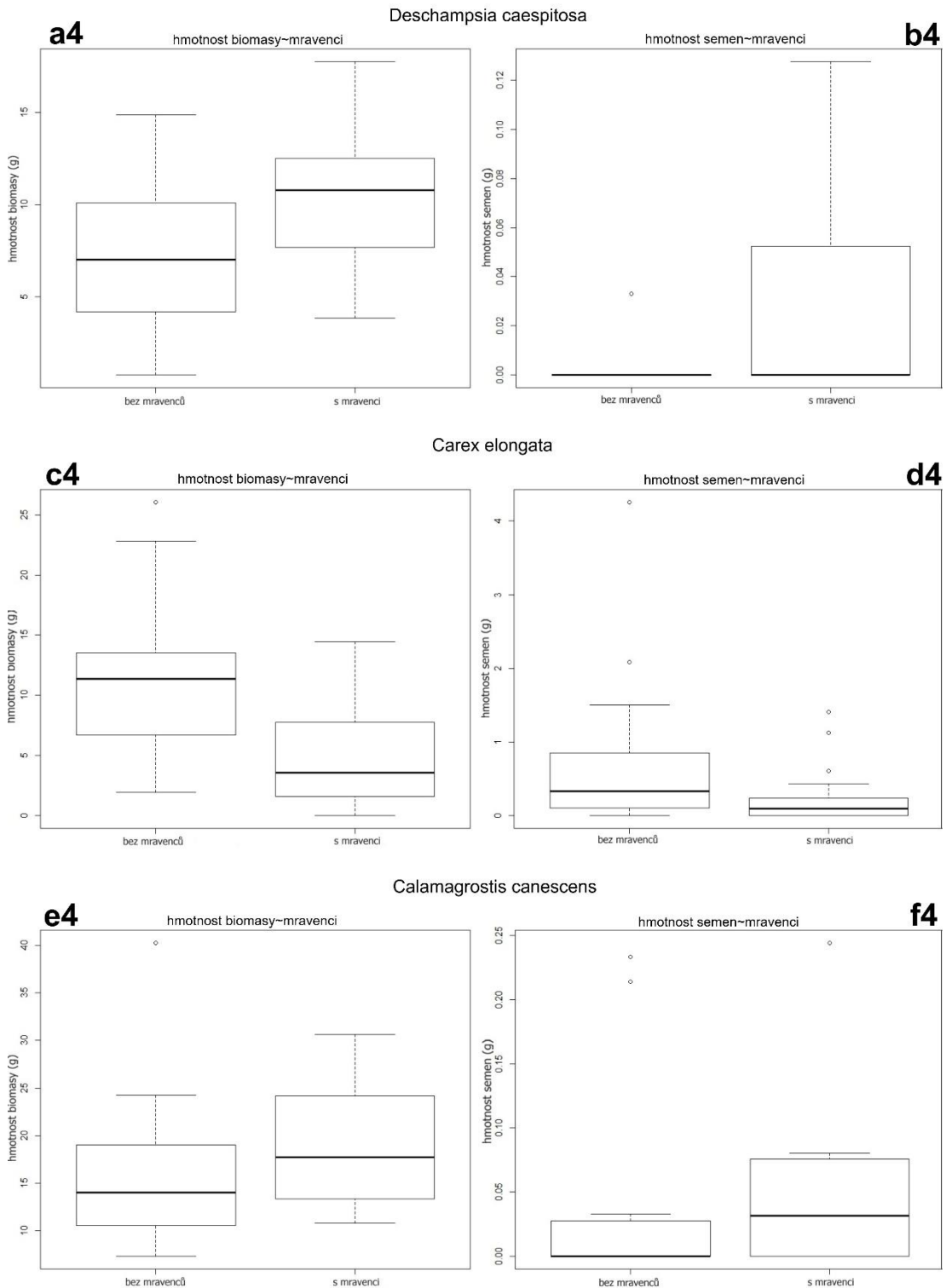
Ve třetí vegetační sezoně se počet nádob obsazených mravenci oproti druhé sezoně nijak nezměnil a obsazeno bylo tedy osm nádob z požadovaných deseti. Dále bylo zjištěno, že rostliny *Carex elongata* a *Calamagrostis canescens* byly opět využívány mravenci pro pěstování mšic (*Hemiptera*).

Grafy **a3** a **b3** (Obrázek 6) ukazují, že oproti první a druhé sezoně již není přítomný kladný vliv mravenců na absolutní přírůstky rostlin *Deschampsia cespitosa*, a zatímco v případě přírůstků výhonků jsou střední hodnoty počtu výhonků v nádobách bez mravenců a s mravenci vyrovnané (**b3**), u přírůstků výšek je střední hodnota v nádobách obsazených mravenci nižší (**a3**), než v nádobách, kde jejich činnost nebyla zaznamenána. Vliv mravenců na absolutní přírůstky výšek nebyl prokázán na hladině 0,05 (p-value = 0.437). V případě absolutních přírůstků výhonků potom nebyl vliv prokázán na hladině 0,05 (p-value = 0.634).

Na grafech **c3** a **d3** (Obrázek 6) již, není zřetelný negativní vliv mravenců na absolutní přírůstky rostlin *Carex elongata* jako v předchozích sezonách. Negativní vliv mravenců na absolutní přírůstky výšek nebyl prokázán na hladině významnosti 0,05 je však těsně nesignifikantní (p-value = 0.056). V případě absolutních přírůstků výhonků je vliv mravenců nesignifikantní na hladině významnosti 0,05 (p-value = 0.639).

Na grafech závislosti absolutních přírůstků rostlin *Calamagrostis canescens* **e3** a **f3** (Obrázek 6) je viditelný kladný posun středních hodnot absolutních přírůstků výšek a počtu výhonků v nádobách, kde působí mravenci. Statisticky je tento vztah nesignifikantní na hladině významnosti 0,05 pro výšky (p-value = 0.562) i pro počty výhonků (p-value = 0.486).

5.4 Hmotnost biomasy a semen



Obrázek 7: Závislost hmotností biomasy a semen na činnosti mravenců: Rostliny *Deschampsia caespitosa* vyprodukovaly větší množství biomasy v nádobách s mravenci, jak je vidět v grafu **a4**. Z grafu **b4** je patrné, že rostliny *Deschampsia caespitosa* v nádobách s mravenci vyprodukovaly větší množství semen. V grafech **c4** a **d4** je vidět výrazný negativní vliv mravenců na vyprodukovanou biomasu (**c4**) a vyprodukovaná semena (**d4**) rostlin *Carex elongata*. Činnost mravenců měla příznivý vliv na hmotnost vyprodukované biomasy (**e4**) a semen (**f4**) rostlin *Calamagrostis canescens*.

Na grafech závislosti hmotnosti biomasy na činnosti mravenců **a4**, **c4** a **e4** (Obrázek 7) je zřetelně znatelný vliv mravenců. Hmotnost biomasy rostlin *Deschampsia cespitosa* (**a4**) byla mravenci kladně ovlivněna, což bylo prokázáno na hladině významnosti 0,01 (p-value = 0.002). Na grafu **c4** je potom jasně patrné, že hmotnost biomasy rostlin *Carex elongata* byla činností mravenců výrazně negativně ovlivněna což bylo prokázáno na hladině významnosti 0,001 (p-value < 0.001). Ačkoliv je v grafu **e4** kladný posun střední hodnoty a třetího kvartilu v nádobách s přítomností mravenců oproti nádobám kde jejich činnost nebyla zaznamenána, nebyl tento vztah statisticky signifikantní na hladině významnosti 0,05 (p-value = 0.305).

Na grafech závislosti hmotnosti semen na činnosti mravenců **b4**, **d4** a **f4** (Obrázek 7) je dobře čitelný vliv mravenců na hmotnost vyprodukovaných semen. Hmotnost semen rostlin *Deschampsia cespitosa* byla činností mravenců kladně ovlivněna (**b4**) a v nádobách, kde byli mravenci přítomni vykazovala vyšší produkci semen, což bylo statisticky potvrzeno na hladině významnosti 0,001 (p-value < 0.001). V grafu **d4**, který zobrazuje produkci semen v závislosti na přítomné činnosti mravenců u *Carex elongata* je zřetelný negativní vliv mravenců na produkci semen, což bylo statisticky potvrzeno na hladině významnosti 0,01 (p-value = 0.004). Graf **f4** potom ukazuje, že přítomnost mravenců do jisté míry kladně ovlivnila produkci semen rostlin *Calamagrostis canescens* jak ukazuje vyšší střední hodnota. Tento vztah je však statisticky nesignifikantní na hladině významnosti 0,05 (p-value = 0.383).

5.5 Kořenový systém

Porovnáním kořenového systému v nádobách s působením mravenců a bez nich (Příloha č. 2) bylo zjištěno, že v nádobách, kde působil vliv mravenců jsou podzemní propojení rostlin *Calamagrostis canescens* výrazně delší a početnější oproti nádobám bez působení mravenců, ve kterých dominují kořenové systémy trsnatých rostlin *Deschampsia cespitosa* a *Carex elongata*, a spacery rostlin *Calamagrostis canescens* jsou potlačeny.

6. Diskuze

Výsledky uskutečněného zahradního experimentu (viz kap. 5) ukazují, že působení mravenců druhu *Lasius niger* v rostlinném společenstvu složeném z druhů *Deschampsia cespitosa*, *Carex elongata* a *Calamagrostis canescens* má vliv na koexistenci těchto tří druhů.

Interakce rostlin a živočichů jsou významným prvkem, který má vliv na tvorbu prostorových struktur rostlinných společenstev a tvoří hustou síť mutualistických, neutrálních a antagonistických vztahů (Lewinsohn a Cagnolo 2012; Chamberlain a kol. 2014). Vztahy rostlin a mravenců jsou v těchto ohledech jedny z nejrozšířenějších a celá řada autorů jako jsou Rico-Gray a Oliveira (2007), Rosumek a kol. (2009) Trager a kol. (2010), Ibarra-Isassi a Sendoya (2016) se zabývá jejich mutualistickými vztahy. Popisují interakce, ve kterých mravenci působí jako obranný prostředek rostlin vůči herbivorům a dalším přirozeným nepřítelům výměnou za různé benefity v podobě prostoru pro stavbu hnízd či zdroje potravy.

Vztahy mravenců a rostlin nicméně nemusí být nutně mutualistické, jak uvádí Tsuji a kol. (2004), Barbosa a Castellanos (2005), Romero a kol. (2008), Ness (2006), Vander Wall a kol. (2005) a Arnan a kol. (2011). Mezi nejčastější negativní faktor vztahů, kdy mravenci brání rostliny je likvidace nejen přirozených nepřítelů ale společně s nimi také opylovačů. Dalším typickým případem antagonistického vztahu, je konzumace semen rostlin mravenci. Ačkoliv při ní dochází k disperzi semen, která nejsou spotřebována jeví se tento vztah spíše negativně, neboť zasažená rostlina musí investovat více zdrojů do produkce semen.

Gilbert (2005), Almohamad a kol. (2007), Styrsky a Eubanks (2007) uvádí, že mravenci mohou čerpat zdroje z rostlin i nepřímo, a to prostřednictvím některých druhů hmyzu řádu *Hemiptera*. Pomineme-li negativní vztah mravenců a mšic, ve kterém jsou mravenci mšice přímo konzumovány, jsou jejich interakce převážně mutualistické a z těchto vztahů těží mravenci i mšice. Jak ovšem dále tvrdí Almohamad a kol. (2007), Styrsky a Eubanks (2007) mají tyto interakce negativní vliv na rostliny, na kterých se mšice živí. Těmto tvrzením oponují Del-Claro a kol. (2016), kteří tvrdí, že tyto interakce mohou mít kladný evoluční a ekologický dopad na vývoj odolnosti rostlin, na kterých se mšice živí.

Pěstování mšic na rostlinách druhu *Carex elongata* mělo pro tento druh velmi negativní dopad. V několika případech dokonce fatální, kdy zasažená rostlina zcela zanikla. Toto zjištění se shoduje se studii, které uvádí Almohamad a kol. (2007), Styrsky a Eubanks (2007) a potvrzuje antagonistický vztah interakce mravenců a mšic vůči rostlinám. V rozporu s těmito tvrzeními je však zjištění, že rostliny druhu *Calamagrostis canescens*, na kterých mravenci rovněž pěstovali mšice, nebyl znatelný negativní efekt, jak tomu bylo na rostlinách *Carex elongata*.

V první sezoně měla činnost mravenců skládající se ze stavby hnízd a pěstování mšic na rostlinách druhu *Carex elongata* kladný nepřímý vliv na absolutní přírůstky rostlin *Deschampsia cespitosa*. Mravenci svým působením snižovali kompetiční schopnosti rostlin *Carex elongata* z čehož následně profitoval druh *Deschampsia cespitosa* (viz kap. 5.1). Toto zjištění potvrzuje antagonistický vztah interakce mravenců a mšic vůči rostlinám, jak uvádí Gilbert (2005), Almohamad a kol. (2007), Styrsky a Eubanks (2007), má však nepřímý kladný vliv na druh *Deschampsia cespitosa*.

Ve druhé a třetí sezoně byla zaznamenána změna interakcí. Oproti první sezoně již mravenci nestavěli hnízda v rostlinách *Carex elongata*, rozšířili však pěstování mšic i na rostliny druhu *Calamagrostis canescens*. Přetrvál negativní dopad na rostliny *Carex elongata*, které činností mravenců trpěly oproti rostlinám druhů *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*. Rostliny druhu *Calamagrostis canescens* nebyly pěstováním mšic nijak výrazně negativně zasaženy. Rostliny *Deschampsia cespitosa*, které těžily z vyřazení svého hlavního konkurenta *Carex elongata* však vyvíjely konkurenční tlak na rostliny *Calamagrostis canescens* čímž zřejmě zabránily jejich významnějšímu rozrůstání. Zjištění z analýzy dat a z přímého pozorování rostlin druhu *Calamagrostis canescens* ukazují, že oproti tvrzení, které uvádí Gilbert (2005), Almohamad a kol. (2007), Styrsky a Eubanks (2007) nejsou tyto rostliny negativně ovlivněny součinností mravenců a mšic. Naopak se lze přiklánět k předpokladu, který uvádí Del-Claro a kol. (2016). Jsou však vystaveny konkurenčnímu tlaku ze strany rostlin *Deschampsia cespitosa*, které z činnosti mravenců nepřímo profitují (viz kap. 5.) což má za následek nižší absolutní přírůstky rostlin *Calamagrostis canescens* než bylo předpokládáno.

Po ukončení experimentu a vyhodnocení dat o hmotnosti biomasy a množství vyprodukovaných semen všech druhů rostlin bylo zjištěno, že činnost mravenců měla

negativní dopad jak na vyprodukovanou biomasu, tak i na produkci semen zasažených rostlin druhu *Carex elongata* a nepřímo tak byly zvýhodněny druhy *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens* jejichž hmotnosti vyprodukované biomasy a semen byly vyšší v nádobách kde mravenci působili (viz kap. 5.4).

Vyprodukovaná biomasa rostlinami *Deschampsia cespitosa* byla nápadně vyšší v nádobách s mravenci. Tento profit byl způsoben oslabením jejich hlavního konkurenta, konkrétně tedy druhu *Carex elongata*, který činností mravenců významně trpěl což se odrazilo v produkci biomasy i semen, která byla v nádobách s mravenci významně nižší než v nádobách bez mravenců.

Významný vliv mravenců na modelové rostlinné společenstvo ukazuje také rozdíl v počtu podzemních propojení rostlin druhu *Calamagrostis canescens* v nádobách, kde působili mravenci, a kde nikoliv (viz kap. 5.5). V nádobách kde působili mravenci byl počet spacerů rostlin *Calamagrostis canescens* výrazně vyšší a kořenový systém trsnatých rostlin byl v okrajích nádob výrazně redukován (Příloha č. 2). Spacery *Calamagrostis canescens* v nádobách s mravenci byly po celém jejich obvodu a bránily kořenům trsnatých rostlin expandovat do okrajů nádob. Tento rozdíl je velice dobře patrný na porovnání kořenového systému v nádobách s mravenci a bez mravenců v Příloze č. 2.

Tato biotická interakce mravenců, mšic a rostlin *Carex elongata* má za následek snížení konkurenceschopnosti jindy konkurenčně silných rostlin využívajících růstovou strategii phalanx a nepřímo tak zvýhodňují zbylé dva druhy rostlin ve společenstvu *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*, přičemž rostliny druhu *Calamagrostis canescens* jsou charakteristické růstovou strategií guerrilla. Snížením kompetičního tlaku ze strany rostlin *Carex elongata* došlo ke zvýhodnění druhého přítomného trsnatého druhu *Deschampsia cespitosa*, který v modelovém společenstvu prosperoval nejlépe. Přestože rostliny *Calamagrostis canescens* nebyly vystaveny kompetičnímu tlaku rostlin *Carex elongata* byl na ně vyvíjen zvýšený tlak mravenci nepřímo podporovanými rostlinami *Deschampsia cespitosa*. Lovett-Doust (1981), Cheplick (1997), Humphrey a Pyke (2001) uvádí, že trsnaté klonální rostliny s růstovou strategií phalanx jsou konkurenčně odolnější, na úkor obsazování prostoru. Z výsledků provedeného manipulačního experimentu (viz kap. 5) je však zřetelné, že vstoupí-li do rostlinných společenstev další ovlivňující faktor v podobě činnosti mravenců, je tato konkurenční výhoda eliminována.

7. Závěr

Hlavním cílem této diplomové práce bylo odpovědět na otázku, zda mravenci ovlivňují koexistenci trsnatých a výběžkatých klonálních rostlin. Bylo potvrzeno, že mravenci mají negativní vliv na trsnaté konkurenčně silné rostliny *Carex elongata* čímž nepřímo zvýhodňují rostliny *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens* a mají tedy vliv na koexistenci trsnatých a výběžkatých druhů přítomných v modelovém rostlinném společenstvu.

Ačkoliv bylo předpokládáno, že mravenci svou činností oslabí oba trsnaté druhy a přítomný indikační výběžkatý druh bude tímto zvýhodněn, došlo k oslabení pouze rostlin *Carex elongata*. Analýzou dat získaných z tříletého manipulačního experimentu bylo zjištěno, že činnost mravenců v podobě stavby hnízd a pěstování mšic negativně působí na rostliny druhu *Carex elongata*, snižují jejich fitness a mohou mít za následek i jejich vyloučení ze společenstva. Nepřímo ovlivňují druhy *Deschampsia cespitosa* a *Calamagrostis canescens*, které z jejich činnosti profitují díky snížení kompetičních schopností druhu *Carex elongata*. Nejvýznamněji z činnosti mravenců profitoval druh *Deschampsia cespitosa*, který se následně stal klíčovým kompetitorem pro druh *Calamagrostis canescens* a pravděpodobně potlačoval výraznější rozrůstání tohoto kompetičně slabšího druhu.

Vliv mravenců je patrný také na délkách a počtu podzemních propojení rostlin *Calamagrostis canescens*. V nádobách s přítomností mravenců byla zjištěna výrazně jiná kořenová struktura všech druhů rostlin, přičemž podzemní propojení rostlin *Calamagrostis canescens* byly delší a bylo jich výrazně více než v nádobách bez mravenců. To lze připsat změnám konkurenčních schopností druhu *Carex elongata*, kterých rostliny *Calamagrostis canescens* využily a volný prostor kolonizovaly.

Pěstování jednotlivých druhů v monokulturách s přítomností a bez přítomnosti mravenců by mohlo lépe objasnit vysledovaný neutrální efekt mravenců na rostliny *Calamagrostis canescens*. Vyloučení mezidruhových interakcí jednotlivých rostlin a zkoumání přímého působení mravenců na konkrétní druhy by mohlo přinést další zajímavá zjištění. Rozsah experimentu by se však nápadně znásobil.

8. Použitá literatura

- ABDALA-ROBERTS L., AGRAWAL A. A., MOONEY K. A. 2012: Ant–aphid interactions on *Asclepias syriaca* are mediated by plant genotype and caterpillar damage. *Oikos* 121: 1905–1913.
- AGARWAL V. M., RASTOGI N. 2008: Role of floral repellents in the regulation of flower visits of extrafloral nectary–visiting ants in an Indian crop plant. *Ecological Entomology* 33: 59–65.
- AGRAWAL A. A., a kol. 2007: Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:145–152.
- AGUILERA A. G., ALPERT P., DUKES J. S. and HARRINGTON R. 2010: Impacts of the invasive plant *Fallopia japonica* (hott.) on plant communities and ecosystem processes. *Biological Invasions* 12: 1243–1252.
- ALMOHAMAD R., VERHEGGEN F. J., FRANCIS F., HAUBRUGE E., 2007: Predatory hoverflies select their oviposition site according to aphid host plant and aphid species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 125: 13–21.
- ALPERT P., HOLZAPFEL C., and SLOMINSKI C. 2003: Differences in performance between genotypes of *Fragaria chiloensis* with different degrees of resource sharing. *Journal of Ecology* 91: 27–35.
- AMIAUD B., TOUZARD B., BONIS A., BOUZILLE J., 2008: After grazing exclusion, is there any modification of strategy for two guerrilla species: *Elymus repens* (L.) Gould and *Agrostis stolonifera* (L.)?. *Plant Ecology* 197: 107–117.
- ARNAN X., RODRIGO A., RETANA J. 2011: What are the consequences of ant–plant interactions on the abundance of two dry–fruited shrubs in a Mediterranean scrub?. *Oecologia* 167: 1027–1039.
- BARBIER N., COUTERON P., LEFEVER R., DEBLAUWE V. AND LEJEUNE O. 2008: Spatial decoupling of facilitation and competition at the origin of gapped vegetation patterns. *Ecology* 89:1521–1531.
- BARBOSA P. AND CASTELLANOS I. 2005: Ecology of Predator–Prey Interactions. Oxford university press, New York: 416.

- BENOT L. M., BITTEBIERE K. A., ERNOULT A., CLÉMENT B. AND MONY C. 2013: Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *Journal of Ecology* 101: 626–636.
- BENSON E. J. AND HARTNETT D.C. 2006: The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie. *Plant Ecology* 187: 163–178.
- BOLKER B. M., PACALA S. W. AND NEUHAUSER C. 2003: Spatial dynamics in model plant communities: what do we really know?. *American Naturalist* 162: 135–148.
- BOULAY R. CARRO F. SORIGUER R. CERDÁ X. 2007: Synchrony between fruit maturation and effective disperser's foraging activity increases seed protection against seed predators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 2515–2522.
- BRONSTEIN J. L., ALARCON R. GEBER M. 2006: The evolution of plant–insect mutualisms. *New Phytologist* 172: 412–428.
- BRONSTEIN J.L. 2001: The costs of mutualism. *American Zoologist* 41: 825–839.
- CLARKE E. 2012: Plant individuality: a solution to the demographer's dilemma. *Biology and Philosophy*. 27: 321–361.
- CONNELL J. H., 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- CONNELL J.H., 1980: Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131–138.
- CUSHMAN J. H., RASHBROOK V. K., BEATTIE A. J. 1994: Assessing benefits to both participants in a Lycaenid–and association. *Ecology* 75: 1031–1041.
- DAVIDSON D. W., COOK S. C., SNELLING R. R. 2004: Liquid-feeding performances of ants (*Formicidae*): ecological and evolutionary implications. *Oecologia* 139: 255–266.
- DE KROON H. AND VAN GROENENDAEL J. M. 1997: *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden: 453.

- DE KROON H. HUBER H. STUEFER J. F. AND VAN GROENENDAEL J. M. 2005: A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 73–82.
- DEJEAN A. 2002: Specialized predation on plataspid heteropterans in a coccinellid beetle: adaptive behavior and responses of prey attended or not by ants. *Behavioral Ecology* 13: 154.
- DEL-CLARO K. RICO-GRAY V., TOREZAN-SILINGARDI H.M., ALVES-SILVA E., FAGUNDES R., LANGE D., ET AL. 2016: Loss and gains in ant±plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insectes Sociaux* 63: 207–221.
- DONG M. 1996: Clonal growth in plants in relation to resources heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica* 38: 828–835.
- DONG M. 2011: *Ecology of Clonal Plants*. Science Press, Beijing.
- DONG M. AND ALATEN B. 1999: Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resources supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecology* 141: 53–58.
- DONG M., YU F. H., AN S. Q., HE W. M., AND LIANG S. C. 2007: The ecological consequences of plant clonality. *Chinese Journal of Plant Ecology* 31: 549–551.
- EILTS J. A., MITTELBACH G. G., REYNOLDS H. L., AND GROSS K. L. 2011: Resource heterogeneity, soil fertility, and species diversity: effects of clonal species on plant communities. *American Naturalist* 177: 574–588.
- EVANS J. P. 1988: Nitrogen translocation in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia* 77: 64–68.
- FOKUHL G., HEINZE J., POSCHLOD P. 2007: Colony growth in *Myrmica rubra* with supplementation of myrmecochorous seeds. *Ecological Research* 22: 845–847.
- GALEN C. 2005: Catching ants with honey: an experimental test of distraction and satiation as alternative modes of escape from flower-damaging ants. *Oecologia* 144: 80–87.

- GILADI I. 2006: Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos* 112: 481–492.
- GILBERT F. 2005: Syrphid aphidophagous predators in a food–web context. *European Journal of Entomology* 102 (3): 325–333.
- GOUGH L., GOLDBERG D. E., HERSHOCK C., PAULIUKONIS N. AND PETRU M. 2002: Investigating the community consequences of competition among clonal plants. *Evolutionary Ecology* 15:547–563.
- HALASSY M., CAMPETTELLA G., CANULLO R. AND MUCINA L. 2005: Patterns of functional clonal traits and clonal growth modes in contrasting grasslands in the central Apennines, Italy. *Journal of Vegetation Science* 16: 29–36.
- HARNETT D. C. AND BAZZAZ F. A. 1983: Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology* 64: 779–788.
- HARNETT D. C. AND BAZZAZ F. A. 1985: The integration of neighborhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *Journal of Ecology* 73: 415–427.
- HARPER J. 1977: *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- HARPER J. L. 1983: “A darwinian plant ecology,” in *Evolution from Molecules to Men*, ed. D. S. BENDALL. Cambridge: Cambridge University Press: 323–345.
- HEIL M., AND McKEY D. 2003: Protective ant–plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 425–453.
- HERBEN T. 2004: Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. *Evolutionary Ecology* 18: 493–520.
- HERBEN T. AND HARA T. 2003: Spatial pattern formation in plant communities. *Morphogenesis and Pattern Formation in Biological Systems–Experiments and Models*. Springer Verlag, Berlin: 223– 235.
- HERBEN T., DURING H. J. AND LAW R. 2000: Spatio–temporal patterns in grassland communities. *The geometry of interactions: simplifying spatial complexity*. University Press, Cambridge: 48–64.

- HOLLAND J. N., CHAMBERLAIN S. A. AND MILLER T. E. X. 2011: Consequences of ants and extrafloral nectar for a pollinating seed-consuming mutualism: ant satiation, floral distraction or plant defense? *Oikos* 120: 381–388.
- HOLLAND J. N., BRONSTEIN J. L. 2008: Mutualism. *Encyclopedia of Ecology* 5: Oxford: Elsevier: 2485–2491.
- HOLZAPFEL C. AND ALPERT P. 2003): Root cooperation in a clonal plant: connected strawberries segregate roots. *Oecologia* 134: 72–77.
- HUMPHREY L. AND PYKE D. 2001: Ramet spacing of *Elymus lanceolatus* (thickspike wheatgrass) in response to neighbour density. *Canadian Journal of Botany* 79: 1122–1126.
- HUTCHINGS M. J. AND DE KROON H. 1994: Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25: 159–238.
- HUTCHINGS M. J. AND WIJESINGHE D. K. 1997: Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 390–394.
- CHAMBERLAIN S. C., HOLLAND J. N. 2009: Quantitative synthesis of context dependency in ant–plant protection mutualisms. *Ecology* 90: 2384–2392.
- CHAVE J. 2004: Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241–253.
- CHEN X. S., XIE Y. H., DENG Z. M., LI F., HOU Z. Y. 2010: A change from phalanx to guerrilla growth form is an effective strategy to acclimate to sedimentation in a wetland sedge species *Carex brevicuspis* (*Cyperaceae*). *Flora* 206: 347–350.
- CHEPLICK G.P. 1997: Responses to severe competitive stress in a clonal plant: differences between genotypes. *Oikos*, 79: 581–591.
- CHESSON P. 2000: Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- CHOMICKI G. RENNER S.S. 2015: Phylogenetics and molecular clocks reveal the repeated evolution of ant–plants after the late Miocene in Africa and the early Miocene in Australasia and the Neotropics. *New Phytologist* 207: 411–424.

- CHRISTIANINI A. V., OLIVEIRA P.S. 2009: The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. *Oecologia* 160: 735–745
- IBARRA-ISASSI J., SENDOYA S. F. 2016: Ants as floral visitors of *Blutaparon portulacoides* (A. St-Hil.) Mears (Amaranthaceae): an ant pollination system in the Atlantic Rainforest. *Arthropod-Plant Interaction* 10: 221–227.
- IKEGAMI M., WHIGHAM D. F., WERGER M. J. F. 2007: Responses of rhizome length and ramet production to resource availability in the clonal sedge *Scirpus olneyi* A. Gray. *Plant Ecology* 189: 247–259.
- JONGEJANS E., JORRITSMA-WIENK L. D., BECKER U., DOSTAL P., MILDEN M. AND DE KROON H. 2010: Region versus site variation in the population dynamics of three short-lived perennials. *Journal of Ecology* 98: 279–289.
- JÓNSDÓTTIR I. S., AND WATSON M. 1997: “Extensive physiological integration: an adaptive trait in resources limited environments?” *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden: 109–136.
- JONSON B. O., JÓNSDÓTTIR I. S. AND CRONBERG N. 1996: Clonal diversity and allozyme variation in populations of the arctic sedge *Carex bigelowii* (Cyperaceae). *Journal of Ecology* 84: 449–459.
- JUNKER R., CHUNG A. Y. C., AND BLÜTHGEN N. 2007: Interaction between flowers, ants and pollinators: additional evidence for floral repellence against ants. *Ecological Research* 22: 665–670.
- KERSCH M. F. AND FONSECA C. R. 2005: Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 86: 2117–2126.
- KRAHULEC F. 1991: *Spatial processes in plant communities*. Academia Press, Praha.
- LEVINE J. M. AND MURRELL D. J. 2003: The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 23: 549–574.
- LEWINSOHN T.M., CAGNOLO L. 2012: Keystones in a Tangled Bank. *American Association for the Advancement of Science* 335: 1449–1451.

- LIU F. H., LIU J. AND DONG M. 2016: Ecological Consequences of Clonal Integration in Plants. *Frontiers in Plant Science* 7: 770.
- LIU F. H., YE X. H., YU F. H. AND DONG M. 2006: Clonal integration modifies responses of *Hedysarum laeve* to local sand burial in MUUS sand land. *Journal of Plant Ecology* 30: 278–285.
- LIU H. D., YU F. H., HE W. M., CHU Y. AND DONG M. 2009: Clonal integration improve s compensatory growth in heavily grazed ramet populations of two in land– dune grasses. *Flora* 204: 298–305.
- LIU J., DONG M., MIAO S. L., LI Z., SONG M. H . AND WANG R. Q. 2006: Invasive alien plants in China: role of clonality and geographical origin. *Biological Invasions* 8: 1461–1470.
- LOVETT–DOUST L. 1981: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology* 69: 743–755.
- MA CH. C., ZHANGA J. H., GUOA H. Y., LI Q. F., XIEA L. N. AND GAOA Y. B. 2013: Alterations in canopy size and reproduction of *Caragana stenophylla* along a climate gradient on the Inner Mongolian Plateau. *Flora* 208: 97–103
- MACARTHUR R. W. 1984: *Geographical Ecology – Patterns in the Distributions of Species*. Princeton University Press, New Jersey: 288.
- MAGYAR G., KUN A., OBORNY B. AND STUEFER J. F. 2007: Importance of plasticity and decision–making strategies for plant resources acquisition in spatio– temporally variable environments. *New Phytologist* 174: 182–193.
- MAJERUS M. E. N., SLOGGETT J. J., GODEAU J. F., HEMPTINNE J. L. 2007: Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. *Population Ecology* 49: 15–27.
- MOGIE M. AND HUTCHINGS M. 1990: “Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plant”. In: VAN GROENENDAEL J., DE KROON H. eds: *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Adademic Publishing, The Hague: 3–22.

- NATHAN R. AND MULLER-LANDAU H. C. 2000: Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278–285.
- NESS J. H. 2006: A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos* 113: 506–514.
- NESS J. H., MOONEY K., LACH L. 2010: Ants as mutualists. In: LACH L., PARR C. L., ABBOTT K., eds: *Ant Ecology*. Oxford University Press, Oxford: 97–114.
- OBORNY B. AND BARTHA S. 1995: Clonality in plant communities – an overview. *Abstracta Botanica* 19: 115–127.
- OTSUS M. AND ZOBEL M. 2002: Small-scale turnover in a calcareous grassland, its pattern and components. *Journal of Vegetation Science* 13: 199–206.
- PELTZER D. A. 2002: Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides*, *Salicaceae*) invasion into prairie. *American Journal of Botany* 89: 494–499.
- PICKETT S. T. A. AND WHITE S. 1985: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando: 472.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RETANA J., PICÓ F.X., RODRIGO A. 2004: Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecochorous Mediterranean perennial herb. *Oikos* 105: 377–385.
- RICO-GRAY V., OLIVEIRA P. 2007: *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.
- ROILOA S. R., RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA S. AND FREITAS H. 2014: Effect of physiological integration in self/non-self genotype recognition on the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Journal of Plant Ecology* 7: 413–418.
- ROILOA S. R., RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA S., DELA-PEÑA E. AND FREITAS H. 2010: Physiological integration increases the survival and growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions* 12: 1815–1823.

- ROMERO G. Q., VASCONCELLOS J. AND TRIVELIN P. C. O. 2008: Spatial variation in the strength of mutualism between a jumping spider and a terrestrial bromeliad: evidence from the stable isotope N-15. *Acta Oecologica* 33: 380–386.
- ROSUMEK F. B., SILVEIRA F. A., NEVES F. D. S., BARBOSA N. P. D. U., DINIZ, L., OKI Y. AND CORNELISSEN T. 2009: Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, 160(3): 537–549.
- SAIZ H., BITTEBIERE A. K., BENOT M. L., JUNG V. AND MONY C. 2016: Understanding clonal plant competition for space over time: a fine-scale spatial approach based on experimental communities. *Journal of Vegetation Science* 27: 759–770
- SCHMID B., BAZZAZ F. A. 1987: Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connection. *Ecology* 73: 793–808.
- SCHUPP E. W., JORDANO P., GÓMEZ J. M. 2010: Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333–353.
- SINGH A., ZYTYNSKA S. E., HANNA R., WEISSER W. W. 2016: Ant attendance of the cotton aphid is beneficial for okra plants: deciphering multitrophic interactions. *Agricultural and Forest Entomology* 18(3): 270–279.
- SONG Y. B., YU F. H., KESER L. H., DAWSON W., FISCHER M., DONG M., ET AL. 2013: United westand, divided we fall: a meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia* 71: 317–327.
- STADLER B. AND DIXON A. F. G. 2005: Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36: 345–372.
- STADLER B., DIXON A. F. G. 1998: Why are obligate mutualistic interactions between aphids and ants so rare? In: NIETO J. M., DIXON A. F. G. (Eds): *Aphids in Natural and Managed Ecosystems*. University Leon, Leon: 271–278.
- STADLER B., DIXON A. F. G., KINDLMANN P. 2002: Relative fitness of aphids: effects of plant quality and ants. *Ecology Letters* 5: 216–222.
- STUEFER J. F. 1998: Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 47–60.

- STYRSKY J. D., EUBANKS M. D., 2007: Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 151–164.
- SVNESSON B. M., RYDIN H. AND CARLSSON B. A. 2005: Clonal plants in the community. In: VAN DER MAAREL E. (ed): *Vegetation ecology*. Blackwell, Oxford: 129–146.
- TRAGER M., BHOTIKA S., HOSTETLER J., ANDRADE GRODRIGUEZ-CABAL M., MCKEON C., ET AL. 2010: Benefits for plants in ant-plant protective mutualisms: a meta-analysis. *PLoS One* 5(12): e14308
- TSUJI K., HASYIM A. AND NAKAMURA K. 2004: Asian weaver ants, *Oecophylla smaragdina*, and their repelling of pollinators. *Ecological Research* 19: 669–673.
- VAN KLEUNEN M. AND STUEFER J. F. 1999: Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling. *Oikos* 85: 135–145.
- VANDER WALL S. B., KUHN K. M., BECK M. J. 2005: Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86: 801–806.
- WANG J. C., SHI X., YIN L. K. AND ZHANG D. Y. 2011: Role of clonal integration in life strategy of sandy dune plant, *Eremosparton songoricum* (LITV.) Vass (*Fabaceae*): experimental approach. *Polish Journal of Ecology* 59: 455–461.
- WATT A. S. 1947: Pattern and Process in the Plant Community. *The Journal of Ecology* 35:1–22.
- WEBER M. G., KEELER K. H. 2013: The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany* 111: 1251–1261.
- WILLMER P. G., NUTTMAN C. V., RAINE N. E., STONE G. N., PATTRICK J. G., HENSON K. ET AL. 2009: Floral volatiles controlling ant behaviour. *Functional Ecology* 23: 888–900.
- WILSON J. B. 2011: The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science* 22: 184–195.

- XIE X. F., SONG Y. B., ZHANG Y. L., PAN X. AND DONG M. 2014: Phylogenetic meta-analysis of the functional traits of clonal plants foraging in changing environments. PLoS One 9: e107114.
- YE X. H., YU F. H., DONG M. 2006: A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. Annals of Botany 98: 187–191.
- YU F. H., DONG M. AND ZHANG C. Y. 2002: Intraclonal resources sharing and functional specialization of ramets in response to resources heterogeneity in three stoloniferous herbs. Acta Botanica Sinica 44: 468–473.
- YU F. H., CHEN Y. F., AND DONG M. 2001: Clonal integration enhance survival and performance of *Potentilla anserina*, suffering from partial sand burial on Ordos Plateau, China. Evolutionary Ecology 15: 303–318.
- YU F. H., WANG N., ALPERT P., HE W. M. AND Dong M. 2009: Physiological integration in an introduced, invasive plant increases its spread into experimental communities and modifies their structure. American Journal of Botany 96: 1983–1989.
- YU F. H., WANG N., HE W. M. AND DONG M. 2010: Effects of clonal integration on species composition and biomass of sand dune communities. Journal of Arid Environments 74: 632–637.
- YU F. H., WANG N., HE W. M., CHU Y. AND DONG M. 2008: Adaptation of rhizome connections in drylands: increasing tolerance of clones to wind erosion. Annals of Botany 102: 571–577.
- YU F.H., DONG M. AND KRUSI B. 2004: Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survives and burial in an inland dune. New Phytologist 162: 697–704.
- ZHANG S., ZHANG Y., MA K. 2012: The ecological effects of the ant-hemipteran mutualism: a meta-analysis. Basic and Applied Ecology 13: 116–124.
- ZUIDEMA P.A., DE KROON H. AND WERGER M. J. A. 2007: Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. Ecological Applications 17: 118–128.

ZYTYNSKA S. E., WEISSER W. W., 2016: The effect of plant within species variation on aphid ecology. In: VILCINSKAS A. (Ed.): *Biology and Ecology of Aphids*. CRC Press, Boca Raton: 153–170.

9. Seznam obrázků

Obrázek 1: Zavlažovací systém nádob	22
Obrázek 2: Schéma osazení nádob	23
Obrázek 3: Mravenčí hnízdo v rostlině <i>Carex elongata</i>	26
Obrázek 4: Závislost absolutních přírůstků na činnosti mravenců v 1.sezoně.....	27
Obrázek 5: Závislost absolutních přírůstků na činnosti mravenců ve 2.sezoně.	29
Obrázek 6: Závislost absolutních přírůstků na činnosti mravenců ve 3.sezoně	31
Obrázek 7: Závislost hmotností biomasy a semen na činnosti mravenců.	33

10. Přílohy

10.1 Příloha č. 1: Rozložení nádob pod zastiňovací konstrukcí



10.2 Příloha č. 2: Porovnání počtu podzemních výhonku *Calamagrostis canescens* v nádobách s činností mravenců a bez činnosti mravenců



Podzemní propojení *Calamagrostis canescens* bez působení mravenců



Podzemní propojení *Calamagrostis canescens* při působení mravenců