

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Společné funkční vlastnosti myrmekochorních druhů rostlin
České republiky a sezónní a denní dynamika odnosu diaspor
všivce lesního (*Pedicularis sylvatica*) mravenci

Diplomová práce

Bc. Vojtěch Študent

Školitel: Prof. RNDr. Jan Šuspa Lepš, CSc.

Konzultant: RNDr. Petr Klimeš, PhD.

České Budějovice 2012

Študent, V., 2012: Společné funkční vlastnosti myrmekochorních druhů rostlin České republiky a sezónní a denní dynamika odnosu diaspor všivce lesního (*Pedicularis sylvatica*) mravenci. [Traits of myrmecochorous plants of the Czech Republic and a seasonal and daily seed's removal dynamics of lousewort (*Pedicularis sylvatica*) by ants. Mgr. Thesis, in Czech.] - 56 p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

All potential myrmecochorous plants of the Czech Republic have been detected from different published sources. My study aims to describe common traits of myrmecochorous plants of the Czech flora. One of myrmecochores, lousewort (*Pedicularis sylvatica*), was chosen for the purpose of finding peaks in seed removal by a *Myrmica scabrinodis* ant species during a day and year.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval samostatně, pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne:

.....
Vojtěch Študent

Poděkování:

Děkuji kolektivu pod vedením Milana Chytrého za poskytnutí dat z ČNFD

Šuspo, díky za Tvoji pomoc bez které by má diplomka nikdy nevznikla

Za pomoc v terénu děkuji Veru a Marušce

Děkuji Jakubovi Těšitelovi za jeho statistickou pomoc

Za konzultace a příjemný pokec díky Pavlovi F. a Áje V.

Za „mravenčení“ Pavlovi P. a Petrovi K.

Milá rodino, konečně hotovo

1 Úvod.....	5
1.1 Myrmekochorie.....	5
1.2 Masičko	5
1.3 Predace.....	7
1.4 Transport.....	8
1.5 Vzdálenost	10
1.6 Synchronizace	10
1.7 Osud diaspory a masička	11
1.8 Klíčení	12
1.9 Diagram popsaných jevů	14
2 Metodika.....	16
2.1 Myrmekochori České republiky a jejich funkční vlastnosti.....	16
2.1.1 Soubor myrmekochorních druhů rostlin.....	16
2.1.2 Vlastnosti rostlinných druhů České republiky	17
2.1.3 Analýza dat funkčních vlastností druhů rostlin.....	21
2.2 Hierarchický rozklad fylogenetické variability	22
2.3 Zastoupení myrmekochorních druhů rostlin v ČNFD.....	23
2.4 Sezónní a denní dynamika odnosu diaspor všivce lesního (<i>Pedicularis sylvatica</i>).....	24
2.4.1 Uspořádání experimentu	24
2.4.2 Statistické zpracování odnosových experimentů	25
3 Výsledky.....	26
3.1 Myrmekochorní druhy rostlin na území České republiky.....	26
3.2 Společné funkční vlastnosti myrmekochorních druhů rostlin	26
3.3 Hierarchický rozklad fylogenetické variability.....	27
3.4 Zastoupení myrmekochorních druhů rostlin v ČNFD.....	27
3.5 Sezónní a denní dynamika odnosu diaspor všivce lesního (<i>Pedicularis sylvatica</i>).....	30
4 Diskuse	38
4.1 Myrmekochorní druhy rostlin na území České republiky.....	38
4.2 Společné funkční vlastnosti myrmekochorních druhů rostlin	38
4.3 Hierarchický rozklad fylogenetické variability	41
4.4 Zastoupení myrmekochorních druhů rostlin v ČNFD.....	41
4.5 Sezónní a denní dynamika odnosu diaspor všivce lesního (<i>Pedicularis sylvatica</i>).....	42
4.6 Závěr k odnosovým experimentům.....	45
5 Závěr	46
5.1 Obecný závěr	46
5.2 Odnosové experimenty	46
6 Použitá literatura	47
7 Přílohy.....	53

1 Úvod

1.1 Myrmekochorie

Myrmekochorie, tedy šíření diaspor mravenci, je považována za typ zoochorie, který je úzce svázán s výskytem masíčka, tzv. elaiosomu. Terminus *technicus* elaiosom a myrmekochorie pravděpodobně poprvé užil již na začátku 20. století Rutger Sernander (Sernander 1906).

Výsledky Lengyela (Lengyel et al. 2009) poukazují na myrmekochorii jako na jednu z klíčových evolučních inovací, která krytosemenným rostlinám zajistila jejich světovou diversitu. Myrmekochorii označuje do té doby za nejukázkovější příklad vlivu mutualismu na globální diversifikaci rostlin. Tento mutualismus se vyvinul u krytosemenných rostlin nejméně stokrát nezávisle a využívá jej přes 11000 druhů v nejméně 77 čeledích (Lengyel et al. 2010). Pro vysvětlení selektivních výhod plynoucích z myrmekochorie bylo navrženo několik hypotéz (Beattie 1985), které budou probrány níže. Jedná se především o možnost vyhnout se predátorovi (predator-avoidance hypothesis), kompetici (parent-offspring hypothesis či také dispersal distance hypothesis) nebo se šířit na vhodná stanoviště (directed dispersal hypothesis). Giladi (Giladi 2006) shrnul dosavadní poznatky a důkazy pro jednotlivé hypotézy.

1.2 Masíčko

Masíčko (elaiosom, caruncula) je na tuky bohatý přívěšek, který je dle všeho zásadní pro odnos diaspory (Brew et al. 1989; Skidmore and Heithaus 1988), neboť mravenci jsou schopni rozeznat velikost odměny v podobě masíčka a uzpůsobit tomu svoji strategii. Bez této selektivní strategie by rozšiřovaly všechny myrmekocorní druhy stejnou měrou, a to nečiní (Lanza et al. 1992; Oostermeijer 1989; Pfeiffer et al. 2010; Servigne and Detrain 2009).

Masíčko temperátních bylinných druhů je tvořeno především tuky (60 %), aminokyselinami (22 %), sacharidy (11 %) a bílkovinami (7 %). Není překvapivé, že se obsah látek v masíčku mezi druhy liší (Lanza et al. 1992; Pfeiffer et al. 2010). Zajímavější jsou obsahové poměry jednotlivých složek v masíčku, které nejsou stálé a mohou se lišit mezi populacemi i uvnitř populací (Boieiro et al. 2012), v průběhu roku (Peternelli et al. 2008) nebo meziročně (Boulay et al. 2006).

V masíčku jsou nejčastěji zastoupeny na dusík bohaté aminokyseliny, například histidin (Brew et al. 1989; Fischer et al. 2008). Pokud se podíváme detailněji na obsah

mastných kyselin v masíčku, nejhojněji zastoupená je kyselina olejová, ať už ve formě triglyceridů, diglyceridů či volně (Boulay et al. 2006). Obecně je kyselina olejová identifikována jako hlavní mastná kyselina v masíčku myrmekochorních rostlin (Boieiro et al. 2012; Brew et al. 1989).

Všeobecně se má za to, že chemické signály jsou pro mutualistický vztah mezi mravenci a rostlinami klíčové (Pfeiffer et al. 2010) a pokud vezmeme v úvahu, že kyselina olejová byla ve studii Wilsona (Wilson et al. 1958) jediným chemickým spouštěčem „corpse-carrying behavior“ u mravenců, máme tady nasnadě chemický klíč, který zodpovídá za odnos diaspor mravenci. Ve výsledcích mně známých studií je kyselina olejová označena za nejslibnějšího kandidáta pro spouštění „seed-carrying behavior“ u mravenců (Brew et al. 1989; Gordon 1983; Lanza et al. 1992; Pfeiffer et al. 2010; Skidmore and Heithaus 1988).

Mravenci reagují i na specifickou konfiguraci kyseliny olejové, kdy na její diester (1,2-diolein) reagují jako na samotné masíčko, kdežto o triester či monoester (1,3-diolein, monolein) nejeví zájem (Brew et al. 1989; Skidmore and Heithaus 1988). Kyselina olejová sama o sobě však nemusí hrát hlavní roli v míře odnosu diaspor, jak ukázal Boulay (Boulay et al. 2006), kdy v jeho studii dvou populací *Helleborus foetidus* ve Španělsku byla frekvence odnosů diaspor ovlivněna složením mastných kyselin v masíčku, ne prostým zastoupením kyseliny olejové.

Pokud by však kyselina olejová u mravenců vyvolávala pouze „corpse-carrying behavior“ (Wilson et al. 1958), diaspora by byla odstraněna na skládku a výživná hodnota masíčka by byla ztracena. Na tuto polemiku odpovídá studie Gordona (Gordon 1983), ze které vyplývá, že kyselina olejová u mravenců vyvolává různé typy chování. Obecně můžeme říci, že pro mravence je kyselina olejová signálem pro zdroj potravy nebo pro odpad, záleží na převládajícím sociálním chování kolonie.

Brew (Brew et al. 1989) navrhl tři nevylučující se hypotézy vysvětlující odpověď mravenců na obsah látek v masíčku:

- I) masíčko je nesespecifický zdroj potravy
- II) určité látky v masíčku jsou esenciální pro výživu mravenců
- III) určité frakce v masíčku vyvolávají specifické chování mravenců

Dle závěrů mně známých studií na obsah látek v masíčku myrmekochorních rostlin (citace viz výše), se přikláním ke kombinaci hypotézy II a III.

1.3 Predace

Hlavními predátory myrmekochorních diaspor jsou hlodavci (Culver and Beattie 1978; Ness and Bressmer 2005), kteří si s mravenci o diasporu konkurují. Vzhledem k jejich soumravné/noční aktivitě je z pohledu rostliny výhodné plodit přes den a také tak činí (Boulay et al. 2007a; Turnbull and Culver 1983). Hlodavci se nesoustředí pouze na na zem spadlé diasporu a před samotnou dehiscencí (samovolné pukání plodů při dozrání diaspor) mohou být diasporu predovány také a to nejen hlodavci (Boieiro et al. 2010; Heithaus 1981; Kjellsson 1985b).

Významnou skupinou, která preduje buď celou diasporu anebo se specializuje na samotné masíčko, jsou pozemní brouci (Kjellsson 1985b; Ohara and Higashi 1987; Ohkawara and Higashi 1994; Ohnishi and Suzuki 2011). S těmi si mravenci mohou přímo konkurovat, neboť jsou schopni ovlivnit jejich chování. Pokud se dostanou do přímé interakce, ukazuje se, že mravenci svoji aktivitou mohou velikostí srovnatelné predátory odradit (Ohnishi and Suzuki 2011). Některé další skupiny se na predaci na zem spadlých diaspor podílí, zmíním například kraba *Gecarcinus lateralis* (Salazar-Rojas et al. 2012).

Rozpětí míry predace diaspor myrmekochorních rostlin se pohybuje od jednotek procent (Ruhren and Dudash 1996; Turnbull and Culver 1983) až po téměř 100 % predaci (Culver and Beattie 1978; Heithaus 1981; Ohkawara and Higashi 1994). Tato nevyváženost v predačním tlaku napovídá, že pro rostlinu je v některých případech odůvodněné snažit se predátorovi vyhnout. Ukazuje se, že dehiscence, aktivita mravenců a aktivita predátorů jsou spolu často korelovány (Ness and Bressmer 2005; Ness and Morin 2008).

Je zřejmé, že masíčko je zásadní pro nalezení diaspor mravenci, kdy její lokalizace nastává až po kontaktu anten mravence a jejího povrchu. Zdá se, že zrakové a čichové podněty nejsou pro nalezení diaspor dostatečné (Sheridan et al. 1996). Predátoři zajímaví se primárně o semeno (Boyd 2001) ho však k detekci diaspor používají také (Christian and Stanton 2004) a proto je nasnadě, že výskyt masíčka pozitivně koreluje s mírou predace diaspor (Heithaus 1981). Ponechání masíčka na semeni dále zvyšuje pravděpodobnost napadení diaspor dalšími „nepřáteli“, kteří snižují jejich klíčivost (Christian and Stanton 2004).

Z výše uvedeného plyne, že masíčko přichycené k semeni v případě selhání mravenců není zrovna výhodnou záležitostí, neboť atraktivita diaspor pro mravence s postupujícím časem klesá (Heithaus et al. 2005; Mark and Olesen 1996) a míra efektivity šíření je závislá na době, kterou je propagule vystavena vnějším podmínkám. Každý

myrmekochor má pravděpodobně s různým stupněm náchylnosti k vysychání masíčka určenou dobu, po kterou je pro mravence atraktivní. Pokusy s rehydratací masíček druhů *Chelidonium majus* a *Viola odorata* (Servigne and Detrain 2009) ukazují, že atraktivita diaspor se může obnovit na původní úroveň a to i přes měsíc dlouhé vysychání. Tento mechanismus může být výhodný v případech, kdy hrozí, že mravenci budou diasporami myrmekochorních rostlin nasyceni (Heithaus et al. 2005). Výsledky naznačují, že masíčka díky vysychání a následné rehydrataci opakovaně lákají mravence a tím zvyšují pravděpodobnost úspěšné disperse diaspor. Totéž však platí pro jejich predátory.

1.4 Transport

Výsledkem odnosových experimentů (tzv. kafeteria testů) je podíl ne/odnesených diaspor z nabídky na podložce. Tyto poměry se porovnávají mezi různými druhy a nepřeberným počtem dalších artiklů, například diaspor bez masíčka, samotného masíčka, kuličky napuštěné kyselinou olejovou, etc. (záleží na fantazii autora). Tyto experimenty se velice často uskutečňují v laboratoři za podmínek odlišných od podmínek reálných. Z malého počtu opakování, diaspor, druhů mravenců i druhů myrmekochorních rostlin se vyvozují závěry, které jsou přinejmenším diskutabilní.

Co tyto kafeteria testy skutečně říkají o odnosové dynamice a trendech, které probíhají v reálném prostředí, je bohužel nesnadné odhadnout. Nechci kritizovat autory těchto studií (některé jsou mimochodem skvělé, např. (Heithaus et al. 2005), upozorňuji však na fakt, že některé výsledky jsou sice signifikantně průkazné a publikovatelné, nicméně o realitě říkají pramálo.

Běžná praxe při odnosových experimentech je užívání zamražených diaspor. V literatuře je možné dohledat, že míra odnesených diaspor se neliší mezi čerstvými a zamraženými (Guitian and Garrido 2006; Servigne and Detrain 2009). Z mých vlastních zkušeností usuzuji, že manipulace, přeprava, zamražení a skladování diaspor hraje v odnosových experimentech významnou roli, je to však pouze nepodložený osobní názor. V naší skupině k tématu budou vbrzku i relevantní data (Konečná M., úst.sd.), která spíše podporují názor, že manipulace s diasporami ovlivňuje míru odnosů mravenci.

Funkcí transportu diaspor může být uniknutí predátorovi (Heithaus 1981), vyloučení kompetice mezi potomkem a mateřskou rostlinou (Kalisz et al. 1999) a/nebo doprava na stanoviště, které je vhodné ke klíčení (Kjellsson 1991). Disperzní křivka dosažené vzdálenosti diaspor myrmekochorních rostlin rychle dosáhne svého vrcholu (desítky

centimetrů) s následným poklesem a dlouhým „ocasem“. Tato křivka odpovídá situaci, kdy jsou vhodná místa pro uchycení semenáček vzácná (Andersen 1988).

Myrmekochorie je řazena mezi difusní mutualismy, kdy mravenci nejsou specializováni na určitý druh či fylogeneticky příbuznou skupinu myrmekochorních rostlin (Culver and Beattie 1978). Realita odpovídá tomu, že nejběžnější druh na lokalitě je zároveň velice často nejčastějším dispersním vektorem diaspor (Boulay et al. 2007b; Ohkawara et al. 1996). Celkové počty druhů mravenců roznášející diasporu ale mohou být vysoké (Bas et al. 2009).

Samozřejmě ne všichni mravenci diasporu rozšiřují (Culver and Beattie 1978), některé granivorní druhy se semeny živí, jiní je ignorují, další diasporu rozšiřují neefektivně (Espadaler and Gomez 1996; Ness et al. 2009). Pojem „high-quality disperser“ vhodně popisuje Hughes (Hughes and Westoby 1990).

Masíčko je spouštěcím mechanismem pro odnos diasporu (kapitola 1.2). Důkazem je i to, že v případě možnosti výběru mezi samotným masíčkem a diasporou se mravenci rozhodují ve prospěch masíčka (Bas et al. 2009; Oostermeijer 1989) a míra odnosu samotného masíčka je vyšší než diasporu (Heithaus et al. 2005).

Že mravenci dokáží rozpoznat velikost odměny, kterou jim masíčko poskytne v poměru k úsilí, které musí na odnos diasporu vynaložit, je patrné z výsledků Marka (Mark and Olesen 1996), kdy u druhu *Hepatica nobilis* mravenci nejdříve preferovali diasporu s největším masíčkem a poté diasporu s vyšším poměrem mezi masíčkem a samotným semenem. Váhy masíčka a semene jsou spolu tedy pozitivně korelovány (Ohkawara and Higashi 1994; Servigne and Detrain 2009). Navíc je dle výsledků Edwardse (Edwards et al. 2006) tento vztah alometrický a nezávislý na fylogenetické příbuznosti myrmekochorních druhů.

Ke konci této kapitoly zmíním, že mravenci neodnášejí nejefektivněji diasporu myrmekochorních druhů, se kterými přichází nejčastěji do kontaktu, ale oportunisticky vybírají ty s největším masíčkem (Peters et al. 2003). Smith (Smith et al. 1989) ale ze svých výsledků vyvozuje, že myrmekochorie je frekvenčně závislá. Tedy, že čím je myrmekochorní druh na dané lokalitě vzácnější, tím častěji bude mravenci preferován před druhy na lokalitě zastoupenějšími. Tento názor je ojedinělý.

Celkově vzato, výše uvedené výsledky předpokládají selekční tlak na větší masíčka v poměru k semení, avšak protichůdné faktory (fyziologická a anatomická omezení, predace, etc.) tento tlak pravděpodobně vyvažují.

1.5 Vzdálenost

Průměrná dispersní vzdálenost myrmekochorie je 96 centimetrů (Gomez and Espadaler 1998). Vzdálenosti v řádu desítek centimetrů od matečné rostliny jsou zdokumentované v celé řadě studií (Guitian et al. 2003; Ohkawara and Higashi 1994; Ohkawara et al. 1996; Ohkawara et al. 1997). Tyto vzdálenosti rozhodně nejsou zanedbatelné, dokáží totiž snížit kompetici mezi mateřskou rostlinou a potomkem (Kalisz et al. 1999).

Maximální i průměrné dispersní vzdálenosti diaspor myrmekochorních druhů pozitivně korelují s velikostí daného druhu mravence (Ness et al. 2004). Maximální dosaženou zaznamenanou vzdáleností do roku 2006 na severní polokouli je 70 metrů (Gomez and Espadaler 1998). Mravenci však nejsou jediným dispersním vektorem, mezi další můžeme překvapivě řadit vosy a včely, které dokáží diasporu šířit na vzdálenosti desítek (stovek?) metrů (Jules 1996; Zettler et al. 2001). Jejich reálný příspěvek k šíření myrmekochorů však prozatím neznáme.

Diasporu myrmekochorů nejsou vždy nesený do nejbližšího mraveniště (Andersen 1988) a mravenci nejsou v efektivitě odnosu diaspor do mraveniště rozhodně stoprocentní. „Neatraktivní“ diasporu mravenci nejen méně odnášejí, ale také je po cestě do mraveniště častěji nechávají ležet. Naopak „atraktivní“ diasporu jsou sice asi v polovině případů upuštěny, avšak jiné dělnice je ve většině případů naleznou a odnášejí dále (Gorb and Gorb 1999).

Myrmekochorie je spojena s nižší mírou migrace oproti jiným dispersním mechanismům (epizoochorie, endozoochorie), avšak při srovnání uvedených možností šíření na základě individuí, které doputovaly nejdále, se mezi nimi rozdíly stírají (Brunet and von Oheimb 1998). Vysvětlením mohou být ojedinělé dlouhé disperse myrmekochorních druhů, které jsou způsobené jiným dispersním vektorem (Jules 1996, Chlumský et al. 2012).

1.6 Synchronizace

Myrmekochorie jasně redukuje míru predace diaspor (Heithaus 1981; Ohkawara and Higashi 1994), proto je synchronizace dehiscence a aktivity mravenců jedním z klíčových faktorů určujících, zda budou diasporu predovány či efektivně šířeny (Boulay et al. 2007a; Turnbull and Culver 1983).

Jednou z dobře dokumentovaných vlastností myrmekochorních druhů rostlin je jejich časné kvetení oproti rostlinám bez masíčka. Myrmekochorní rostliny v lesních habitatech kvetou asi o čtyři týdny dříve než-li rostliny bez masíčka, období plození však mají podobné.

Odůvodněným názorem autorů je, že myrmekokochoři vkládají do vývoje semene s přívěskem více energie než rostliny bez masíčka a to vyúsťuje v časnější kvetení. To by velice elegantně a jednoduše vysvětlovalo, proč myrmekokochoři dříve kvetou (Guitian and Garrido 2006).

Pokud se však podíváme na klíčovou studii v této oblasti myrmekochorie, zjistíme, že myrmekochorní rostliny kvetly opět dříve než rostliny bez masíčka, ale navíc i plodily dříve, a to v průměru o sedm týdnů. Jedná se o studii, která zjistila plození a kvetení u téměř 280 druhů! V souvislosti s aktivitou mravenců, která kulminovala v průběhu května až července, autoři usuzují, že brzká fenologie masíčko nesoucích rostlin je adaptací na jejich způsob šíření (Oberrath and Bohning-Gaese 2002). Další autoři (Boulay et al. 2007a; Ohkawara et al. 1997) přišli s obdobnými výsledky, kdy období dehiscence pozitivně korelovalo s maximální aktivitou druhu mravence, který diasporu šířil nejefektivněji. Sami autoři však přiznávají, že to samo o sobě nemůže být důkazem selekčního tlaku a tím vytvořených adaptací.

Druhy rodu *Viola* plodící dvakrát za rok mohou být ukázkovým příkladem, jak se z efektivní disperse na jaře, může míra odnosu diaspor snížit až o 80 % během letních měsíců. Důvodem je snížená mravenčí aktivita a znatelně menší zájem o diasporu myrmekochorních rostlin a to přesto, že letní diasporu disponují větším masíčkem (Culver and Beattie 1978).

Jednoduchým vysvětlením synchronizace stále zůstává, že myrmekokochoři i mravenci odpovídají shodně na abiotické faktory prostředí, především na teplotu (Warren et al. 2011). K nalezení jsou i jiné názory (Hughes and Westoby 1990).

1.7 Osud diasporu a masíčka

Většina prací, které se zabývají myrmekochorií, je založena na odnosových experimentech (kapitola 1.3), které přinášejí rychlé a relativně jednoduše publikovatelné výsledky. Mnohem hůře identifikovatelnými ale o to zajímavějšími procesy jsou ty, které se dějí přímo v mraveništi.

Dle nepřímých důkazů se vyvozuje, že masíčkem jsou krmeny především larvy mravenců, které jsou následkem toho těžší a lépe přežívají zimu (Gammans et al. 2005). Mravenci opravdu ve srovnání s běžně užívanou směsí pro jejich krmení v experimentálních podmínkách („*Bhatkar diet*“) preferují masíčka (Fischer et al. 2005) a semena s masíčkem v některých případech dopravují přímo k larvám (Servigne and Detrain 2010).

V experimentech s přidáním masíček do potravní nabídky se kolonie lišily v několika aspektech. Především masíčko pozitivně ovlivňovalo počet nových dělnic (Fokuhl et al. 2007) a korelovalo s počtem královen, které byly v mraveništi nalezeny (Morales and Heithaus 1998). Výsledky Fokuhla (Fokuhl et al. 2012) ukazují, že se zvyšující se dávkou masíček druhu *Chelidonium majus* pozitivně koreluje produkce sexuálního potomstva a váha kukel samic byla vyšší než u samců. Další trendy jako kladení více vajíček a vyšší přežívání potomstva byly pozorovatelné (Fokuhl et al. 2007). Marussich (Marussich 2006) došel k jiným závěrům.

Výše uvedené výsledky jsou důkazem o profitu mravenců za služby, které myrmekochorním rostlinám poskytují. Zároveň podporují hypotézu, že masíčko je zdroj kvalitativní povahy. K opačným závěrům došel Bono (Bono and Heithaus 2002), který ve své práci využil radioaktivního značení masíčka a zjistil, že masíčkem se krmí všechny kasty mravenců. Přesto je v mraveništi viditelný trend, který ukazuje, že masíčkem jsou preferenčně krmeny larvy (Fischer et al. 2005; Fokuhl et al. 2012; Servigne and Detrain 2010).

Nejen chemismus masíčka ale i morfologie semene ovlivňuje jeho osud. Pokud je semeno opatřeno masíčkem, ale zbytek semene je hladký, pravděpodobnost ponechání semene v mraveništi je větší, neboť po odstranění masíčka mravencům chybí přívěsek pro jeho odnos (Gomez et al. 2005). Pokud semena zůstanou ponechána v mraveništi, snižuje se jejich predace a zároveň se zvyšuje semenná banka daného druhu, což může hrát nezastupitelnou roli v často disturbovaných habitatech (Christian and Stanton 2004).

Ačkoli diaspory myrmekochorů po odstranění masíčka mohou zůstat v mraveništi, většina jich je pravděpodobně vynesena mimo hnízdo (Dostál 2005). Odstraňování semen z mraveniště může být relativně rychlý děj. Po odstranění masíčka se semena v hnízdě druhu *Myrmica rubra* v průměru zdržela 132 minut v případě druhu *Viola odorata*, semena druhu *Chelidonium majus* se v mraveništi „ani neohřála“ (22 minut) (Servigne and Detrain 2010).

1.8 Klíčení

Vzhledem k obtížnému sledování diaspor bylinných druhů a následnému zjištění jejich osudu v přírodních podmínkách poté, co byly mravenci rozšířeny po lokalitě, jsou tyto studie vzácností, výjimkou je práce Winklera (Winkler and Heinken 2007). Novinkou v dohledávání diaspor je označení každé diaspory kovovým přívěskem, který je vpraven dovnitř injekční jehlou. Výhodou této metody je relativně velké procento nalezených diaspor

v opadu (>60 %), mezi nevýhody patří detekce do 4 cm hloubky půdního profilu a časová náročnost (Canner and Spence 2011). Bohužel ani tato metoda nedovoluje sledování dalších klíčových procesů, především klíčení a přežívání semenáčků.

Rozdíly mezi klíčením jedinců šířených mravenci a bez tohoto disperzního vektoru se podařilo zjistit díky technice značení diaspor pomocí radioaktivních isotopů, která zajistila znovunalezení asi 70 procent označených diaspor. Myrmekochorie zaručila snížení pravděpodobnosti kompetice mezi dvěma semenáčky stejného jedince na třetinu až polovinu (Kalisz et al. 1999).

Druhou studií, která byla schopna zdokumentovat průběh disperse až po klíčení těchto diaspor a kriticky zhodnotit do té doby publikované údaje na toto téma, došla k závěrům, že myrmekochorie signifikantně pozitivně ovlivňuje počty semenáčků, vzdálenost od mateřské rostliny a zajišťuje jejich rovnoměrnější rozmístění („*non-leptokurtic*“) (Horvitz and Schemske 1994).

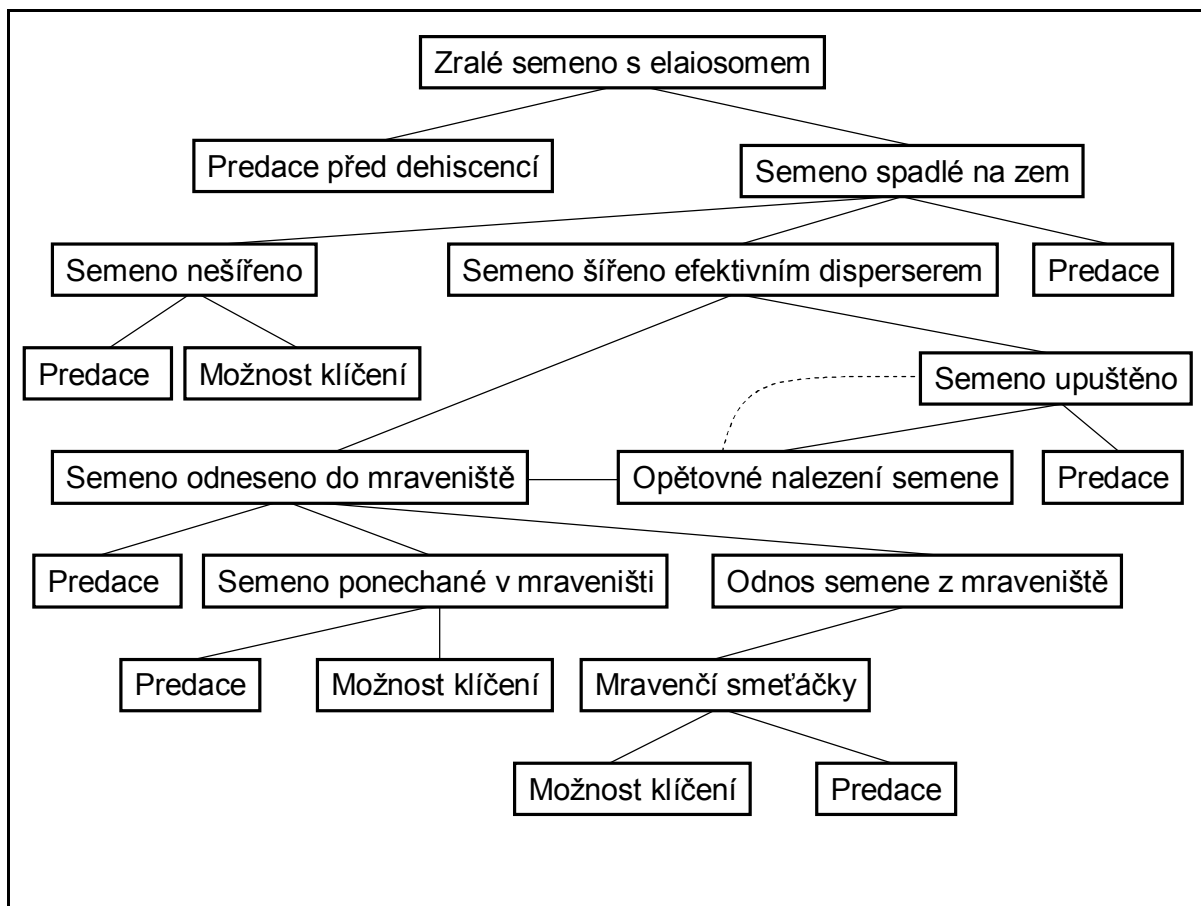
Pro kompletnější výčet je třeba zmínit výsledky Kjellsona (Kjellsson 1991), které ukázaly na dlouhodobé trendy v přežívání semenáčků myrmekochorního druhu ostřice kulonosné (*Carex pilulifera*). Data jasně ukazují na vyšší přežívání semenáčků šířených mravenci (72 % po 5 letech) oproti semenáčkům bez přispění mravenců (13 %). Také růstová rychlost a plodivost byla vyšší u diaspor šířených mravenci. Vadou na kráse je, že autorka rozdělila semenáčky do skupin na ne/šířeno mravenci pouze na základě vzdálenosti od nejbližší dospělé rostliny svého druhu.

Výsledky, které porovnávaly klíčení semen a diaspor se rozcházejí. V několika případech odstranění masíčka nemělo na klíčení vliv (Christian and Stanton 2004), jinde odstranění masíčka silně pozitivně korelovalo s mírou klíčení (Ohkawara 2005). Z výsledků dalších prací, které se tímto tématem zabývaly okrajově, je patrný trend ukazující, že projití diaspor mraveništěm má pozitivní vliv na jeho klíčení (Culver and Beattie 1978; Salazar-Rojas et al. 2012). Zajímavým a prozatím málo studovaným tématem myrmekochorie je dlouhodobé přežívání semenáčků, které ne/prošly mraveništěm. Osamocený výsledek Culvera (Culver and Beattie 1978) ukazuje na lepší přežívání semenáčků, které mraveništěm prošly.

Ačkoli jsou diaspor myrmekochorních rostlin odnášeny do mraveniště a nezanedbatelné množství také v mraveništi zůstane, myrmekochoři přímo v aktivních mraveništích v našich podmínkách nerostou. Zato se nenáhodně častěji vyskytují na okraji mraveniště než kdekoli jinde (Kovar et al. 2001; Oostermeijer 1989).

1.9 Diagram popsaných jevů

Diagram popsaných jevů (obrázek 1) slouží k orientaci, které možné cesty myrmekochorních diaspor jsou v textu popsány. Tento diagram neuvádí všechny možnosti, které mohou nastat, ale slouží jako schéma, které poskytuje vhled do problematiky.



Obrázek 1. Diagram prezentující možné cesty myrmekochorních diaspor popsané v úvodu.

Cíle práce

- Detekovat potenciální myrmekochorní druhy rostlin České republiky.
- Vytvořit soubor dat s funkčními vlastnostmi rostlin České republiky a za pomoci ordinačních analýz určit, které z funkčních vlastností jsou schopny předpovědět, zda rostlina bude myrmekochorní, či nikoli.
- Za pomoci hierarchického rozkladu fylogenetické variability určit, které fylogenetické úrovně jsou pro výskyt myrmekochorie určující, tedy na jaké fylogenetické úrovni se myrmekochorie koncentruje.
- Na základě porovnání souboru myrmekochorních druhů rostlin s Českou národní fytoecologickou databází určit na myrmekochorní druhy bohaté vegetační třídy a abiotické faktory, které mohou výskyt myrmekochorních druhů rostlin ovlivnit.
- Provést odnosové experimenty v průběhu dne i roku s myrmekochorním druhem *Pedicularis sylvatica* a zjistit denní a roční variabilitu v míře odnosu diaspor v závislosti na aktivitě mravence druhu *Myrmica scabrinodis*.

2 Metodika

2.1 Myrmekokochoři České republiky a jejich funkční vlastnosti

2.1.1 Soubor myrmekochorních druhů rostlin

Pro zjištění, kolik potenciálních myrmekochorních druhů rostlin roste na území České republiky, jsem použil tyto zdroje:

On-line databáze

- BIOLFLOR: Search and information system on vascular plants in Germany (Klotz et al. 2002)
- LEDA: A database of plant life-history traits of North West Europe (Kleyer et al. 2008)
- ECOFLORA: Ecological Flora of the British Isles (Fitter and Peat 1994)

Knižní zdroje

- Květena ČR
(Slavík 1995, 1997, 2000; Hejný and Slavík 1990, 1992, 1997; Slavík and Štěpánová 2004)
- Comparative Plant Ecology: A functional approach to common British species
(Grime et al. 2007)
- Entwurf einer Monographie der Europäischen Myrmekochoren (Sernander 1906)
- Etude expérimentale et comparative de la myrmécochorie: le cas des fourmis dispersatrices *Lasius niger* et *Myrmica rubra* (Servigne 2008)

Jednotlivé soubory dat ze všech výše zmíněných literárních pramenů jsem sloučil a vytvořil seznam druhů rostoucích v České republice, které jsem synonymizoval dle Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002). Pro další případné užití jsem sestavil další soubor dat, který obsahuje druhy, u kterých kdy byl zaznamenán mravenec jako dispersní vektor. Seznamy druhů jsou uvedeny v elektronické příloze s názvem Myrmekokochoři_ČR a příloze 1.xls.

Definovat myrmekochorní druh není zcela jednoduché, neboť za masíčko může být a je považováno *ledacos* (Sernander 1906). Některé druhy mají masíčko jasně viditelné a o jeho funkci není třeba debatovat. Avšak u řady druhů je polemika na místě. Já jsem rozhodl pro variantu, kdy jsem shromáždil všechny druhy, u kterých alespoň v jednom z výše uvedených zdrojů panuje názor, že jeho diaspora disponuje masíčkem. Kritickému zkoumání struktur nazvaných jako masíčko bych se chtěl věnovat v dalším studiu.

2.1.2 Vlastnosti rostlinných druhů České republiky

Pro vytvoření souboru dat s vlastnostmi českých druhů rostlin jsem použil následující zdroje:

On-line databáze

- BIOLFLOR: Search and information system on vascular plants in Germany (Klotz et al. 2002)
- LEDA: A database of plant life-history traits of North West Europe (Kleyer et al. 2008)

Další zdroje

- Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa (Ellenberg et al. 1992)
- Reprodukce semen u bylinných druhů rostlin (Šerá 2003)
- Klíč ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002)

Shromáždil jsem soubor dat s hodnotami pro následující vlastnosti českých rostlinných druhů:

- Výška lodyhy (Canopy height)
- Váha diaspory (Seed weight)
- Poměr váhy usušeného a čerstvého listu (Leaf dry matter content)
- Specifická plocha listu (Specific leaf area)
- Počet semen na prýt (Seed number per shoot)
- Odměna pro opylovače (Floral reward)
- Semenná banka (Seed bank)
- Typ ploidie (Ploidy type)
- Tvoření přízemních růžic (Rosettes)
- Typ reprodukce (Type of reproduction)
- Produkce semen (Seed production)
- Životní strategie (Grime strategy type)
- Typ květu (Type of flower after Mueller)
- Životní forma (Life form)
- Přenos pylu (Pollen vector)
- Ellenbergovy indikační hodnoty (Ellenberg indicate values)
- Fenologie kvetení (Flowering phenology)

Dále popisují základní charakteristiku jednotlivých vlastností. Přesné definice a detailní popisy kategorií jsou uvedeny v elektronické příloze s názvem Traits_popis.xls.

BIOLFLOR

Váha diaspory (mg)

Průměrnou váhu diaspory (jednotka šíření) z databáze jsem doplnil o druhy z disertační práce Boženy Šeré (Šerá 2003). V případě překryvu jsem se rozhodl pro váhu diaspory z disertační práce Boženy Šeré.

Odměna pro opylovače

Odměna pro opylovače má v databázi čtyři kategorie (nektar, pyl, olej, podvodné chování bez odměny). Kategorie olej byla téměř nezastoupena, proto jsem ji vyřadil. Každá kategorie je u každého druhu ohodnocena množstvím (málo, často, mnoho).

Typ ploidie

Typ ploidie obsahuje tři kategorie: diploid, polyploid a palaeopolyploid.

Tvorba přízemní růžice

Tvorba přízemní růžice obsahuje tři kategorie: bez růžice, nahloučené listy na bázi stonku a přízemní růžice.

Typ reprodukce

Typ reprodukce obsahuje pět kategorií: semeny; převážně semeny, vzácně vegetativně; jak semeny tak vegetativně; převážně vegetativně, vzácně semeny; vegetativně. U mnoha druhů se názory na přiřazení do kategorie liší, proto jsem v případě nejasného postavení druhu v této vlastnosti užil „fuzzy coding“.

Produkce semen

Produkce semen může probíhat apomikticky (obligátně či fakultativně), převážně sexuálně s možností apomixe či výhradně sexuálně.

Životní strategie

Je možné vylišit tři základní životní strategie (druhy kompetičně zdatné [C], ruderální [R] a tolerující stres [S]). Přechody mezi základními kategoriemi jsou možné ([CR],[CS],[CSR],[SR]).

Typ květu

Databáze nabízí dělení květů až na 40 kategorií dle typu květu a jeho specifických opylovačů. Já jsem se rozhodl dělení zjednodušit na tři základní kategorie (květ alotropní, hemitropní, eutropní) s přidáním kategorie vítr, která odkazuje na druhy, které se stavbou květu o přilákání opylovačů nesnaží.

- alotropní květy jsou upraveny pro nesespecializované opylovače s krátkým sosákem
- hemitropní květy nejsou zcela uzpůsobeny pro specializované opylovače
- eutropní květy jsou určeny pro specializované opylovače (včely, můry)

Přenos pylu

Databáze nabízí 12 kategorií, ze kterých jsem vybral dvě z mého pohledu důležité a zastoupené (přenos pylu větrem a hmyzem) a pro účely svých analýz jsem jakýkoli typ samoopylení sloučil do kategorie samoopylení. Bioflor také nabízí kvantifikaci těchto vektorů v rozmezí nevyskytuje se až po jediný možný. Tři relevantní hladiny kvantifikace (velice často, vždy a pravidlo) jsem se rozhodl využít jako rovnocenný indikátor daného typu přenosu pylu.

Fenologie kvetení

Hodnoty pro začátek, konec a trvání kvetení jsem pro chybějící druhy doplnil z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002).

LEDA Traitbase

Výška lodyhy (m)

Je definována jako vzdálenost mezi nejvyšší fotosyntetickou tkání a bází rostliny. Hodnoty z Leda Traitbase často obsahovaly více hodnot pro jeden druh. Pak jsem tyto hodnoty zprůměroval. V případě chybějících hodnot jsem výšku lodyhy doplnil z Klíče ke květeně České republiky.

Poměr váhy usušeného a čerstvého listu (mg/g)

Hodnoty z databáze často obsahovaly více hodnot pro jeden druh. Pak jsem tyto hodnoty zprůměroval.

Specifická plocha listu (mm²/mg)

Hodnoty z databáze často obsahovaly více hodnot pro jeden druh. Pak jsem tyto hodnoty zprůměroval.

Počet semen na prýt

Hodnoty z databáze často obsahovaly více hodnot pro jeden druh. Pak jsem tyto hodnoty zprůměroval.

Semenná banka

V této vlastnosti LEDA obsahuje tři kategorie. Semena přechodných druhů v půdě přežívají méně než rok, krátkověké jsou vitální do pěti let a dlouhověké v půdě persistují nejméně pět let. U mnoha druhů se názory na přiřazení do kategorie liší, proto jsem v případě nejasného postavení druhu v této vlastnosti užil „fuzzy coding“.

LEDA Traitbase + Biolflor

Životní forma

Pro získání hodnot pro tuto vlastnost jsem sloučil soubory dat z databáze Biolflor a LEDA Traitbase. Chybějící hodnoty jsem doplnil z Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002).

Pro potřeby své diplomové práce jsem si nadeřinoval kategorii keř, která slučuje nano-, pseudo- a hemifanero fyty. Tato kategorie obsahuje druhy s alespoň částečně lignifikovanými lodyhami a na rozdíl od chamaefytů jejich pupeny nejsou kryté při přezimování částmi rostliny. Pro účely analýz jsem použil následující kategorie: hydrofyt, chamaefyt, geofyt, hemikryptofyt, makrofanero fyt, terofyt, liána, parazit, poloparazit, keř.

Další autoři

Ellenbergovy indikační hodnoty

Užil jsem Ellenbergovy indikační hodnoty pro světlo, teplotu, kontinentalitu, vlhkost, půdní reakci a úživnost.

2.1.3 Analýza dat funkčních vlastností druhů rostlin

Nashromáždil jsem 17 funkčních vlastností pro rostlinné druhy České republiky, které jsem následně analyzoval za pomoci statistického programu Canoco 5 (Ter Braak and Šmilauer 2012). Kolik procent hodnot chybí v každé analyzované funkční vlastnosti, je možné zhlédnout v elektronické příloze s názvem Traits_popis.xls. Mou otázkou bylo, které z funkčních vlastností jsou schopny předpovědět, zda rostlina bude myrmekochorní, či nikoli.

Soubor dat jsem analyzoval dvěma mírně odlišnými postupy, které dávaly velice podobné výsledky. Prvním byla kanonická korespondenční analýza (CCA) s postupným výběrem, kde vysvětlovanou proměnnou je myrmekochorie a ostatní funkční vlastnosti jsou prediktory. Vzhledem k tomu, že vysvětlovanou proměnnou je kategoriální proměnná se dvěma hladinami (ano/ne), správně bych měl tuto analýzu nazývat lineární diskriminační analýzou (LDA). Princip však zůstává stejný.

Druhým postupem, který je v této diplomové práci prezentovaný, bylo testování jednotlivých funkčních vlastností jednotlivě. Tento postup není zcela správný, neboť se zvyšuje pravděpodobnost chyby prvního druhu. Přirovnáním může být naházení deseti krásných kaprů do malého rybníčku, kde následně chytáte ryby. Výsledek je jaksí předem velice dobře předvídatelný. Tento postup byl užít za účelem získání „síly“ každé vysvětlující proměnné ne pro získání lepšího výsledku. Jak už jsem zmínil výše, výsledky z obou postupů jsou si velice podobné.

Pro zařazení proměnné do finální lineární diskriminační analýzy s postupným výběrem jsem si nadefinoval dvě podmínky. Proměnná musí sama o sobě vysvětlovat minimálně jedno procento celkové variability v mém souboru dat a dosažená hladina významnosti pro daný prediktor musí být nižší než 0.001. Ve finální lineární diskriminační analýze s postupným výběrem jsem použil 1 % hladinu významnosti v každém kroku postupného výběru.

Z celkového souboru dat jsem vyloučil kaprad'orosty, které se rozšiřují za pomoci spor, proto je porovnání s myrmekochorními druhy irelevantní. Vzhledem k rozdílným nomenklatorickým poměrům v různých zdrojích jsem se rozhodl pro tento postup. Jako referenční soubor druhů jsem si zvolil Seznam cévnatých rostlin květeny ČR Botanického ústavu AV ČR [www.ibot.cas.cz]. Použil jsem nejen všechna hlavní užívaná jména, ale též všechna dosažitelná synonyma. Po získání výše uvedených funkčních vlastností (ale i deseti dalších v diplomové práci nezmiňovaných) jsem vyřadil druhová jména, ke kterým jsem nenalezl žádné relevantní údaje. Tento soubor druhů jsem porovnal s Klíčem ke květeně

České republiky (Kubát et al. 2002), upravil a dle potřeb sesynonymizoval. Tento postup skýtá úskalí. Je možné, že některé druhy, ke kterým jsem nenašel žádné hodnoty, se u nás vyskytují relativně často, ale já jsem je do analýz nezahrnul. Na druhou stranu se v analýzách mohou vyskytovat druhy, které u nás rostou velice vzácně.

Další problematickou fází při získávání tak velkého objemu dat, je pojetí druhu jako relevantní jednotky a následné slučování synonym z různých zdrojů, které mohou ale nemusí znamenat ten samý druh. To vyústilo v problematiku, kterou jsem nedokázal uspokojivě vyřešit, přesto jsem se o to důkladně snažil.

Výsledkem je soubor dat, který neobsahuje všechny druhy rostoucí v České republice a také může obsahovat druhy, které tu s velkou pravděpodobností nerostou. Soubor dat obsahuje některé známky duplikací, především v případě různých agregátů druhů nebo naopak subspecií. Přesto se domnívám, že se jedná o cenný soubor dat, který obsahuje informace o funkčních vlastnostech 2745 „druhů“ a stojí za to jej analyzovat.

2.2 Hierarchický rozklad fylogenetické variability

Myrmekochorie je velice adaptivním mechanismem pro šíření diaspor, který vznikl mnohokrát nezávisle (Lengyel et al. 2010). Přesto bychom měli mít na paměti, že fylogenetická příbuznost druhů by stále měla hrát důležitou roli, neboť pokud se myrmekochorie v nějakém taxonu jednou objeví a je úspěšnou adaptací, pravděpodobnost jejího dalšího výskytu v této skupině bude vyšší.

Abych dokázal určit, která fylogenetická úroveň určuje vyšší pravděpodobnost vzniku myrmekochorie, rozhodl jsem se pro hierarchický rozklad fylogenetické variability za pomoci obecných lineárních modelů se smíšenými efekty, kdy jsem si nadefinoval nulový model a postupně k němu přidával jednotlivé hierarchicky uspořádané fylogenetické úrovně a testoval jejich příspěvek k celkovému modelu. Analýzu jsem provedl ve statistickém programu R (R Core Team 2012).

Vybral jsem čtyři fylogenetické úrovně (rod, čeleď, řád a podtřídu) a k souboru, který čítá 3500 druhů, jsem je za pomoci Angiosperm Phylogeny Website (Stevens 2001) přiřadil. Popisné statistiky a soubor dat je přístupný v elektronické příloze s názvem APG.xls.

V souboru dat jsem ponechal „plnohodnotné druhy“ (žádné subsp., kříženci, agg., s.l., s. str.). Z toho důvodu je počet myrmekochorních druhů snížen na 192. Ze souboru dat jsem vyřadil všechny kaprad'orosty (*Pteridophyta*) z důvodů uvedených v kapitole 2.1.3 a z důvodu zachování stoprocentní hierarchie jsem vytvořil tři „řády“ (*Buxales*, *Proteales*,

Ceratophyllales) a dvě „podtřídy“ (*Proteidae*, *Ceratophyllidae*). Tyto vytvořené skupiny mají opodstatnění pouze za účelem provedení této analýzy. Tato analýza by nevznikla bez přispění Jakuba Těšitele.

2.3 Zastoupení myrmekochorních druhů rostlin v ČNFD

Další oblastí zájmu je, kde myrmekochorní rostliny v České republice rostou. Proto jsem soubor myrmekochorních druhů rostlin porovnal s Českou národní fytoocenologickou databází (ČNFD), která pod vedením Milana Chytrého (Chytrý and Rafajová 2003) nashromáždila již přes 100 000 fytoocenologických snímků od více než 550 botaniků. V ČNFD zaznamenané snímky s přítomností myrmekochorních druhů jsem zařadil do vegetačních tříd a vytvořil jednoduché popisné statistiky ukazující zastoupení myrmekochorních druhů rostlin ve vegetačních jednotkách (více v elektronické příloze CNFD.xls). S excerpací dat pomohl Jakub Těšitel.

Je logické, že se myrmekochorní druhy sdružují do některých vegetačních jednotek (mají své nároky na prostředí). Zda však existuje nějaký trend v jejich shlukování napříč vegetačními jednotkami už není zcela triviální otázkou. Za pomoci statistického programu Canoco 5 (Ter Braak & Šmilauer 2012) jsem vegetační třídy rozřadil na základě přítomnosti a proporčního zastoupení myrmekochorních druhů neomezenou ordinační metodou (DCA). Z analýzy jsem vyřadil vegetační třídy, které obsahují méně než 20 fytoocenologických snímků. Dále jsem vyřadil myrmekochory s minimálním (proporční zastoupení přes všechny třídy bylo méně než 0.01) zastoupením a třídy s minimálním (do 10 záznamů) výskytem myrmekochorů. Počty druhů v jednotlivých vegetačních třídách jsem vydělil počtem zaznamenaných fytoocenologických snímků za účelem získání proporčního zastoupení druhů. Ordinance obsahovala 122 druhů a 29 vegetačních tříd. Pro větší přehlednost ordinačního diagramu zobrazujícího vztahy mezi vegetačními třídami a myrmekochorními druhy jsem zobrazil 20 vegetačních tříd a 30 myrmekochorních druhů nejlépe popisující vztahy mezi třídami (obrázek 2).

Druhý ordinační diagram (obrázek 3) zobrazuje druhovou bohatost jednotlivých vegetačních tříd. Diagram však nebere v potaz počty zaznamenaných fytoocenologických snímků na vegetační třídu. Tyto počty se mezi třídami lišily až o dva řády. Počty fytoocenologických snímků na vegetační třídu jsem uvedl v legendě obrázku 3.

Výsledky obou ordinačních diagramů jsou ilustrační a jejich interpretace doplněním celé problematiky výskytu myrmekochorních druhů rostlin v České republice.

2.4 Sezónní a denní dynamika odnosu diaspor všivce lesního (*Pedicularis sylvatica*)

2.4.1 Uspořádání experimentu

V roce 2011 jsem založil pokusné plochy na odnosové experimenty diaspor druhu *Pedicularis sylvatica* na lokalitě Ohrazení. Ohrazení leží 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic, 510 m. nad mořem. Průměrné srážky se pohybují okolo 620 mm a průměrná teplota okolo 7-8 °C. Jedná se o oligotrofní druhově bohatou louku fytoecologicky patřící do svazu *Molinion* s některými prvky svazu *Violion caninae*.

Pokusné plochy sestávaly z 60 korkových kartiček o velikosti 8 x 8 cm, které jsem umístil ve dvou 50metrových transektech po 30. Transekty byly sečeny vždy až na konci sezony, aby mravenci nebyli během vegetační sezony disturbováni. První transekt sloužil pro záznam odnosů diaspor všivce lesního, druhý pro měření mravenčí aktivity. Mravenčí aktivitu jsem měřil jako počet mravenců na návnadě (~10 g medu).

Odnosový experiment sestával ze tří turnusů (v časech 9-12, 13-16, 17-20 hodin), kdy každý turnus probíhal vždy na 10 odlišných kartičkách. Důvodem je snaha vyvarovat se nepřímým efektům, které mohou míru odnosů diaspor a mravenčí aktivitu ovlivnit, především pak schopnost mravenčí kolonie rekrutovat stále více dělnic na jeden bohatý zdroj energie. Zároveň se ale kartičky mezi pozorovacími dny a jednotlivými turnusy střídaly, aby experiment nemohl být ovlivněn efektem umístěných kartiček. Pokus mohl probíhat ve třech variantách. Kartička č. 1, 4, 7, ... je použita na ranní turnus. Kartička č. 2, 5, 8, ... je použita na ranní turnus. Kartička č. 3, 6, 9, ... je použita na ranní turnus. Každá kartička tedy mohla být za den použita pouze jednou a dva za sebou jdoucí experimenty nemohly začínat v jednom turnusu stejným souborem kartiček. Bylo mojí snahou provést alespoň jeden experiment za měsíc během jedné vegetační sezony (duben-srpen).

Při odnosových experimentech v roce 2011 jsem kladl na kartičky 10 diaspor, v roce 2012 jsem počet navýšil na 20. Snažil jsem se tím vyvarovat situacím, kdy na kartičce není žádná diaspora v průběhu pokusu. Vizuální kontrola v průběhu turnusu probíhala každých třicet minut. Po ukončení turnusu jsem zbylé diaspory odebral a na nový turnus jsem použil nové rozmražené. Tobolky všivce lesního jsem sesbíral 1.6. 2011 na Ohrazení, uložil do chladicího boxu a uchovával je v mrazícím boxu (-5°C) do doby těsně před použitím. V terénu jsem pak používal malý chladicí box a diaspory rozmrazoval 30 minut před pokusem.

2.4.2 Statistické zpracování odnosových experimentů

Odnosové experimenty proběhly čtyřikrát v roce 2011 (29.6., 16.7., 27.7., 17.8.) a osmkrát v roce 2012 (30.4., 11.5., 23.5., 6.6., 16.6., 5.7., 2.8., 15.8.). Tento fakt zmiňuji již nyní, protože ne ve všech analýzách jsem použil data ze všech experimentálních dnů. Důvodem byly chybějící hodnoty, tedy nekompletní pozorování (děšť). Odnosové experimenty jsem analyzoval ve statistickém programu Statistica (StatSoft 2011). 5 % hladinu významnosti jsem si určil jako výchozí pro všechny analýzy v programu Statistica.

- Závislost mezi aktivitou mravenců a počtem odnesených diaspor jsem spočetl pomocí jednoduché lineární regrese bez logaritmizace dat.

- Vliv části dne na aktivitu mravenců

Použil jsem data ze sedmi kompletních dnů (29.6., 16.7., 17.8., 30.4., 11.5., 23.5., 16.6.) a porovnával jsem analýzou variance pro opakovaná pozorování souhrnné počty mravenců za turnus, které jsem transformoval (dekadický logaritmus). Pro detailnější porovnání mezi dopoledním a odpoledním turnusem jsem mohl využít všechny pozorovací dny.

- Vliv části dne na míru odnesených diaspor

Použil jsem data ze sedmi kompletních dnů (29.6., 16.7., 17.8., 30.4., 11.5., 23.5., 16.6.) a porovnával jsem analýzou variance pro opakovaná pozorování souhrnné míry odnesených diaspor za turnus. Data jsem transformoval (angulární transformace).

- Vliv měsíce v roce na aktivitu mravenců a míru odnesených diaspor

Pro porovnání rozdílů mezi jednotlivými měsíci v roce jsem použil všech 12 pozorovacích dnů. Data za jeden den jsem použil jako jedno souhrnné pozorování. Počet mravenců na kartičce jsem vydělil počtem provedených turnusů za den a transformoval (dekadický logaritmus). Počet odnesených diaspor za den jsem vydělil počtem nabídnutých diaspor. Tento soubor dat jsem analyzoval analýzou variance hlavních efektů.

- Rozdíly v odnosu diaspor mravenci v průběhu dne

Použil jsem data ze všech 11 pozorovacích dnů (vyjma 29.6.) a všechna půlhodinová pozorování. Data jsem transformoval (odnos diaspor angulární transformací, abundanci dekadickým logaritmem). Výskyt nuly v datech jsem vyřešil přičtením hodnoty 0,1 ke všem údajům a následně změně nuly zpět na nulu. Tím jsem dosáhl nenulové hodnoty v případě zaznamenání pouze jednoho mravence.

3 Výsledky

3.1 Myrmekochorní druhy rostlin na území České republiky

Dle zdrojů uvedených v kapitole 2.1.1. roste na území České republiky 200 myrmekochorních druhů rostlin a u 472 druhů byli mravenci zaznamenáni jako možný dispersní vektor. Výčet druhů jsem uvedl v elektronické příloze Myrmekochoři_ČR.xls a příloze 1.

3.2 Společné funkční vlastnosti myrmekochorních druhů rostlin

Podrobné výsledky pro všechny vlastnosti jsem uvedl v elektronické příloze Results.xls. Sedm funkčních vlastností splnilo podmínky (kapitola 2.1.3) pro výběr do lineární diskriminační analýzy s postupným výběrem.

- Tvorba přizemní růžice: nahloučené listy na bázi stonku
- Životní strategie: [CSR]
- Typ květu: eutrovní květ
- Životní forma: poloparazit
- Fenologie kvetení: začátek kvetení a konec kvetení
- Ellenbergovy indikační hodnoty: světlo

Výsledky lineární diskriminační analýzy s postupným výběrem jsou uvedeny v tabulce 1. Pět funkčních vlastností, které vyhovovaly kritériu pro zařazení do výběru ($p < 0,01$ pro danou proměnnou) dohromady dokázaly vysvětlit 13,4 % celkové variability. Světlo a začátek kvetení jsou s myrmekochorií korelovány negativně (tj. myrmekochorní druhy mají nižší nároky na světlo, a začínají kvést brzy), tři vlastnosti pozitivně (poloparazit, CSR, eutrovní květ). 1125 druhů bylo z analýzy vyloučeno z důvodu chybějících dat v některé z výše uvedených vlastností.

Tabulka 1. Výsledky lineární diskriminační analýzy s postupným výběrem. Pět vlastností ze sedmi bylo signifikantně průkazných na 1 % hladině významnosti, dohromady dokázaly vysvětlit 13,4 % z celkové variability v datech.

Vlastnost	Vysvětlená variabilita (%)	Hodnota testové statistiky	Hladina významnosti	Korelace
světlo	5.9	103	0.0001	-
začátek kvetení	3	54	0.0001	-
poloparazit	2.5	46.9	0.0001	+
CSR	1.5	29.1	0.0001	+
eutrovní květ	0.5	9.2	0.0018	+

3.3. Hierarchický rozklad fylogenetické variability

Rozklad fylogenetické variability pro 3500 druhů české květeny jsem provedl pomocí lineárních obecných modelů se smíšenými efekty. Rozklad jsem provedl do čtyř fylogenetických úrovní (rod, čeleď, řád, podtřída). Na myrmekochory nejbohatším rodem je *Viola* (20 spp.) a *Euphorbia* (18 spp.), čeledí *Euphorbiaceae* (21 spp.) a *Violaceae* (20 spp.), řádem *Malpighiales* (41 spp.) a podtřídou *Fabidae* (62 spp.). Podrobný výskyt myrmekochorních rostlin napříč systémem jsem uvedl v elektronické příloze s názvem APG.xls.

Výsledky rozkladu fylogenetické variability jsou uvedeny v tabulce 2. Data jsem testoval pomocí hierarchického obecného lineárního modelu se smíšenými efekty. Z výsledků vyplývá, že největší fylogenetický signál nacházíme na úrovni rodu a čeledi – jinými slovy, že myrmekochorie je koncentrována v některých rodech a čeledích.

Tabulka 2. Hierarchický rozklad fylogenetické variability. Data jsem testoval pomocí hierarchického obecného lineárního modelu se smíšenými efekty.

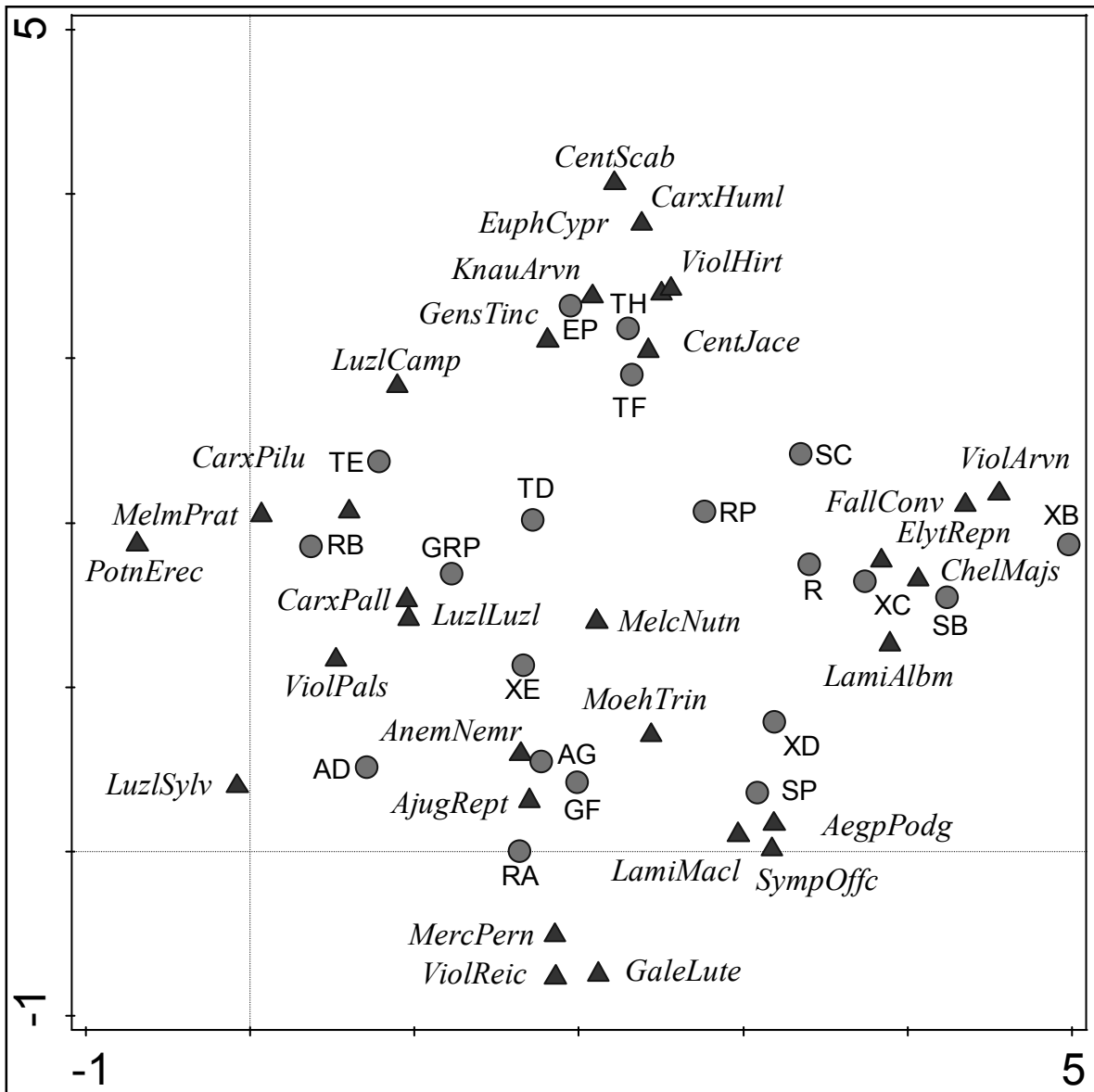
Kategorie	Variance	Variance proporčně	Hodnota testové statistiky	Dosažená hladina významnosti
Podtřída	0.0002	0.0031	84.70	<.0001
Řád	0.0015	0.0267	249.12	<.0001
Čeleď	0.0139	0.2452	650.42	<.0001
Rod	0.0200	0.3537	952.37	<.0001
Residual (Druh)	0.0210	0.3714	X	X

3.4. Zastoupení myrmekochorních druhů rostlin v ČNFD

Výsledky jsem zobrazil za pomoci dvou ordinačních diagramů (DCA). Obrázek 2 zobrazuje vztahy mezi 20 vegetačními třídami a 30 druhy, které nejlépe fitují zobrazené korelace a obrázek 3 ukazuje na druhovou bohatost vegetačních tříd. Tabulka 3 zobrazuje délky gradientů a hodnoty jednotlivých vysvětlujících os korespondenční analýzy (DCA).

Tabulka 3. Výsledky korespondenční analýzy (DCA) 129 myrmekochorních druhů rostlin a 29 vegetačních tříd.

Osa	1	2	3	4
Eigenvalues	0.69	0.36	0.25	0.1
Vysvětlující variabilita (kumulativní)	16.35	24.92	30.87	33.17
Délka gradientu	4.98	3.32	3.13	2.35



Obrázek 2. Ordinance (DCA) s vyobrazením 20 vegetačních tříd a 30 druhů nejlépe fitující vztahy mezi třídami. Kolečky jsem zobrazil vegetační třídy, trojúhelníky myrmekochorní druhy.

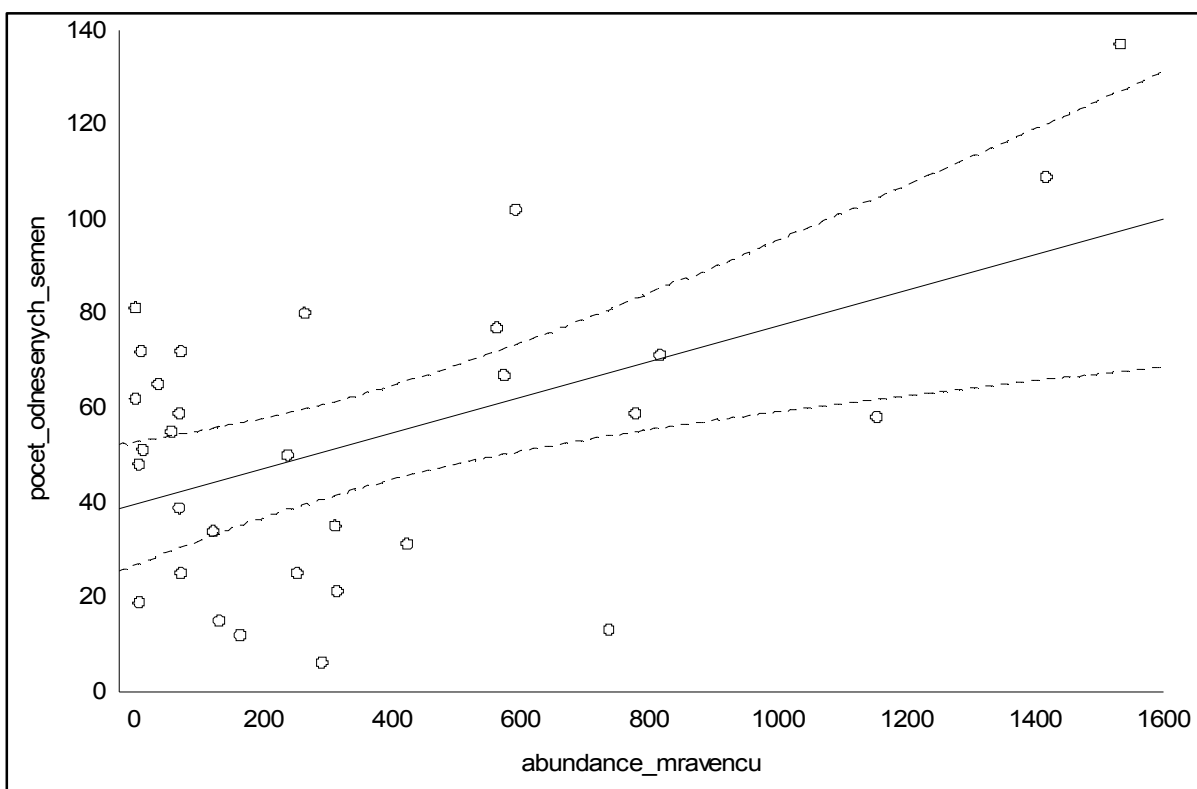
Druhy a druhové zkratky použité v ordinačním diagramu: *Aegopodium podagraria*-AegpPodg; *Ajuga reptans*-AjugRept; *Anemone nemorosa*-AnemNemr; *Carex humilis*-CarxHuml; *Carex pallescens*-CarxPall; *Carex pilulifera*-CarxPilu; *Centaurea jacea*-CentJace; *Centaurea scabiosa*-CentScab; *Elytrigia repens*-ElytRepn; *Euphorbia cyparissias*-EuphCypr; *Fallopia convolvulus*-FallConv; *Galeobdolon luteum*-GaleLute; *Genista tinctoria*-GensTinc; *Chelidonium majus*-ChelMajs; *Knautia arvensis*-KnauArvn; *Lamium album*-LamiAlbm; *Lamium maculatum*-LamiMacl; *Luzula campestris*-LuzlCamp; *Luzula luzuloides*-LuzlLuzl; *Luzula sylvatica*-LuzlSylv; *Melampyrum pratense*-MelmPrat; *Melica nutans*-MelnNutn; *Mercurialis perennis*-MercPern; *Moehringia trinervia*-MoehTrin; *Potentilla erecta*-PotnErec; *Symphytum officinale*-SympOffc; *Viola arvensis*-ViolArvn; *Viola hirta*-ViolHirt; *Viola palustris*-ViolPals; *Viola reichenbachiana*-ViolReic.

Vegetační třídy a jejich zkratky: *Rhamno-Prunetea*-RP; *Salicetea purpureae*-SP; *Alnetea glutinosae*-AG; *Quercu-Fagetea*-GF; *Robinietea*-R; *Quercetea robori-petreae*-GRP; *Erico-Pinetea*-EP; *Mulgedio-Aconitetea*-AD; *Scheuchzerio palustris-Caricetea nigrae*-RB; *Cymbalario muralis-Parietarietea judaicae*-SB; *Thlaspietea rotundifolii*-SC; *Molinio-Arrhenatheretea*-TD; *Calluno-Ulicetea*-TE; *Koelerio-Corynephoretea*-TF; *Festuco-Brometea*-TH; *Stellarietea mediae*-XB; *Artemisietea vulgaris*-XC; *Galio-Urticetea*-XD; *Epilobieteae angustifolii*-XE.

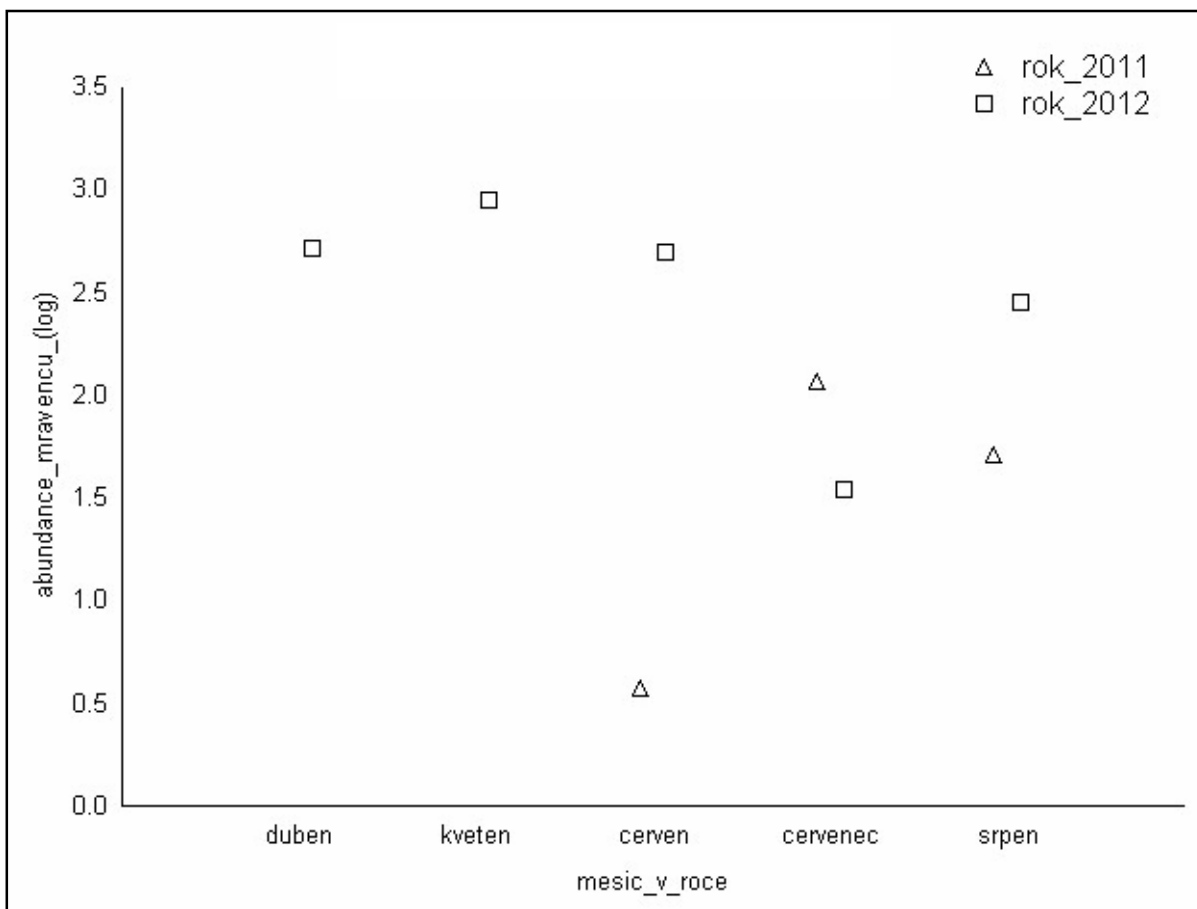
3.5 Sezónní a denní dynamika odnosu diaspor všivce lesního (*Pedicularis sylvatica*)

Za sezonu 2011 jsem provedl čtyři celodenní odnosové experimenty ve dnech 29.6., 16.7., 27.7. a 17.8. V roce 2012 jsem uspořádal osm celodenních pokusů ve dnech 30.4., 11.5., 23.5., 6.6., 16.6., 5.7., 2.8. a 15.8. V pěti případech jsem nedokončil večerní turnus z důvodu deště či jiných faktorů (6.6., 5.7., 2.8., 15.8., 27.7.). Z 5100 nabídnutých diaspor všivce lesního mravenci odnesli 1253. Dohromady jsem zaznamenal 8529 mravenců, kteří se vyskytovali na kartičkách s nabídnutým medem. Počty mravenců a počty odnesených diaspor v jednotlivých dnech jsem uvedl v elektronické příloze Odnos_PS.xls.

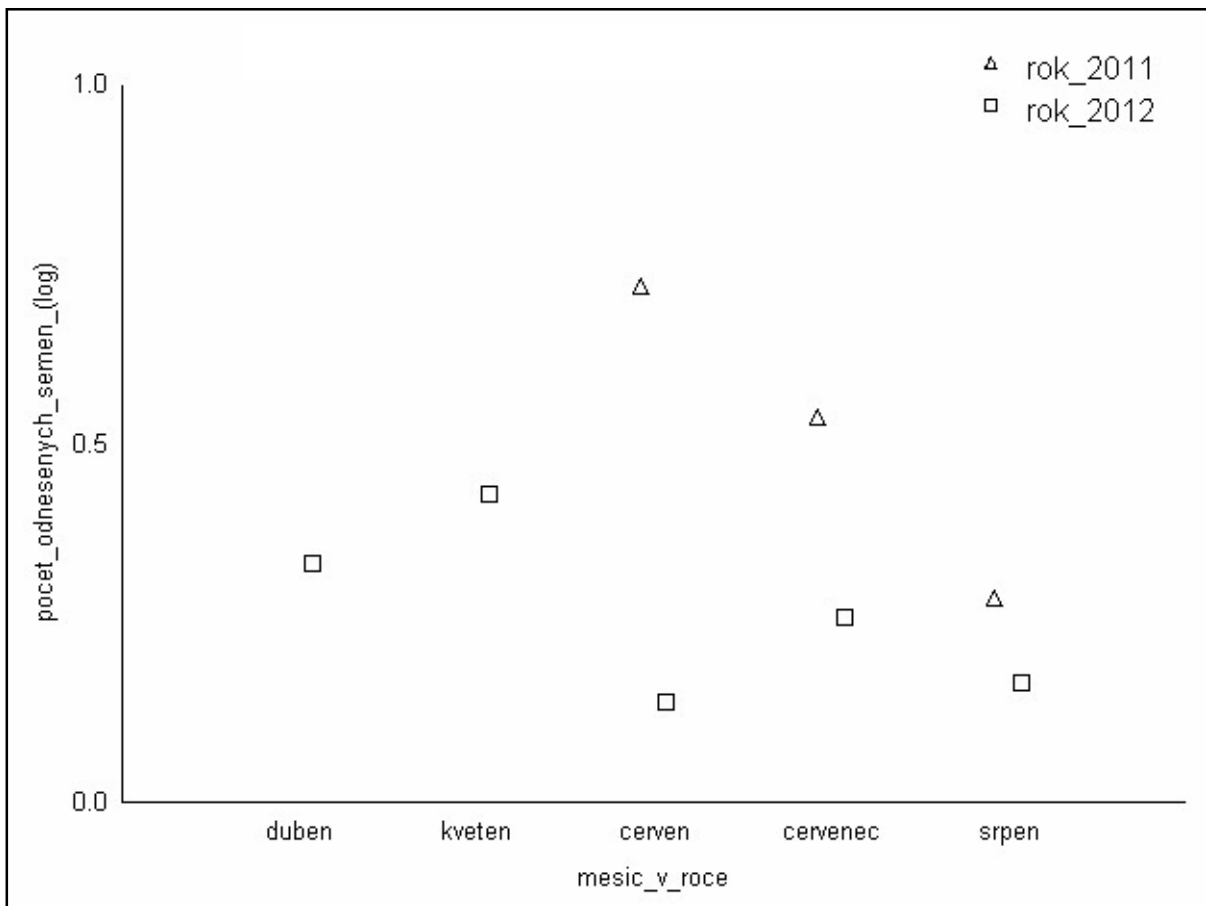
Závislost mezi počtem odnesených diaspor a počtem mravenců je uvedena na obrázku 4. Se zvyšující se aktivitou mravenců je pozitivně korelován počet odnesených diaspor všivce lesního. Aktivita mravenců vysvětluje 26 % variability v počtech odnesených diaspor. Závislost je průkazná na 5 % hladině významnosti ($p=0.003$).



Dle nasbíraných dat se v aktivitě mravenců a míře odnesených diaspor v průběhu roku trendy hledají těžko. Data na rozdíly v aktivitě mravenců a míře odnesených diaspor během roku jsem statisticky netestoval. Obrázky 5 a 6 slouží jako ilustrace nevyrovnanosti v odnosových experimentech během roku.

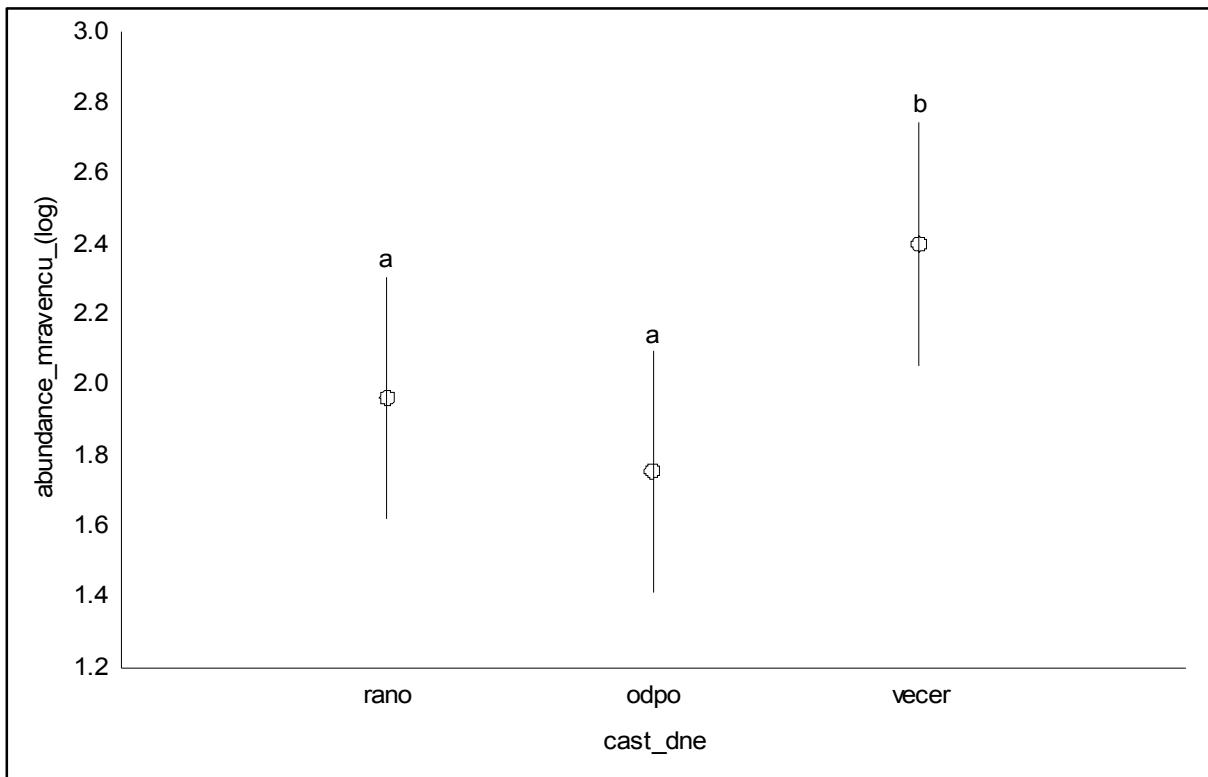


Obrázek 5. Aktivita mravenců v průběhu roku. Data jsem statisticky netestoval. Jediným pozorovatelným jevem je vysoká mravenčí aktivita na začátku roku. Trojúhelníky jsem vyznačil pozorování pro rok 2011, čtverci 2012.

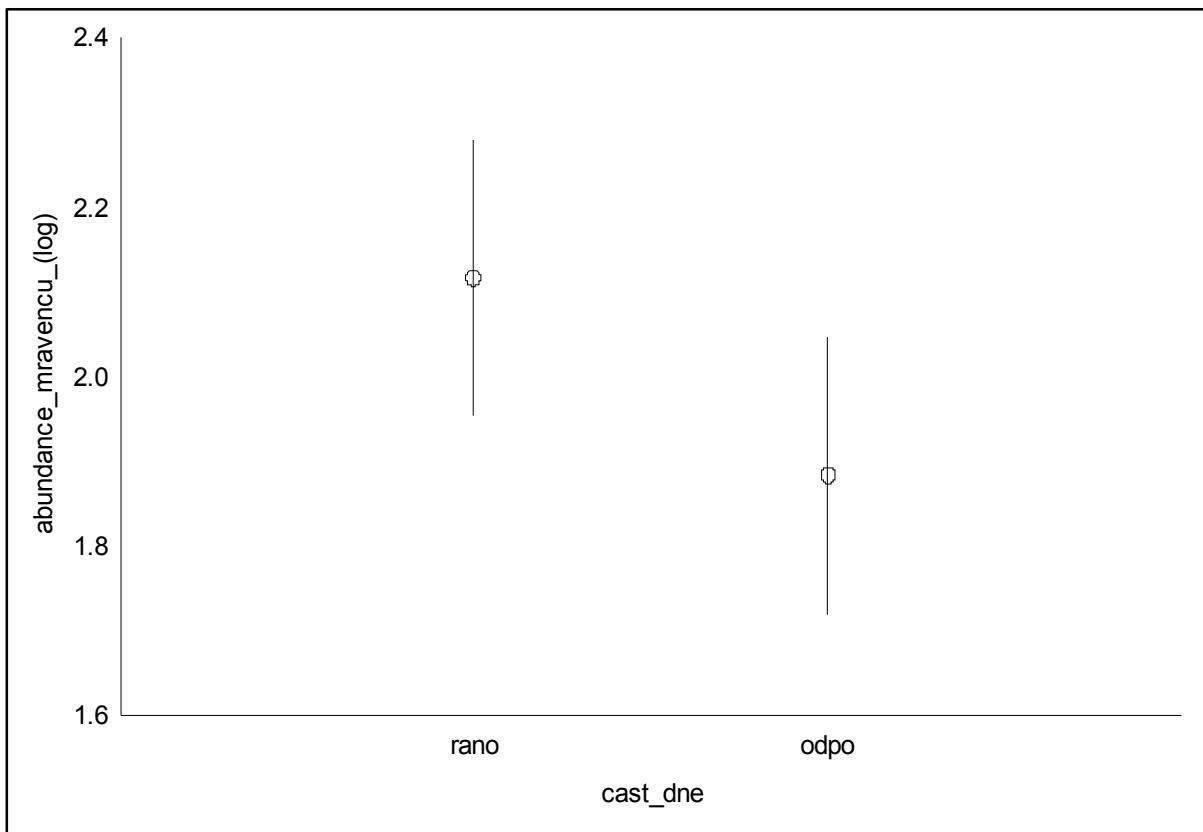


Obrázek 6. Odnosy diaspory mravenci v průběhu roku. Data jsem statisticky netestoval. Trojúhelníky jsem vyznačil pozorování pro rok 2011, čtverci 2012.

Aktivita mravenců v průběhu dne kolísala. Mravenci byli neaktivnější v podvečer (obrázek 7). Při detailním porovnání v aktivitě mravenců mezi ranním a odpoledním turnusem byly rozdíly také patrné (obrázek 8).

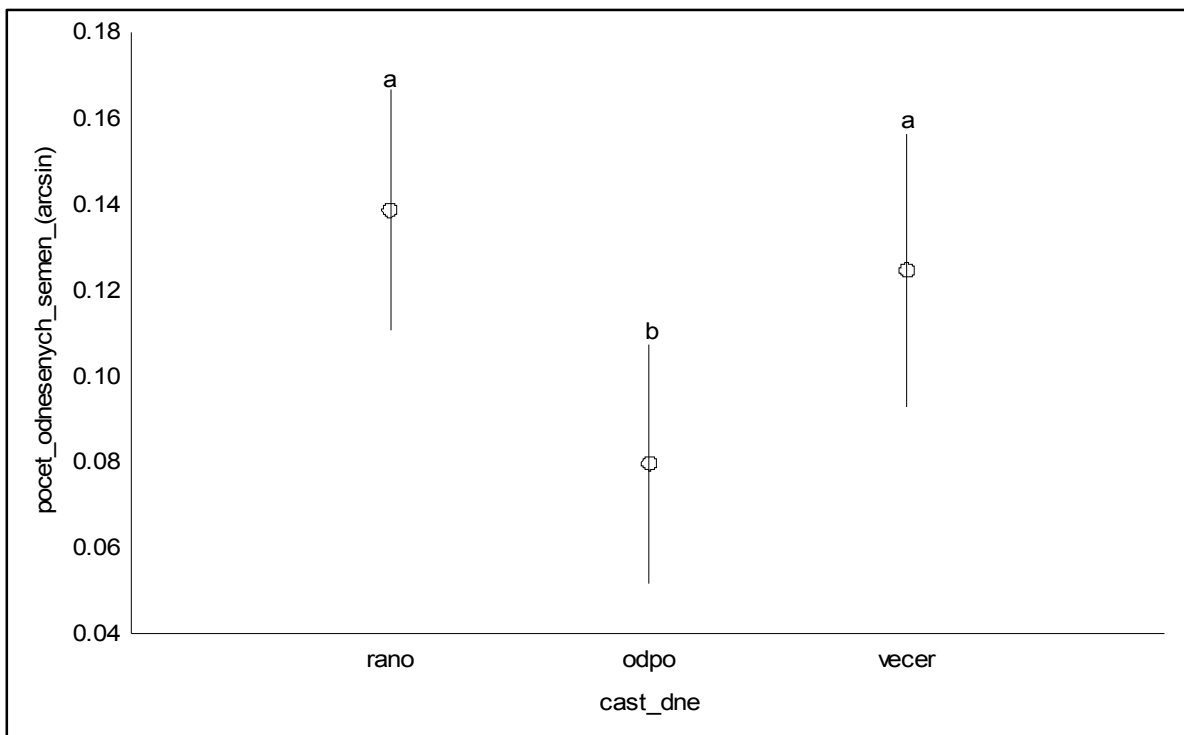


Obrázek 7. Aktivita mravenců v průběhu dne. Hodnota testové statistiky $F(2,12)=4.3459$. Analýza variance pro opakovaná pozorování na 5 % hladině významnosti ($p=0.038$) ukázala rozdíly v aktivitě mravenců během dne. Post-hoc Tukey testem se liší večerní turnus signifikantně ($p=0.034$) od ranního a dopoledního turnusu. Vertikální čáry zobrazují 95 % konfidenční intervaly.



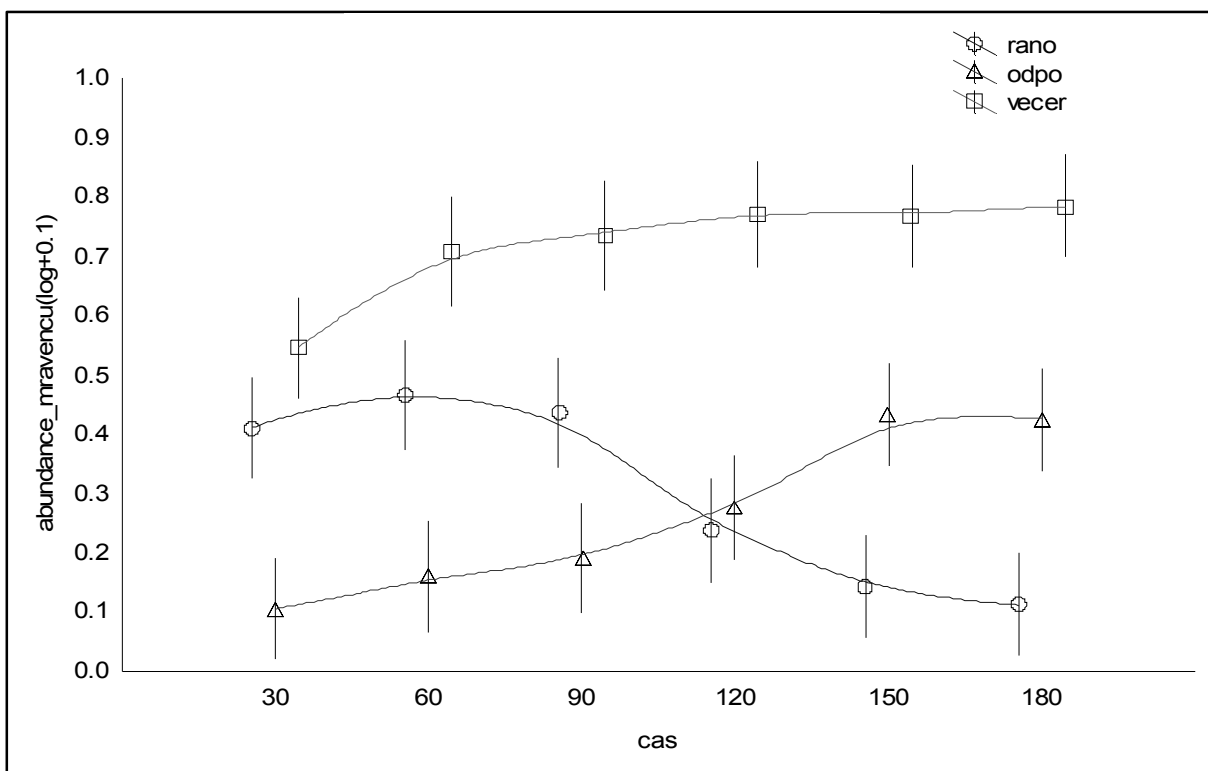
Obrázek 8. Aktivita mravenců v průběhu dne. Při detailnějším porovnání mezi ranním a odpoledním turnusem, kdy bylo možno užít více pozorovacích dnů (kapitola 2.4.2), se ukázal průkazný rozdíl ($p=0.048$) mezi ranním a odpoledním turnusem. Hodnota testové statistiky $F(1,11)=4.96$. Vertikální čáry zobrazují 95 % konfidenční intervaly.

Nejen aktivita mravenců, ale i míra odnesených diaspor se v průběhu dne průkazně lišila, jak ukazuje obrázek 9.



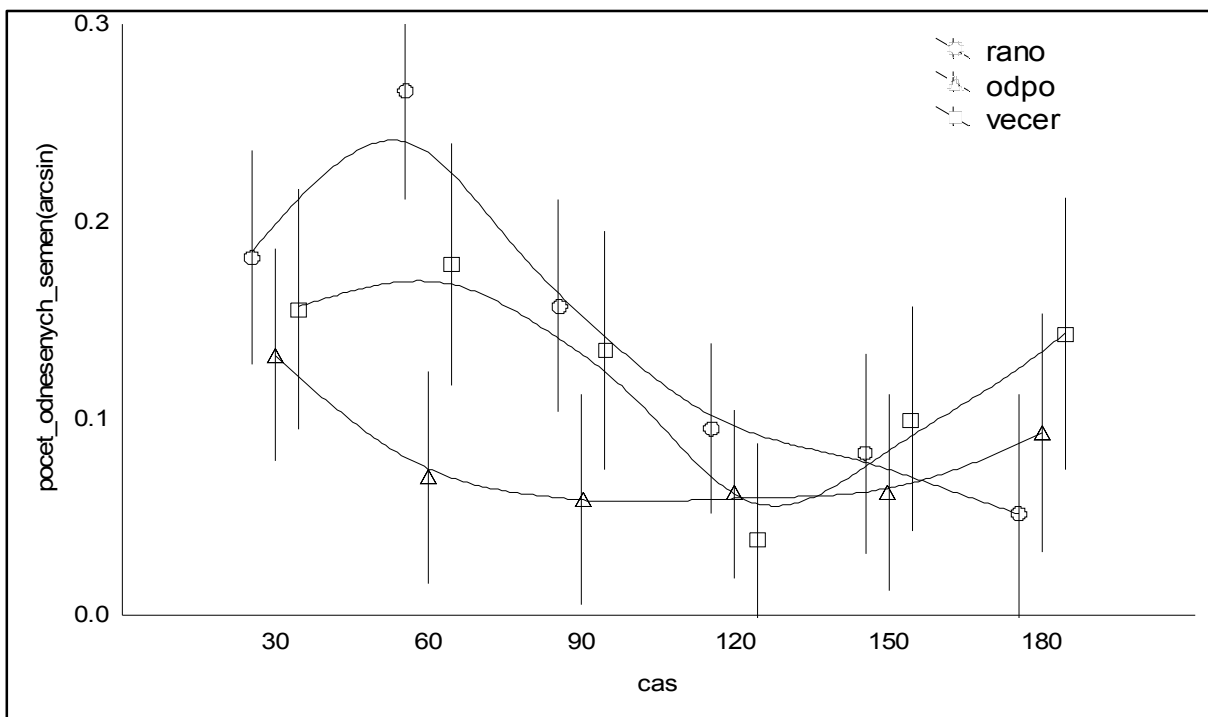
Obrázek 9. Rozdíly v odnosu diaspor mravenci v průběhu dne. Hodnota testové statistiky $F(2,133)=4.73$. Dle testu analýzy variance pro opakovaná pozorování se turnusy mezi sebou průkazně ($p=0.01$) liší. Odpolední turnus se dle post-hoc Tukey testu signifikantně ($p=0.025$) liší od ranního a večerního. Vertikální čáry zobrazují 95 % konfidenční intervaly.

Nasbíraná data dovolují porovnat aktivitu mravenců v průběhu dne po půlhodinových intervalech. Obrázek 10 zobrazuje průběh aktivity mravenců během dne.



Obrázek 10. Průběh aktivity mravenců během dne a rozdíly v aktivitě mravenců mezi jednotlivými turnusy. Čas na ose x zobrazuje dobu od poklazení diaspor na kartičku. Čtverci jsem zobrazil večerní turnus, kolečky ranní, trojúhelníky odpolední. Aktivita mravenců graduje v podvečer. Nejnižší aktivitu mravenci vykazují mezi 11. a 15. hodinou. Hodnota testové statistiky $F(10,945)=27.5$. Rozdíly mezi jednotlivými pozorováními jsou statisticky průkazné ($p=1*10^{-6}$).

Též rozdíly v míře odnesených diaspor po půlhodinových intervalech mohou vzhledem ke struktuře dat porovnávat. Jak je vidět z obrázku 11, diaspory jsou nejčastěji odnášeny v ranních hodinách, s prudkým poklesem během dne a postupným nárůstem v podvečerních hodinách.



Obrázek 11. Rozdíly v odnosu diaspor mravenci v průběhu dne. Čas na ose x zobrazuje dobu od pokladení diaspor na kartičku. Čtverci jsem zobrazil večerní turnus, kolečky ranní, trojúhelníky odpolední. Hodnota testové statistiky $F(10,665)=3.23$. Statisticky průkazné rozdíly ($p=4 \cdot 10^{-4}$) v míře odnesených diaspor během dne po půlhodinových intervalech ukazují na nejvyšší odnos diaspor v ranních hodinách, s prudkým poklesem během dne a následným nárůstem v podvečerních hodinách.

4 Diskuse

4.1 Myrmekochorní druhy rostlin na území České republiky

Na území České republiky roste téměř 200 myrmekochorních druhů rostlin a u 472 druhů byli mravenci zaznamenáni jako možný dispersní vektor. Výčet druhů jsem uvedl v příloze 1 a elektronické příloze s názvem Myrmekochoři_ČR.xls.

Cílem mé diplomové práce nebylo dosáhnout přesného a konečného výčtu myrmekochorních druhů a druhů s mravenci jako možným dispersním vektorem. Se zdroji uvedenými v kapitole 2.1 to ani není možné, neboť pojetí myrmekochorního druhu, masíčka, ale i druhu jako takového, je odlišné. Splněným cílem bylo poskytnout relevantní soubor druhů, kteří masíčkem disponovat mohou a podrobit je do budoucna detailnějšímu zkoumání nejen v literárních pramenech, ale i svým vlastním výzkumem.

Některé druhy uvedené v elektronické příloze Myrmekochoři_ČR.xls a příloze 1 jsou na území České republiky pravděpodobně zplanělé (*Erythronium dens-canis*), další jsou nomenklatoricky problematické (především pak druhové agregáty). Jsem si této problematiky velice dobře vědom, přesto jsem se rozhodl pro prezentaci všech dosažitelných údajů, neboť doufám v další pokračování výzkumu na myrmekochorních druzích České republiky a důkladnou revizi dosažených výsledků.

4.2 Společné funkční vlastnosti myrmekochorních druhů rostlin

17 funkčních vlastností jsem podrobil lineární diskriminační analýze (podrobné výsledky v elektronické příloze Results.xls). Sedm proměnných bylo schopno splnit mnou zdefinované podmínky pro přijetí do lineární diskriminační analýzy s postupným výběrem. Pět signifikantně průkazných vlastností dokázalo vysvětlit 13,4 % celkové variability. Při analýzách jsem nepoužil fylogenetické korekce, které by především v případě proměnné poloparazit a eutropní květ mohly změnit jejich signifikantní průkaznost.

Světlo

Ellenbergovy indikační hodnoty pro světlo jsou s myrmekochorními druhy korelovány negativně, tzn. že mezi myrmekochory najdeme relativně hodně stínomilných druhů. Vysvětlením může být větší aktivita mravenců na místech s vyšším zastíněním. Druhým vysvětlením je velká náchylnost masíček k vysychání, které vede k menší míře transportu

těchto diaspor na osluněných stanovištích. Stín pravděpodobně poskytuje myrmekochorním rostlinám delší čas po který jsou jejich diaspory pro mravence atraktivní.

Začátek kvetení

Myrmekochorní druhy kvetou dříve oproti zbytku české květeny. Tento jev je dobře dokumentovaný (Guitian and Garrido 2006), ale vysvětlení tohoto myrmekochorního syndromu není uspokojivě vysvětleno (Oberrath and Bohning-Gaese 2002). Domnívám se, že časné kvetení je kombinací dvou faktorů. Prvním je vyšší energetická náročnost pro vytvoření diaspor (Guitian and Garrido 2006) a druhým „snaha“ myrmekochorních druhů dosáhnout nejvhodnějšího období pro dispersi.

CSR

[CSR] je přechodným typem životní strategie odkazující na druhy s růzicí či malého vzrůstu, často trvalky, které dokáží efektivně využívat časo-prostorových nik (Klotz et al. 2002).

Prací, které by se zabývaly osudem semenáčků myrmekochorních druhů rostlin, je poskrovnu. Myrmekochorie, stejně jako ostatní dispersní mechanismy, snižuje kompetici mezi semenáčky stejného druhu (Kalisz et al. 1999). Zároveň zajišťuje vyšší počty semenáčků a jejich rovnoměrnější rozmístění (Horvitz and Schemske 1994). Životní strategie [CSR] svojí definicí odkazuje na druhy s efektivním využíváním časo-prostorových nik a myrmekochorie by mohla být prostředkem k tomuto efektivnímu využívání. Snahou do budoucna by mělo být sledování dlouhodobého přežívání semenáčků ne/myrmekochorních druhů a zhodnocení, zda je myrmekochorie účelným prostředkem pro transport diaspor na „safe site“.

Jedna z hypotéz vysvětlující výhody plynoucí z myrmekochorie („directed dispersal“) předpokládá za „safe site“ samotné mraveniště. V takovém případě je v publikované literatuře podpora pro tuto hypotézu asi poloviční, přesněji 12 z 26 prací (Giladi 2006). Většina těchto prací se však přímému sledování přežívání semenáčků nevěnovala a též principiálně považovat mraveniště za výhodné mikrostanoviště pro vyšší fitness myrmekochorních druhů, je diskutabilní (Beattie 1985). Málo studovaným, ale snad nejdůležitějším aspektem myrmekochorie, je přežívání semenáčků a jejich další vývoj v čase. Zaměření se na smetáčky by mělo být dalším cílem, neboť ne mraveniště, ale právě tyto skládky mohou být klíčovými „safe sites“ pro rostliny (Rissing 1986).

V úvodu zmíněná práce Kjellsona (Kjellsson 1991), která porovnává přežívání semenáčků ostřice kulkonosné (*Carex pilulifera*), je přesně tím typem práce, která může přinášet relevantní údaje o tom, zda je myrmekochorie cenným nástrojem pro šíření diaspor s masíčkem. Musí se však jasně definovat, které diaspory mravenci šířeny jsou a které ne.

Poloparazit

Z 25 poloparazitních druhů, které jsem zařadil do ordinačních analýz, by mohlo 10 druhů disponovat masíčkem (*Thesium* spp., *Melampyrum* spp. a *Pedicularis sylvatica*). Všechny 10 druhů je opylováno hmyzem, disponují nektarem a semena produkují sexuálně. V případě druhů rodu *Melampyrum* a *Pedicularis sylvatica* mají rostliny květy uzpůsobené pro speciální opylovače. Jak vidno, v české květeně se vyskytují životní strategií nadmíru zajímavé poloparazitické druhy, které si vytvořily těsné vztahy jak s opylovači tak mravenci jako dispersním vektorem. Tyto druhy se jeví jako vhodné organismy pro studium koevoluce poloparazitických rostlin, opylovačů a mravenců jako dispersního vektoru.

Eutrovní květ

16 procent druhů disponuje v analyzovaném souboru dat eutrovními květy, u myrmekochorních druhů je to dvojnásobek (34 %). Zdá se, že pokud si druh vytvoří adaptace pro myrmekochorii, zároveň je u něj vyšší pravděpodobnost vytvoření květů pro specializované opylovače (případně i vice versa). Tato pozitivní korelace znovu upozorňuje na skutečnost, že u myrmekochorních druhů hraje hmyz nezastupitelnou úlohu nejen v dispersi, ale též v opylování.

Opylení u bazálních krytosemenných rostlin probíhalo z většiny prostřednictvím hmyzu (Hu et al. 2008) a zdá se, že to mohla být další inovace, která dovolila krytosemenným rostlinám úspěšně radiovat (Crane et al. 1995). Pokud jde však o dispersi, dostupná fosilní data jsou schopna rozlišovat mezi diasporami anemochorními a zochorními (Eriksson et al. 2000). Zkoumání struktur, které mohou u fosilních druhů připomínat masíčko, nebyla věnována dostatečná pozornost a je otázkou, zda je to vůbec realizovatelné. Přesto stojí za pozornost, že diversifikace mravenců a krytosemenných rostlin je datována do stejného období (Moreau et al. 2006) a přítomnost masíčka pozitivně ovlivňuje radiaci rostlin (Lengyel et al. 2009).

4.3 Hierarchický rozklad fylogenetické variability

Myrmekochorie je zastoupena v 67 rodech (z 945), 32 čeledích (ze 122), 20 řádech (ze 44) a 12 podtřídách (ze 17). Při poměrném porovnání zastoupení myrmekochorie na úrovni rodu se masíčko vyskytuje jen u 7 procent, což samo o sobě ukazuje, že myrmekochorie je v některých rodech silně koncentrována. Jedná se především o rody *Viola* (20 spp.), *Euphorbia* (18 spp.) a *Luzula* (11 spp.).

Ač koncentrována, je myrmekochorie rozšířena napříč systémem, a vyskytuje se v téměř všech podtřídách, ve kterých vznikala více méně nezávisle (Lengyel et al. 2010). Přesto je dle dosažených výsledků fylogeneticky nezávislá. Pokud pomineme druhovou početností malé podtřídy, myrmekochorie chybí u podtřídy *Rosidae* s.l., kde navíc bylo jen u 10 druhů zaznamenán mravenec jako dispersní vektor (ze 145 druhů). Nejsem schopen tuto skutečnost vysvětlit, má domněnka jiného převažujícího dispersního mechanismu se nepotvrdila, neboť v této podtřídě jsou často zastoupeny všechny dispersní mechanismy (Anemochorie-25x, Autochorie-48x, Dysochorie-12x, Endozoochorie 38x, Epizoochorie 32x, Hemerochorie-40x, Nautochorie 52x).

4.4 Zastoupení myrmekochorních druhů rostlin v ČNFD

Ordinační diagram (obrázek 2) zobrazuje dvě relativně dobře odlišitelné skupiny myrmekochorních druhů a vegetačních tříd. Pomocí těchto dvou skupin jsem se pokusil odhadnout, na základě jakých abiotických faktorů jsou vegetační snímky s druhy rozděleny. Pokusím se tedy o interpretaci 1. a 2. ordinační osy, které dohromady vysvětlují téměř 25 % variability v datech.

Do první dobře izolované skupiny patří 7 druhů (*Centaurea scabiosa*, *Carex humilis*, *Viola hirta*, *Centaurea jacea*, *Genista tinctoria*, *Knautia arvensis*, *Euphorbia cyparissias*) a tři vegetační třídy (*Koelerio-Corynephoretea*; *Festuco-Brometea*; *Erico-Pinetea*). Pokud se detailněji podíváme na stanovištní preference těchto druhů, ukazuje se, že jde o druhy xerothermní. Opačným extrémem v ordinačním diagramu jsou druhy vlhkých stanovišť (*Galeobdolon luteum*, *Viola reichenbachiana*, *Mercurialis perennis*). V tomto případě by mohla ordinační osa odrážet vlhkostní gradient.

Druhá interpretovatelná skupina obsahuje 5 druhů (*Chelidonium majus*, *Fallopia convolvulus*, *Lamium album*, *Elytrigia repens*, *Viola arvensis*) a 4 vegetační třídy (*Robinietaea*, *Cymbalaria muralis-Parietarietea judaicae*, *Artemisietea vulgaris*, *Stellarietea media*). Druhy můžeme nazvat rumištními, rostoucí na živinami bohatých půdách. Vegetační

třídy jsou převážně nitrofilními stanovišti. Protipólem jsou druhy vyžadující kyselejší půdy (*Carex pilulifera*, *Potentilla erecta*, *Melampyrum pratense*). 1. ordinační osa by tedy mohla odrážet pH půdy.

Je dost dobře možné, že při výběru 200 jiných druhů, které spolu nemají nic společného, by ordinační diagram zobrazoval vztahy mezi druhy a vegetačními třídami podobným způsobem, v tom případě by se nejednalo o specifikum myrmekochorních druhů. Přesto je dle dosažených výsledků možné konstatovat, že myrmekochorní druhy mohou být svým výskytem ovlivněny vlhkostním gradientem a pH půdy.

Dle ordinačního diagramu (obrázek 3) je viditelné, že diversita myrmekochorních druhů není striktně spojena s lesními stanovišti. V lesních habitatech bylo zaznamenáno 106 druhů a v nelesních 121 druhů. Je pravdou, že zaznamenaných fytoecologických snímků v nelesních habitatech byl více než dvojnásobek, přesto z dostupných dat nemůžeme mluvit o specifické myrmekochorní floře lesních stanovišť. Vysvětlením pro stínomilnost myrmekochorních druhů by mohla být právě myrmekochorie samotná, neboť jak masíčko tak aktivita mravenců je s vysokými teplotami v podstatě korelována negativně (Espadaler and Gomez 1996; Servigne and Detrain 2009).

4.5 Sezónní a denní dynamika odnosu diaspor všivce lesního (*Pedicularis sylvatica*)

Počet odnesených diaspor všivce lesního pozitivně koreloval s mravenčí aktivitou na lokalitě. Druhové složení mravenců na lokalitě může hrát roli v míře odnesených diaspor, například invaze nového druhu může složení společenstva do takové míry změnit, že některé myrmekochorní druhy přestanou být efektivně šířeny (Christian 2001). V případě studovaného mutualismu můžeme mluvit o jednom druhu mravence, a tím je *Myrmica scabrinodis*, který je nejčastějším druhem na lokalitě (Pavel Pech, úst. sd.). Za dobu probíhajícího experimentu jsem nepozoroval, že by jiný druh mravence odnášel diaspory všivce lesního. S druhem *Myrmica scabrinodis* je možné zaměnit *M. ruginodis* či *M. vandeli*, avšak jejich zastoupení je společně s druhem *Formica picea* oproti druhu *M. scabrinodis* na Ohrazení minimální (probíhající diplomová práce Adama Rejmana).

Regresní přímka (obrázek 4) vysvětluje poměrně málo variability (26 %), což naznačuje ne příliš těsný vztah mezi mravenčí aktivitou a počtem odnesených diaspor. Prvním vysvětlením může být nevhodná metoda, která určuje aktivitu mravenců, avšak odvozování mravenčí aktivity dle počtu jedinců na návnadě je běžnou metodou, která je

k tomuto odhadu užívána. Druhým zajímavějším vysvětlením jsou rozdíly ve složení návnady a masíčka všivce lesního. Jako návnadu jsem vybral běžný pastový med bohatý na cukry, kdežto masíčko myrmekochorních druhů je obecně bohaté na tuky (Boulay et al. 2006).

Je možné, že druh *Myrmica scabrinodis* odpovídá během dne a v průběhu roku rozdílně na různé druhy potravy, což může vysvětlovat relativně nízkou korelaci mezi mravenčí aktivitou a počtem odnesených diaspor.

Rozdíly v průběhu roku

Aktivita mravenců v průběhu roku nevykazovala žádné pozorovatelné trendy, stejně tak míra odnesených diaspor (obrázek 5, 6). Přitom Guitian (Guitian and Garrido 2006) prezentoval výsledky, které indikují, že vrchol mravenčí aktivity koresponduje s obdobím plození u myrmekochorních druhů.

Všivec na Ohrazení plodil od začátku června do konce července v roce 2011 (Marie Konečná, úst. sd.), což by v roce 2011 velice dobře odpovídalo největšímu počtu odnesených diaspor (obrázek 6). Výsledky odnosů z roku 2012 však tuto možnost negují, neboť právě v červnu byla míra odnosů diaspor nejmenší a to přes vysokou mravenčí aktivitu (obrázek 4, 5). Pozorovatelným jevem v obou letech je snížení počtu odnesených diaspor ke konci vegetační sezony, což by mohlo naznačovat zvyšující se nezáměr o masíčko, které je preferovanou potravou pro mravence na začátku vegetační sezony, kdy alternativní zdroje potravy nejsou tak časté (Guitian and Garrido 2006). Prozatím se zdá, že meziroční rozdíly při tak neúplném pozorování v průběhu roku jasně převažují a neumožňují nacházení trendů mezi mravenčí aktivitou a odnosem diaspor.

Aktivita mravenců během dne

Aktivita mravenců během dne vykazovala jasné trendy (obrázek 7, 10). Mezi 9. a 12. hodinou mravenci dokázali efektivně odpovídat na nabídnutou návnadu, ačkoli byly teploty především na začátku sezony ještě relativně nízké a vegetace vlhká, což mravencům stěžuje jejich pohyb. Od 13. do 16. hodin jejich aktivita strmě klesla, pravděpodobně v návaznosti na zvyšující se teplotu, a v podvečerních hodinách jejich aktivita dosáhla maxima. Kolísání mravenčí aktivity během dne není žádným překvapením, přesto je toto kolísání druhově specifické (Espadaler and Gomez 1996).

Bohužel nebylo v mých silách pokračovat v pokusu po celých 24 hodin, nicméně z výsledků plyne, že při pozorování mravenčí aktivity by měl být kladen stejný důraz na den

i noc, neboť možná právě v noci je aktivita mravenců druhu *Myrmica scabrinodis* na Ohrazení vyšší než přes den, což by se poté mohlo odrazit v míře odnesených diaspor, jak ukázal Heithaus (Heithaus 1981), který nepozoroval žádné rozdíly v míře odnosů mezi dnem a nocí.

Detailní výsledky mravenčí aktivity (obrázek 10) ukazují na nejnížší mravenčí aktivitu od 11.30 do 14 hodin. Ačkoli jsem od 12 do 13 hodin připravoval diasporu pro odpolední turnus, aktivita mravenců se v této hodině pravděpodobně příliš neměnila. Mravenčí aktivita zřetelně dosahuje maxima při podvečerním turnusu, který končil ve 20.00. Přesto, že se mi celkově pětkrát nepovedlo dokončit podvečerní turnus především z důvodu deště, zájem mravenců o potravu se s přicházejícím soumrakem zvyšoval.

Odnos diaspor v průběhu dne

Počty odnesených diaspor v průběhu dne poukazují na jistou podobnost s mravenčí aktivitou (obrázek 8). Nejméně diaspor mravenci odnesli při odpoledním turnusu, který se zdá být nejméně vhodnou dobou pro dehiscenci diaspor. Vlastní chybou při plánování experimentu je skutečnost, že jsem se nezaměřil na dehiscenci diaspor všivce, abych mohl interpretovat svá data komplexněji. V literatuře najdeme několik příkladů, které ukazují dobu dehiscence myrmekochorních druhů a jednoduchou tezi, že bude doba dehiscence těsně korelována s teplotou, lze na základě těchto výsledků přijmout.

Ness (Ness and Bressmer 2005) pěstoval myrmekochorní druh *Datura wrightii* ve skleníku za konstantních podmínek a dosáhl tím rovnoměrného vypadávání diaspor během dne a noci, kdežto v reálných podmínkách 86 % diaspor vypadlo během dne. Další výsledky ukazují, že dehiscence myrmekochorních druhů gradovala mezi 10. a 14. hodinou pro druh *Helleborus foetidus* (Boulay et al. 2007a) či obdobně mezi 9. a 13. hodinou pro druh *Viola nuttallii* (Turnbull and Culver 1983).

Obecně by mělo být v zájmu myrmekochorního druhu neuvolňovat diasporu najednou, protože agregace diaspor v období dehiscence je z pohledu rostliny nevýhodnou strategií. Riziko nalezení a vyčerpání celého zdroje predací je pak větší než v případě postupného uvolňování diaspor efektivním dispersním vektorům. Z výsledků Gorba (Gorb and Gorb 2000) je patrné, že mravenci na agregaci diaspor nereagují větším úsilím o jejich dispersi. Navíc je další možností přesycení mraveniště diasporami myrmekochorních druhů (Heithaus et al. 2005), což však pravděpodobně bude spíše výjimkou vzhledem k „foraging activity“ mravenců (Espadaler and Gomez 1996).

Pokud tedy přijmeme informace, že diaspory vypadávají v průběhu dne a to těsně před denním teplotním maximem a zároveň aktivita mravenců je s vysokou teplotou negativně korelována, dostává se myrmekochorní druh do nezáviděníhodné situace. Důvod, proč u druhu *Pedicularis sylvatica* tato situace nastává, je relativně zřejmý. Odpolední sluneční záření dokáže velice rychle diasporu vysušit, čímž se stává pro mravence absolutně nezajímavým zdrojem potravy. Řešením může být rehydratace diaspor, která dokáže zatraktivnit diasporu pro dispersi i na původní stav (Servigne and Detrain 2009). V přírodních podmínkách tato hypotéza ověřována bohužel nebyla.

Diaspory všivce jsou nejčastěji odnášeny mravenci v dopoledních hodinách (obrázek 11), kolem 10. hodiny, což je snad i doba, kdy budou diaspory všivce lesního opravdu vypadávat. Je úkolem do dalších let zjistit, kdy diaspory *Pedicularis sylvatica* vypadávají z tobolek, neboť to bude klíčovou informací pro zjištění, zda je dehiscence myrmekochorního druhu *Pedicularis sylvatica* synchronizována s nejvyšší aktivitou druhu *Myrmica scabrinodis*.

4.6 Závěr k odnosovým experimentům

Porovnání výsledků míry odnesených diaspor *Pedicularis sylvatica* po půlhodinových intervalech s jinými publikovanými pracemi je složité, protože většina studií se zaměřuje na delší časové úseky. Studie Kjellssona (Kjellsson 1985a) prezentuje počty přinesených diaspor druhu *Carex pilulifera* do mraveniště taktéž po půlhodinových intervalech v průběhu celého dne a dochází k obdobným výsledkům, kdy mravenci druhu *Myrmica ruginodis* odnášejí diaspory do mraveniště nejčastěji dopoledne (9.-13. hodina) a v podvečer (18.-20. hodina). Studie Heithause (Heithaus et al. 2005) dochází k rozdílným výsledkům, kdy se míra odnesených diaspor nelišila mezi ranními (9.-10. hodina) a odpoledními experimenty (13.-14. hodina). Je to práce, která se primárně zajímala o jiný jev (nasycení mraveniště diasporami), ale přináší jiný zajímavý výsledek, že zvyšující se vzdálenost od mraveniště snižuje počty odnesených diaspor, což může být vysvětlením, proč hraje lokace diaspor v experimentu důležitou roli (Hughes and Westoby 1990).

5 Závěr

5.1 Obecný závěr

V České republice roste téměř 200 potenciálních myrmekochorních druhů. Myrmekochorní druhy České republiky jsou stínomilné byliny s brzkým začátkem kvetení a sklony k vytváření eutropních květů, které jsou adaptací pro specializované opylovače. Myrmekochorní druhy ve stanovištních nárocích ovlivňuje vlhkost a pH půdy. Myrmekochorie je koncentrovaná v některých rodech a čeledích.

5.2. Odnosové experimenty

Počet odnesených diaspor všivce lesního pozitivně koreloval v čase s mravenčí aktivitou na lokalitě. Aktivita mravenců ani míra odnesených diaspor v průběhu roku nevykazovala žádné pozorovatelné trendy pravděpodobně z důvodu malého počtu pozorování. Mravenčí aktivita zřetelně dosahuje maxima v pozdním odpoledni. Nejméně diaspor mravenci odnesli v časném odpoledni, které se zdá být nejméně vhodnou dobou pro dehiscenci diaspor. Diaspory všivce lesního jsou nejčastěji odnášeny mravenci během dopoledne, kolem desáté hodiny.

6 Použitá literatura

- Andersen AN (1988) Dispersal distance as a benefit of myrmecochory. *Oecologia* 75:507-511
- Bas JM, Oliveras J, Gomez C (2009) Myrmecochory and short-term seed fate in *Rhamnus alaternus*: Ant species and seed characteristics. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 35:380-384
- Beattie AJ (1985) The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press
- Boieiro M, Espadaler X, Gomez C, Eustaquio A (2012) Spatial variation in the fatty acid composition of elaiosomes in an ant-dispersed plant: Differences within and between individuals and populations. *Flora* 207:497-502
- Boieiro M, Rego C, Serrano ARM, Espadaler X (2010) The impact of specialist and generalist pre-dispersal seed predators on the reproductive output of a common and a rare *Euphorbia* species. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 36:227-233
- Bono JM, Heithaus ER (2002) Sex ratios and the distribution of elaiosomes in colonies of the ant, *Aphaenogaster rudis*. *Insectes Sociaux* 49:320-325
- Boulay R, Carro F, Soriguer RC, Cerda X (2007a) Synchrony between fruit maturation and effective dispersers' foraging activity increases seed protection against seed predators. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274:2515-2522
- Boulay R, Coll-Toledano J, Cerda X (2006) Geographic variations in *Helleborus foetidus* elaiosome lipid composition: implications for dispersal by ants. *Chemoecology* 16:1-7
- Boulay R, Coll-Toledano J, Manzaneda AJ, Cerda X (2007b) Geographic variations in seed dispersal by ants: are plant and seed traits decisive? *Naturwissenschaften* 94:242-246
- Boyd RS (2001) Ecological benefits of myrmecochory for the endangered chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* (Sterculiaceae). *American Journal of Botany* 88:234-241
- Brew CR, Odowd DJ, Rae ID (1989) Seed dispersal by ants - behavior-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia* 80:490-497
- Brunet J, von Oheimb G (1998) Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86:429-438
- Canner JE, Spence M (2011) A new technique using metal tags to track small seeds over short distances. *Ecological Research* 26:233-236
- Chlumský J, Koutecký P, Jílková V, Štech M (2012) Roles of species-preferential seed dispersal by ants and endozoochory in *Melampyrum* (Oronbanchaceae). *Journal of Plant Ecology* 6:1-8
- Christian CE (2001) Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413:635-639
- Christian CE, Stanton ML (2004) Cryptic consequences of a dispersal mutualism: Seed burial, elaiosome removal, and seed-bank dynamics. *Ecology* 85:1101-1110
- Chytrý M, Rafajová M (2003) Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia* 75:1-15
- Crane PR, Friis EM, Pedersen KR (1995) The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374:27-33
- Culver DC, Beattie AJ (1978) Myrmecochory in *Viola* - dynamics of seed-ant interactions in some west-virginia species. *Journal of Ecology* 66:53-72

- Dostal P (2005) Effect of three mound-building ant species on the formation of soil seed bank in mountain grassland. *Flora* 200:148-158
- Edwards W, Dunlop M, Rodgerson L (2006) The evolution of rewards: seed dispersal, seed size and elaiosome size. *Journal of Ecology* 94:687-694
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulissen D (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd edition. *Scr. Geobotanica* 18:1-258
- Eriksson O, Friis EM, Lofgren P (2000) Seed size, fruit size, and dispersal systems in angiosperms from the early cretaceous to the late tertiary. *American Naturalist* 156:47-58
- Espadaler X, Gomez C (1996) Seed production, predation and dispersal in the Mediterranean myrmecochore *Euphorbia characias* (*Euphorbiaceae*). *Ecography* 19:7-15
- Fischer RC, Olzant SM, Wanek W, Mayer V (2005) The fate of *Corydalis cava* elaiosomes within an ant colony of *Myrmica rubra*: elaiosomes are preferentially fed to larvae. *Insectes Sociaux* 52:55-62
- Fischer RC, Richter A, Hadacek F, Mayer V (2008) Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. *Oecologia* 155:539-547
- Fokuhl G, Heinze J, Poschlod P (2007) Colony growth in *Myrmica rubra* with supplementation of myrmecochorous seeds. *Ecological Research* 22:845-847
- Fokuhl G, Heinze J, Poschlod P (2012) Myrmecochory by small ants - Beneficial effects through elaiosome nutrition and seed dispersal. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 38:71-76
- Gammans N, Bullock JM, Schonrogge K (2005) Ant benefits in a seed dispersal mutualism. *Oecologia* 146:43-49
- Giladi I (2006) Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos* 112:481-492
- Gomez C, Espadaler X (1998) Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. *Journal of Biogeography* 25:573-580
- Gomez C, Espadaler X, Bas JM (2005) Ant behaviour and seed morphology: a missing link of myrmecochory. *Oecologia* 146:244-246
- Gorb E, Gorb S (2000) Effects of seed aggregation on the removal rates of elaiosome-bearing *Chelidonium majus* and *Viola odourata* seeds carried by *Formica polyctena* ants. *Ecological Research* 15:187-192
- Gorb SN, Gorb EV (1999) Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* Foerst.): Implications for distance dispersal. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 20:509-518
- Gordon DM (1983) Dependence of necrophoric response to oleic-acid on social-context in the ant, *Pogonomyrmex badius*. *Journal of Chemical Ecology* 9:105-111
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R [eds] (2007) *Comparative Plant Ecology: A functional approach to common British species*. 2nd edition. Castlepoint Press. 1-748
- Guitian J, Garrido JL (2006) Is early flowering in myrmecochorous plants an adaptation for ant dispersal? *Plant Species Biology* 21:165-171
- Guitian P, Medrano M, Guitian J (2003) Seed dispersal in *Erythronium dens-canis* L. (*Liliaceae*): variation among habitats in a myrmecochorous plant. *Plant Ecology* 169:171-177
- Heithaus ER (1981) Seed predation by rodents on 3 ant-dispersed plants. *Ecology* 62:136-145
- Heithaus ER, Heithaus PA, Liu SY (2005) Satiation in collection of myrmecochorous diaspores by colonies of *Aphaenogaster rudis* (*Formicidae: Myrmicinae*) in central Ohio, USA. *Journal of Insect Behavior* 18:827-846

- Hejný S, Slavík B [eds] (1997) Květena České republiky. Vol. 1. Academia, Praha
- Hejný S, Slavík B [eds] (1990) Květena České republiky. Vol. 2. Academia, Praha
- Hejný S, Slavík B [eds] (1992) Květena České republiky. Vol. 3. Academia, Praha
- Horvitz CC, Schemske DW (1994) Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75:1949-1958
- Hu SS, Dilcher DL, Jarzen DM, Taylor DW (2008) Early steps of angiosperm-pollinator coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:240-245
- Hughes L, Westoby M (1990) Removal rates of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 71:138-148
- Jules ES (1996) Yellow jackets (*Vespula vulgaris*) as a second seed disperser for the myrmecochorous plant, *Trillium ovatum*. *American Midland Naturalist* 135:367-369
- Kalisz S, Hanzawa FM, Tonsor SJ, Thiede DA, Voigt S (1999) Ant-mediated seed dispersal alters pattern of relatedness in a population of *Trillium grandiflorum*. *Ecology* 80:2620-2634
- Kjellsson G (1985a) Seed fate in a population of *Carex-pilulifera* L .1. Seed dispersal and ant-seed mutualism. *Oecologia* 67:416-423
- Kjellsson G (1985b) Seed fate in a population of *Carex-pilulifera* L .2. Seed predation and its consequences for dispersal and seed bank. *Oecologia* 67:424-429
- Kjellsson G (1991) Seed fate in an ant-dispersed sedge, *Carex-pilulifera* L. - recruitment and seedling survival in tests of models for spatial-dispersion. *Oecologia* 88:435-443
- Kovář P, Kovářová M, Dostál P, Herben T (2001) Vegetation of ant-hills in a mountain grassland: effects of mound history and of dominant ant species. *Plant Ecology* 156:215-227
- Kubát K, Hrouda L, Chrtek J , Kaplan Z, Kirschner J, Štěpánek J, Zázvorka J [eds] (2002) Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha. 1-927
- Lanza J, Schmitt MA, Awad AB (1992) Comparative chemistry of elaiosomes of 3 species of *Trillium*. *Journal of Chemical Ecology* 18:209-221
- Lengyel S, Gove AD, Latimer AM, Majer JD, Dunn RR (2009) Ants Sow the Seeds of Global Diversification in Flowering Plants. *Plos One* 4
- Lengyel S, Gove AD, Latimer AM, Majer JD, Dunn RR (2010) Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 12:43-55
- Mark S, Olesen JM (1996) Importance of elaiosome size to removal of ant-dispersed seeds. *Oecologia* 107:95-101
- Marussich WA (2006) Testing myrmecochory from the ant's perspective: The effects of *Datura wrightii* and *D. discolor* on queen survival and brood production in *Pogonomyrmex californicus*. *Insectes Sociaux* 53:403-411
- Morales MA, Heithaus ER (1998) Food from seed-dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology* 79:734-739
- Moreau CS, Bell CD, Vila R, Archibald SB, Pierce NE (2006) Phylogeny of the ants: Diversification in the age of angiosperms. *Science* 312:101-104
- Ness JH, Bressmer K (2005) Abiotic influences on the behaviour of rodents, ants, and plants affect an ant-seed mutualism. *Ecoscience* 12:76-81
- Ness JH, Bronstein JL, Andersen AN, Holland JN (2004) Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: Implications of small-ant invasions. *Ecology* 85:1244-1250
- Ness JH, Morin DF (2008) Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. *Biological Conservation* 141:838-847

- Ness JH, Morin DF, Giladi I (2009) Uncommon specialization in a mutualism between a temperate herbaceous plant guild and an ant: are *Aphaenogaster* ants keystone mutualists? *Oikos* 118:1793-1804
- Oberrath R, Bohning-Gaese K (2002) Phenological adaptation of ant-dispersed plants to seasonal variation in ant activity. *Ecology* 83:1412-1420
- Ohara M, Higashi S (1987) Interference by ground beetles with the dispersal by ants of seeds of *Trillium* species (*Liliaceae*). *Journal of Ecology* 75:1091-1098
- Ohkawara K (2005) Effect of timing of elaiosome removal on seed germination in the ant-dispersed plant, *Erythronium japonicum* (*Liliaceae*). *Plant Species Biology* 20:145-148
- Ohkawara K, Higashi S (1994) Relative importance of ballistic and ant dispersal in 2 diplochorous *Viola* species (*Violaceae*). *Oecologia* 100:135-140
- Ohkawara K, Higashi S, Ohara M (1996) Effects of ants, ground beetles and the seed-fall patterns on myrmecochory of *Erythronium japonicum* Decne (*Liliaceae*). *Oecologia* 106:500-506
- Ohkawara K, Ohara M, Higashi S (1997) The evolution of ant-dispersal in a spring-ephemeral *Corydalis ambigua* (*Papaveraceae*): Timing of seed-fall and effects of ants and ground beetles. *Ecography* 20:217-223
- Ohnishi YK, Suzuki N (2011) Seed predator deterrence by seed-carrying ants in a dyszoochorous plant, *Chamaesyce maculata* L. Small (*Euphorbiaceae*). *Population Ecology* 53:441-447
- Oostermeijer JGB (1989) Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula-campestris* (L) DC and *Viola curtisii* Forster in a dutch dune area. *Oecologia* 78:302-311
- Peternelli EFD, Barbosa LCA, Della Lucia TMC (2008) Isolation of compounds attractive to the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* Forel (*Hymenoptera: Formicidae*) from *Mabea fistulifera* elaiosome. *Quimica Nova* 31:475-478
- Peters M, Oberrath R, Bohning-Gaese K (2003) Seed dispersal by ants: are seed preferences influenced by foraging strategies or historical constraints? *Flora* 198:413-420
- Pfeiffer M, Huttenlocher H, Ayasse M (2010) Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants. *Functional Ecology* 24:545-555
- Rissing SW (1986) Indirect effects of granivory by harvester ants- plant-species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia* 68:231-234
- Ruhren S, Dudash MR (1996) Consequences of the timing of seed release of *Erythronium americanum* (*Liliaceae*), a deciduous forest myrmecochore. *American Journal of Botany* 83:633-640
- Salazar-Rojas B, Rico-Gray V, Canto A, Cuautle M (2012) Seed fate in the myrmecochorous Neotropical plant *Turnera ulmifolia* L., from plant to germination. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 40:1-10
- Sernander R (1906) Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 41
- Servigne P (2008) Etude expérimentale et comparative de la myrmécochorie: le cas des fourmis dispersatrices *Lasius niger* et *Myrmica rubra*. PhD Thesis. 1-183
- Servigne P, Detrain C (2009) Seed desiccation limits removal by ants. *Arthropod-Plant Interactions* 3:225-232
- Servigne P, Detrain C (2010) Opening myrmecochory's black box: what happens inside the ant nest? *Ecological Research* 25:663-672
- Sheridan SL, Iversen KA, Itagaki H (1996) The role of chemical senses in seed-carrying behavior by ants: A behavioral, physiological, and morphological study. *Journal of Insect Physiology* 42:149-159

- Skidmore BA, Heithaus ER (1988) Lipid cues for seed-carrying by ants in *Hepatica americana*. *Journal of Chemical Ecology* 14:2185-2196
- Slavík B [ed.] (1995) Květena České republiky. Vol. 4. Academia, Praha
- Slavík B [ed.] (1997) Květena České republiky. Vol. 5. Academia, Praha
- Slavík B [ed.] (2000) Květena České republiky. Vol. 6. Academia, Praha
- Slavík B, Štěpánková J [eds] (2004) Květena České republiky. Vol. 7. Academia, Praha
- Smith BH, Derivera CE, Bridgman CL, Woida JJ (1989) Frequency-dependent seed dispersal by ants of 2 deciduous forest herbs. *Ecology* 70:1645-1648
- Šerá B (2003) Reprodukce semeny u bylinných druhů rostlin. PhD. Thesis. 1-84
- Turnbull CL, Culver DC (1983) The timing of seed dispersal in *Viola nuttallii* - attraction of dispersers and avoidance of predators. *Oecologia* 59:360-365
- Warren RJ, Bahn V, Bradford MA (2011) Temperature cues phenological synchrony in ant-mediated seed dispersal. *Global Change Biology* 17:2444-2454
- Wilson EO, Durlach NI, Roth LM (1958) Chemical releasers of necrophoric behavior in ants. *Psyche* 65
- Winkler E, Heinken T (2007) Spread of an ant-dispersed annual herb: An individual-based simulation study on population development of *Melampyrum pratense* L. *Ecological Modelling* 203:424-438
- Zettler JA, Spira TP, Allen CR (2001) Yellow jackets (*Vespula* spp.) disperse *Trillium* (spp.) seeds in eastern North America. *American Midland Naturalist* 146:444-446

On-line zdroje

Stevens PF (2001) Angiosperm Phylogeny Website, version 12, July 2012
URL: [www.mobot.org]

Klotz S, Kühn I, Durka W [Eds] (2002) BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. Schriftenreihe für Vegetationskunde 38. Bonn: Bundesamt für Naturschutz
URL: [www2.ufz.de/biolflor/index.jsp]

Fitter AH, Peat HJ (1994) The ecological Flora Database. Journal of Ecology 82:415-425
URL: [www.ecoflora.co.uk]

Kleyer M et al. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. Journal of Ecology 96:1266-1274
URL: [www.leda-traitbase.org]

Použité software

Ter Braak CJF, Šmilauer P (2012) Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Microcomputer Power, Ithaca, USA, 1-496
URL: [www.canoco5.com]

StatSoft. (2011) STATISTICA (data analysis software system), version 10. StatSoft Inc.
URL: [www.statsoft.com.]

R Core Team (2012) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria
URL:[www.R-project.org]

7 Přílohy

Příloha 1. Potenciální myrmekochorní druhy České republiky

Název druhu/agregátu druhů
<i>Adonis vernalis</i>
<i>Aegopodium podagraria</i>
<i>Ajuga genevensis</i>
<i>Ajuga chamaepitys</i>
<i>Ajuga pyramidalis</i>
<i>Ajuga reptans</i>
<i>Allium ursinum</i>
<i>Anemone nemorosa</i>
<i>Anemone ranunculoides</i>
<i>Anchusa azurea</i>
<i>Anchusa officinalis</i>
<i>Aremonia agrimonoides</i>
<i>Asarum europaeum</i>
<i>Buxus sempervirens</i>
<i>Carex caryophyllea</i>
<i>Carex digitata</i>
<i>Carex ericetorum</i>
<i>Carex humilis</i>
<i>Carex montana</i>
<i>Carex ornithopoda</i>
<i>Carex pallescens</i>
<i>Carex pilulifera</i>
<i>Centaurea cyanus</i>
<i>Centaurea jacea</i>
<i>Centaurea montana</i>
<i>Centaurea nigrescens</i>
<i>Centaurea scabiosa</i>
<i>Claytonia perfoliata</i>
<i>Colchicum autumnale</i>
<i>Corydalis alba*</i>
<i>Corydalis cava</i>
<i>Corydalis intermedia</i>
<i>Corydalis lutea</i>
<i>Corydalis pumila</i>
<i>Corydalis solida</i>
<i>Crocus albiflorus</i>
<i>Cyclamen purpurascens</i>
<i>Cytisus scoparius</i>
<i>Danthonia decumbens</i>
<i>Elytrigia repens</i>
<i>Erythronium dens-canis</i>
<i>Euonymus europaea</i>
<i>Euphorbia amygdaloides</i>
<i>Euphorbia cyparissias</i>
<i>Euphorbia dulcis</i>
<i>Euphorbia epithymoides</i>

<i>Euphorbia esula</i>
<i>Euphorbia exigua</i>
<i>Euphorbia falcata</i>
<i>Euphorbia helioscopia</i>
<i>Euphorbia lathyris</i>
<i>Euphorbia lucida</i>
<i>Euphorbia palustris</i>
<i>Euphorbia peplus</i>
<i>Euphorbia platyphyllos</i>
<i>Euphorbia salicifolia</i>
<i>Euphorbia seguieriana</i>
<i>Euphorbia stricta</i>
<i>Euphorbia villosa</i>
<i>Euphorbia waldesteinii</i>
<i>Fallopia convolvulus</i>
<i>Fallopia dumetorum</i>
<i>Ficaria verna</i> subsp. <i>bulbifera</i>
<i>Fumaria officinalis</i>
<i>Fumaria parviflora</i>
<i>Fumaria rostellata</i>
<i>Fumaria schleicheri</i>
<i>Fumaria vaillantii</i>
<i>Gagea lutea</i>
<i>Gagea minima</i>
<i>Gagea pratensis</i>
<i>Gagea pratensis</i> agg.*
<i>Gagea pusilla</i>
<i>Gagea transversalis</i>
<i>Gagea villosa</i>
<i>Galanthus nivalis</i>
<i>Galeobdolon luteum</i>
<i>Genista tinctoria</i>
<i>Helleborus foetidus</i>
<i>Helleborus niger</i>
<i>Helleborus viridis</i>
<i>Hepatica nobilis</i>
<i>Chamaecytisus ratisbonensis</i>
<i>Chamaecytisus supinus</i>
<i>Chelidonium majus</i>
<i>Knautia arvensis</i>
<i>Knautia arvensis</i> agg.
<i>Knautia dipsacifolia</i>
<i>Knautia drymeia</i>
<i>Knautia kitaibelii</i>
<i>Lamium album</i>
<i>Lamium amplexicaule</i>
<i>Lamium hybridum</i>
<i>Lamium maculatum</i>
<i>Lamium purpureum</i>
<i>Lathraea squamaria</i>
<i>Leucojum vernum</i>
<i>Luzula campestris</i>

<i>Luzula campestris</i> agg.
<i>Luzula divulgata</i>
<i>Luzula luzulina</i>
<i>Luzula luzuloides</i>
<i>Luzula multiflora</i>
<i>Luzula nivea</i>
<i>Luzula pallescens</i>
<i>Luzula pilosa</i>
<i>Luzula spicata</i>
<i>Luzula sudetica</i>
<i>Luzula sylvatica</i>
<i>Lycopsis arvensis</i>
<i>Macleaya cordata</i>
<i>Mantiscalca salmantica</i>
<i>Melampyrum arvense</i>
<i>Melampyrum cristatum</i>
<i>Melampyrum nemorosum</i>
<i>Melampyrum pratense</i>
<i>Melampyrum sylvaticum</i>
<i>Melica nutans</i>
<i>Melica uniflora</i>
<i>Melittis melissophyllum</i>
<i>Mercurialis annua</i>
<i>Mercurialis perennis</i>
<i>Moehringia muscosa</i>
<i>Moehringia trinervia</i>
<i>Myosotis sparsiflora</i>
<i>Narcissus pseudonarcissus</i>
<i>Nonea pulla</i>
<i>Ornithogalum nutans</i>
<i>Parietaria judaica</i>
<i>Parietaria officinalis</i>
<i>Pedicularis sylvatica</i>
<i>Polygala amara</i>
<i>Polygala amara</i> subsp. <i>brachyptera</i>
<i>Polygala amarella</i>
<i>Polygala comosa</i>
<i>Polygala chamaebuxus</i>
<i>Polygala major</i>
<i>Polygala multicaulis</i>
<i>Polygala serpyllifolia</i>
<i>Polygala vulgaris</i>
<i>Polygala vulgaris</i> agg.*
<i>Portulaca oleracea</i>
<i>Potentilla alba</i>
<i>Potentilla erecta</i>
<i>Potentilla micrantha</i>
<i>Potentilla sterilis</i>
<i>Primula auricula</i>
<i>Primula elatior</i>
<i>Primula farinosa</i>
<i>Primula minima</i>

<i>Primula veris</i>
<i>Primula vulgaris</i>
<i>Pulmonaria angustifolia</i>
<i>Pulmonaria mollis</i>
<i>Pulmonaria obscura</i>
<i>Pulmonaria officinalis</i>
<i>Pulmonaria officinalis</i> agg.*
<i>Reseda lutea</i>
<i>Reseda luteola</i>
<i>Reseda odorata</i>
<i>Reseda phyteuma</i>
<i>Ricinus communis</i>
<i>Scilla amoena</i>
<i>Scilla bifolia</i> *
<i>Scilla bifolia</i> agg.*
<i>Scilla kladnii</i>
<i>Scilla luciliae</i>
<i>Scilla siberica</i>
<i>Scilla vindobonensis</i>
<i>Symphytum officinale</i>
<i>Thesium alpinum</i>
<i>Thesium bavarum</i>
<i>Thesium linophyllum</i>
<i>Thesium pyrenaicum</i>
<i>Ulex europaeus</i>
<i>Veronica agrestis</i>
<i>Veronica hederifolia</i>
<i>Veronica persica</i>
<i>Vinca minor</i>
<i>Viola alba</i>
<i>Viola ambigua</i>
<i>Viola arvensis</i>
<i>Viola biflora</i>
<i>Viola canina</i>
<i>Viola canina</i> subsp. <i>ruppii</i>
<i>Viola collina</i>
<i>Viola elatior</i>
<i>Viola epipsila</i>
<i>Viola hirta</i>
<i>Viola kitaibeliana</i>
<i>Viola mirabilis</i>
<i>Viola odorata</i>
<i>Viola palustris</i>
<i>Viola pumila</i>
<i>Viola reichenbachiana</i>
<i>Viola riviniana</i>
<i>Viola rupestris</i>
<i>Viola stagnina</i>
<i>Viola suavis</i>
<i>Viola tricolor</i>

* Druhy/Agregáty druhů, které v této podobě nejsou v Klíči ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002) uvedeny a vyžadují další pozornost.