

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



Ovlivňuje aktivita mravenců koexistenci rostlin?

Do ants influence coexistence of plant species?

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša, Ph.D.

Autor: Jakub Polák

2015

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Jakub Polák

Aplikovaná ekologie

Název práce

Ovlivňuje aktivita mravenců koexistenci rostlin?

Název anglicky

Do ants influence coexistence of plant species?

Cíle práce

Zjistit, zda aktivita mravenců, tj. zejména budování hnízd, působí jako mechanismus ovlivňující koexistenci rostlinných druhů ve společenstvech. V první části zpracovat literární rešerši popisující základní mechanismy lokální koexistence rostlin a zejména diskutovat studie popisující vliv mravenců na rostlinné populace. V druhé části provést zahradní experiment, ve kterém bude manipulováno působení mravenců na rostliny ve společenstvu a zhodnocen jejich vliv na fitness jednotlivých druhů. Hypotézou je, že mravenci snižují fitness kompetičně silných druhů a tím umožňují jejich koexistenci s druhy kompetičně slabými.

Metodika

Provést literární rešerši na základě studia článků z Web of Science. Připravit a zhodnotit zahradní manipulační experiment. V zahradním experimentu pěstovat trsnaté druhy graminoidů (silní kompetitoři) s výběžkatým druhem (slabý kompetitor) vždy v nádobě s přítomností mravenců a bez jejich přítomnosti. Na začátku a konci vegetační sezóny změřit vlastnosti rostlin spojené s jejich fitness. Statisticky porovnat, jak se liší fitness rostlin v nádobách s přítomností a bez přítomností mravenců.

Doporučený rozsah práce

30

Klíčová slova

manipulační experiment, koexistence rostlin, mokřadní rostliny

Doporučené zdroje informací

- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., ... & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1), 111-127.
- Horvitz, C. C., & Schemske, D. W. (1984). Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology*, 1369-1378.
- Chesson, P. (2000). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical population biology*, 58(3), 211-237.
- Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2007). *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press.
- Rosumek, F. B., Silveira, F. A., Neves, F. D. S., Barbosa, N. P. D. U., Diniz, L., Oki, Y., ... & Cornelissen, T. (2009). Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, 160(3), 537-549.

Předběžný termín obhajoby

2015/06 (červen)

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 17. 3. 2015**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 17. 3. 2015**prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.**

Děkan

V Praze dne 26. 03. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci na téma „Ovlivňuje aktivita mravenců koexistenci rostlin?“ vypracoval samostatně, a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

V Praze 15.4.2015

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

Abstrakt

Koexistence rostlin a mechanismy, které ji umožňují, jsou velmi významným prvkem v ekologii rostlin. Byl navržen experiment, s cílem prokázat, že mravenci svou činností ovlivňují fitness vybraných druhů mokřadních rostlin, a mohou tak mít vliv na soužití těchto druhů. Analýzou dat bylo prokázáno, že činnost mravenců má negativní vliv na fitness druhu *Carex elongata*, a zvýhodňují tak druhy *Deschampsia caespitosa* a *Calamagrostis canescens*. Umožňují tak soužití kompetičně slabého druhu *Calamagrostis canescens* se silnými konkurenty *Deschampsia caespitosa* a *Carex elongata*. Mají tedy vliv na koexistenci druhů v navrženém experimentu. Hlavním cílem je další pozorování vývoje společenstev v experimentu, se zaměřením na popis vztahu rostlin a mravenců jako mechanismu umožňujícího koexistenci.

Klíčová slova: manipulační experiment, koexistence rostlin, mokřadní rostliny

Abstrakt

Plant coexistence and mechanisms, that enable it, are a very important elements in plant ecology. In this study, I designed an experiment to demonstrate if ants, whose activities influence the fitness of wetland plant species, can affect also their coexistence. Analyses of the experimental data demonstrated that the activity of ants decreased fitness of competitively strong species *Carex elongata* and thus favour other species *Deschampsia caespitosa* and *Calamagrostis canescens*. Ants probably contributed to coexistence of competitive weak species *Calamagrostis canescens* with stronger competitors. The future studies should be focused more deeply on role of ants for coexistence of plants species in local communities beyond ant mutualistic relationship with plants.

Keywords: manipulation experiment, coexistence of plants, wetland plants

Obsah

1. Úvod	8
2. Cíle práce	9
3. Literární rešerše	10
3.1 Charakteristika druhů	10
3.2 Koexistence druhů	12
3.2.1 Stabilizační mechanizmy koexistence	12
3.2.2 Vyrovnávací mechanizmy koexistence	17
3.2 Mezidruhové interakce	19
3.3 Interakce mravenců a rostlinných společenstev	21
3.3.1 Efekt herbivorů na populace rostlin spolupracujících s mravenci	21
3.3.2 Mravenci jako obranný prostředek rostlin	22
3.3.3 Mravenci jako prostředek šíření rostlin	23
4. Metodika	24
4.1 Struktura experimentu	24
4.3 Realizace experimentu	24
4.4 Sběr dat	27
4.5 Analýza	27
5. Výsledky	28
6. Diskuze	31
7. Závěr	33
8. Použitá literatura	34
9. Seznam obrázků	43
10. Přílohy	44
10.1 Příloha č. 1: Rozložení nádob pod zastíňovací konstrukcí	44

1.Úvod

Mechanismy umožňující koexistenci jsou klíčovým prvkem k pochopení funkčnosti soužití druhů rostlinných společenstev. Je známo několik mechanismů, které takovéto soužití umožňují, a lze je dělit na stabilizační a vyrovnávací. Nicméně není prokázáno, že všechny navržené a popsané modely mechanismů skutečně fungují, nebo zda jsou vůbec v reálném světě přítomny (Connell 1980 Chesson 2000, Chesson 2008, Wilson 1990, Wilson 2011).

Velmi významným mechanismem, umožňujícím koexistenci druhů v rostlinných společenstvech jsou interakce s různými druhy živočichů (Wilson 1990, Wilson 2011). Jednou z mnoha takovýchto interakcí jsou vzájemné vztahy rostlin a mravenců. Rolí mravenců jako součástí obranných mechanismů rostlin, či jako prostředku pro jejich lepší šíření se zabývá ve svých studiích mnoho autorů a je známo, mnoho prokázaných symbiotických vztahů mravenců a rostlin (Bronstein et al. 2006, Horvitz a Schemske 1984, Rico-Gray a Oliveira 2007, Rosumek et al. 2009).

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

2. Cíle práce

Cílem mé bakalářské práce je zjistit, zda aktivita mravenců, tj. zejména budování hnízd, působí jako mechanismus ovlivňující koexistenci rostlinných druhů ve společenstvech. Popsat základní mechanismy lokální koexistence rostlin, a popsat některé známé interakce rostlin a mravenců. Dále uskutečnit manipulační experiment za účelem prokázání hypotézy, že mravenci snižují fitness kompetičně silných druhů, a tím umožňují jejich koexistenci s druhy kompetičně slabými.

3. Literární řešerše

3.1 Charakteristika druhů

Metlice trsnatá *Deschampsia caespitosa*, je vytrvalá hustě trsnatá tráva řádu lipnicotvaré *Poalea* z čeledi lipnicovitých *Poaceae*. *Deschampsia caespitosa* je velice variabilní, a má vysokou morfologickou plasticitu, která se projevuje v řadě znaků jako je například celková velikost rostliny, drsnost, šířka a délka listů nebo barva a velikost klásků (Davy 1980). Její areál rozšíření zahrnuje prakticky celou Evropu, odkud je dále rozšířena směrem na východ přes Sibiř do Asie. Díky své široké ekologické valenci se vyskytuje i v oblastech za polárním kruhem (Chiapella et al. 2003). V České republice roste hojně od nížin až po alpský stupeň, kdy je možno nalézt ji až na vrcholu Sněžky (Málková 1996). *Deschampsia caespitosa* je vysoce flexibilní druh o čemž svědčí nejen její globální rozšíření, ale i schopnost adaptace na světelné podmínky a délku vegetační doby (Pearcy a Ward 1972). *Deschampsia caespitosa* roste na stanovištích se zvýšenou půdní vlhkostí. Neklade velké nároky na obsah živin v půdě, a může růst i na stanovištích chudých na dusík díky tomu, že dokáže čerpat dusíkaté látky pomocí kořenové mykorrhizy (Martínek 2011).

Třtina šedavá *Calamagrostis canescens* je vytrvalá výběžkatá tráva řádu lipnicotvaré *Poalea* z čeledi lipnicovitých *Poaceae*. Je rozšířena zejména v severnějších částech Evropy, a její výskyt dále směřuje na východ až na jižní Sibiř (Logofet et al. 2006). V České republice se vyskytuje spíše roztroušeně od nížin do podhůří s hojnějším výskytem v oblasti Jižních Čech. Nejčastěji roste na vlhkých stanovištích, jako jsou slatinné a rašelinné louky, především však v mokřadních olšínách (Kubát et al. 2002). *Calamagrostis canescens* je schopná odolávat i většímu zamokření a v porostech mokřadních olšin roste mezi společenstvy ostřic (Soukupová 1992).

Ostřice prodloužená *Carex elongata*, je vytrvalá bylina řádu lipnicotvaré *Poales* z čeledi šáchorovitých *Cyperaceae*. *Carex elongata* se vyskytuje zejména ve střední, severní a východní Evropě, její areál rozšíření ovšem zasahuje až na jižní Sibiř (Grulich a Řepka 2002). V České republice se vyskytuje roztroušeně, hojněji pak roste v oblasti Hornomoravského úvalu (Kubát et al. 2002). *Carex elongata* je součástí břehových porostů podél vodních ploch či drobných lesních vodních toků, ale i pravidelně zaplavovaných území a slatin. Převážně ale roste v mokřadních

olšínách, kde tvoří nápadné trsy nebo i drobné buly (Grulich a Řepka 2002, Schütz a Rave 2003). Preferuje písčitohlinité zásadité vodou nasycené půdy s dostatkem živin (Grulich a Řepka 2002).

Významnou součástí společenstev v navrženém experiment je potom mravenec obecný *Lasius niger*. *Lasius niger* je v České republice velice hojný druh mravence z čeledi mravencovitých *Formicidae*, podčeledi *Formicinae* rodu *Lasius*. Je to hnědý až šedočerný druh mravence, s délkou těla 2-5 mm v případě dělnic, délka těla královny je potom 7-10 mm (Sadil 1955). Jedná se o velmi hojně rozšířený druh, jehož areál výskytu zahrnuje Evropu, Asii, Severní Ameriku a část severní Afriky. V České republice se vyskytuje jak v horách, tak i v nížinách, a snáší suchá i vlhká stanoviště (Sadil 1955, Hölldobler a Wilson 1997). Jejich hnízda lze najít velice často pod kameny, nebo v mrtvém dřevě. Podzemní mraveniště mívají nadzemní kupovitou nadstavbu kolem stébel trav, která je velmi odolná vůči nepříznivým vlivům v podobě silného větru či deště (Sadil 1955). Je to všežravý druh, který loví hmyz, nicméně jeho doménou je zejména pěstování mšic na rostlinách, které mravencům poskytují medovici (Sadil 1955, Hölldobler a Wilson 1997, Obenberger 1949).

3.2 Koexistence druhů

Koexistence znamená soužití druhů ve stejném čase nebo na stejném místě (Cambridge University Dictionary 2.3. 2015). Vysvětlování vzájemných interakcí a soužití druhů je jedním z hlavních cílů ekologie (Wilson 1990). Je známo 12 mechanismů koexistence, které lze dělit na stabilizační a vyrovnávací (Wilson 2011).

Stabilizační mechanismy působí v rámci soužití druhů na určité ploše tehdy, je-li jeden z druhů přítomen v menším množství, a je tedy vzácnější vzhledem k jinému druhu, který na něj může působit větším konkurenčním tlakem. V takovém případě se uplatní některý ze stabilizačních mechanismů, který svým působením na početně a konkurenčně silnější druhy stabilizuje společenstvo, aby nedošlo ke konkurenčnímu vyloučení slabších a vzácnějších druhů. Umožní tak slabším druhům jistý růst populace a zlepšení konkurenčních schopností. Takovýmto působením stabilizačních mechanismů, které má za následek zlepšení podmínek vzácnějšího druhu na úkor jeho hlavního konkurenta, dochází k takzvanému *increase-when-rare* principu, který lze považovat za hlavní indikátor, chceme-li určit zda se jedná o stabilizační mechanismus (Wilson 2011).

Vedle stabilizačních mechanismů působí ve společenstvech také vyrovnávací mechanismy, které svou činností do určité míry vyrovnávají konkurenční schopnosti vzájemně se ovlivňujících druhů. V jejich případě tedy není přítomen indikační mechanismus *increase-when-rare*, nicméně oddalováním vyloučení druhů ze společenstva umožňují působení slabších stabilizačních mechanismů, a v určité míře tak překonat rozdíly v reprodukčních schopnostech (fitness) ve prospěch právě znevýhodněných jedinců (Wilson 2011, Chesson 2000).

3.2.1 Stabilizační mechanismy koexistence

Prvním ze stabilizačních mechanismů je diverzifikace neboli rozrůžňování nik. Tento mechanismus se uplatňuje především v rámci druhů, které mezi sebou soutěží o životní prostor, tedy například u rostlin (Connell 1980). Základem soužití druhů je v tomto případě jejich specializace na různé stanovištní podmínky jako například typ půdy, hloubka půdy, přítomnost spásáčů, či dostupnost různých živin. Je-li každý z druhů vyskytujících se na určitém stanovišti lepší než jeho konkurent v jiném rozsahu

takovýchto podmínek prostředí, budou moci konkurenční druhy koexistovat vedle sebe. Jsou tedy přítomny odlišné limitující faktory, které umožňují soužití konkurenčních druhů v určité rovnováze, přičemž každý z druhů bude mít tendenci zabírat plochu, na které může prosperovat lépe než jeho konkurent (Wilson 2011, Connell 1978). Connell (1980) uvádí, že jsou dva způsoby, jak k tomuto stavu mohlo dojít. Prvním z nich je fakt, že se každý z takovýchto druhů vyvinul v jiném prostředí, kde se stal přizpůsobivým k určitému souboru podmínek okolního prostředí. Když se potom takovéto druhy dostanou k sobě, obsadí určitou část plochy, na kterou se předem přizpůsobily. Druhým způsobem, je potom společný vývoj druhů (koevoluce), kdy se pod tlakem vlastní konkurence vzájemně odsunou, tak, aby každý obýval svou plochu, na kterou se specializuje (McArthur 1969, May 1974). To je obvykle označováno jako *habitat shift*, což lze volně přeložit jako stanovištní posun (Schoener 1974). Díky těmto rozdílům vedle sebe mohou druhy koexistovat bez vzájemného vyloučení (Wilson 1990).

Dalším velmi významným stabilizačním mechanismem je tlak škůdců. Všechny typy škůdců mají potenciál zvýšit konkurenceschopnost vzácnějších druhů. Aby tento mechanismus fungoval, jsou zapotřebí tři podmínky. Za prvé škůdce musí výrazně snížit fitness, jedná-li se o rostlinné druhy, či reprodukční schopnost hostitele v případě živočichů. Za druhé šíření škůdce musí být pomalejší u vzácnějších druhů než v případě monokultur a za třetí, škůdce musí být druhově více či méně specifický (Wilson 1990, Wilson 2011).

Tento stabilizační mechanismus v rostlinném společenstvu funguje tak, že dojde-li ke zvýšení početnosti jednoho druhu ve společenstvu a hrozí tak vytlačení jiného začne se ve větší míře uplatňovat činnost škůdců na něj specifikovaných což je v souladu s podmínkou, že škůdce musí být druhově specifický. Tato činnost se bude stupňovat a zrychlovat jak popisuje druhá podmínka, která říká, že šíření škůdce je rychlejší v případě vysoké početnosti jednoho druhu, a dojde tak ke snížení fitness čímž bude splněna první podmínka (Wilson 1990).

Za další stabilizační mechanismus lze považovat stálou změnu prostředí. Stálou změnou prostředí lze rozumět jisté výkyvy životního prostředí, které mohou být jak sezónní, tak i dlouhodobé. Jak tvrdí Wilson (2011) nemusí mít výkyvy v životním prostředí nutně za následek koexistenci druhů. Dále uvádí, že není-li přítomen žádný čistě stabilizační proces, bude mít jeden z přítomných druhů vlivem lepší adaptace

na výkyvy v prostředí dlouhodobě vyšší tempo růstu populace *population growth rate* (PGR), a dojde tak k postupnému vyloučení jeho konkurentů. Nicméně Chesson (2008) ukázal, že existují dva mechanismy, které i přes kolísání podmínek v životním prostředí umožňují stabilní soužití druhů. Tyto mechanismy jsou relativní nelinearita a tzv. skladovací efekt (Storage effect).

Relativní nelinearitu lze vysvětlit tak, že se druhy liší svou reakcí na přítomné zdroje resp. každá rostlina, má vliv na prostředí, ve kterém se vyskytuje, a každý druh reaguje odlišně na změny v prostředí (Chesson 2000).

Skladovací efekt je poněkud kostrbatým překladem pojmu *Storage effect*. V principu jde o schopnost druhu, který je ve společenstvu momentálně v menšině, vytvořit si jisté zásoby a následně využít pro něj příznivou změnu v prostředí ve svůj prospěch. Díky své adaptaci na určitou změnu v prostředí se stane konkurenčně schopnějším. Jak prokázal Chesson (2008), aby tento mechanismus fungoval, jsou nutné 4 podmínky. Přítomné druhy spolu musí soutěžit o zdroje, musí odlišně reagovat na změny v prostředí, dopad konkurence musí být výhodnější pro druhy s vyšší biomasou a vliv konkurence na populaci druhu musí záviset na podmínkách v prostředí.

Relativní nelinearita i “Storage effect” mohou udržet stabilitu mezi koexistujícími druhy, nicméně z modelů, které uvádí Chesson (2008) lze přikládat větší význam mechanismu ukládání. Výkyvy podmínek v prostředí tedy mohou být stabilizačním mechanismem v případě, je-li přítomen “Storage effect” (Wilson 2011).

Jako další stabilizační mechanismus označuje Wilson (2011) přechodné disturbance. Disturbancí v tomto případě rozumíme impuls či nějakou odchylku, která odstraní biomasu, nebo zapříčiní vyhubení většiny druhů na nějaké ploše (Grime 2001). Může to být požár, erupce sopky, sesuv půdy a další děje, které mají za následek narušování či likvidaci stanovišť druhů. Jak popsal Wilson (1994), jde o určité oblasti, uvnitř kterých se nacházejí plochy obývané pionýrskými druhy, druhy středního sukcesního stádia, a druhy klimaxové. Otázkou ovšem je, proč tento mechanismus považovat za stabilizační? Právě na tuto otázku odpověděl Wilson (2011) tak, že dojde-li k disturbanci, vyskytují se na zasažené ploše druhy různých věkových skupin a sukcesních stádií. Tedy druh, který se nachází na určité plošce v určitém stádiu sukcese, se stává vzácnějším v rámci druhu a má nižší schopnost ovlivňovat

další druhy, nicméně lze očekávat zásah z výše uvedených stabilizačních mechanismů (diverzifikace nik či tlak škůdců) a umožnit tak koexistenci konkurujících si druhů.

Dalším stabilizačním mechanismem jsou označovány takzvané kruhové konkurenční sítě (Connell 1978), ale jak uvádí Wilson (2011) je tento mechanismus nedostatečně popsán a je třeba více důkazů o jeho existenci.

Nicméně jeho princip spočívá v tom, že nejsou-li druhy uspořádány v určité hierarchii, kdy druh který je postaven nejvýše

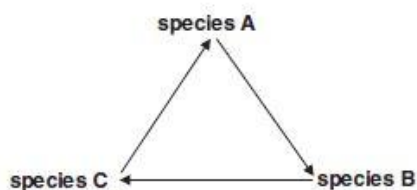


Fig. 1. A circular interference network between three species. An arrow $A \rightarrow B$ indicates that **A** has superior interference ability to **B**, and increases at **B**'s expense.

Obrázek 1: Schéma cyrkulačního rušení

vytěšňuje některý z druhů ležících pod ním, hovoříme o tzv. *non-transitive* (Buss a Jackson 1979). V případě kdy nastane tato situace, dojde teoreticky k tvorbě kruhových konkurenčních sítí. Jejich systém lze vysvětlit na schématu, kde jsou k dispozici 3 druhy **A**, **B** a **C**. Druh **A** vyvíjí konkurenční tlak na druh **B**, který je v tom okamžiku vzácnější než druh **A** i **C**, začne expandovat a vyvíjet tlak na druh **C** a druh **C** konkurenčně působí na druh **A** (Obrázek 1), (Wilson 2011).

Bylo provedeno několik studií ve snaze prokázat tento mechanismus. Například Haizel a Harper (1973) ve svém experimentu zaznamenali určité odchylky od výše uvedené hierarchie, ale neprokázali přítomnost kruhových konkurenčních sítí. Tento mechanismus nebyl doposud prokázán pro žádný rostlinný druh, a jak se domnívá Wilson (2011) je tento mechanismus jen velice vzácný, nebo v rámci rostlinných společenstev vůbec neexistuje.

Vývoj podobných kompetičních schopností, je dalším popsáným stabilizačním mechanismem. Kompetičními schopnostmi označujeme způsobnost druhu vyvíjet konkurenční tlak na jiný druh. Jak navrhl Aarssen (1983) působí-li ve směsi dvou druhů jeden z nich větším selekčním tlakem na slabší z obou druhů, stane se nakonec slabší druh konkurenčně silnějším. Tato nadřazenost druhů způsobená lepšími kompetičními schopnostmi se bude střídát, a dojde tak opět ke známému mechanismu *increase-when-rare*. Bylo prokázáno, že se tyto změny interferenčních schopností koexistujících druhů nemusí vyvíjet a probíhat pouze v dlouhodobém měřítku, jak by se dalo předpokládat, ale u některých druhů je lze pozorovat již v rámci několika let či dokonce měsíců (Walley et al. 1974).

Jako další stabilizační mechanismus byl navržen model cyklické sukcese (Shmida a Ellner 1984). V podstatě lze říci, že se jedná o obdobný mechanismus jako v případě kruhových konkurenčních sítí s tím rozdílem, že se zde nejedná o konkrétní druhy, ale o celé komunity druhů a vegetační fáze. Jak ale uvádí Wilson (2011) není dosud žádná ověřená dokumentace, která by prokázala stabilizační schopnost tohoto mechanismu a je tedy na místě pochybovat zda vůbec existuje, stejně jako u dalšího stabilizačního mechanismu, který navrhl Levin (1974). Jedná se o model, který nazývá *Initial patch composition*. V tomto modelu zabírají dva druhy určitou přechodnou plošku. Jeden z nich je přítomen s větším množstvím jedinců než ten druhý a jsou-li rušení (interference) mezi oběma druhy větší než interference vnitrodruhová, dochází k potlačení slabšího druhu (Levin 1974). Tento model v sobě zahrnuje prostorové rozdíly plošek, nicméně tyto plošky se nacházejí v identických oblastech se stejnými podmínkami, tudíž nelze uvažovat různé vlastnosti druhů umožňujících jejich výskyt na odlišných ekologických gradientech (beta-nika). Funkčnost tohoto modelu, je ovšem v případě rostlinných společenstev vysoce nepravděpodobná a dosud nezmapovaná (Wilson 1994, Wilson 2011).

Posledním dosud navrženým a popsaným modelem stabilizačního mechanismu je *Interference/dispersal trade-off*. Pod tímto pojmem si lze představit jistý kompromis mezi kompetičními schopnostmi druhu a jeho schopností se šířit. Koncept tohoto mechanismu popsal Skellam (1951). Je založen na přítomnosti dvou druhů na plochách, kde dochází k přechodným disturbancím. Předpokládejme tedy přítomnost druhu **A** a druhu **B**. Druh **A** je konkurenčně schopnější a má lepší interferenční schopnosti, nicméně se nedokáže tak dobře šířit. Přesto však opanuje všechny plošky, na které navzdory své špatné schopnosti šířit se dosáhne. Oproti tomu druh **B** má velký potenciál šířit se (disperze), ale je konkurenčně slabší. Druh **A** bude tedy potlačovat druh **B** vzhledem ke svým lepším interferenčním schopnostem. Nicméně dojde-li k narušení plošek, dokáže je druh **B** lépe kolonizovat a do doby, než na něj začne působit konkurenční tlak ze strany druhu **A** se stává úspěšnějším (Wilson 1994, Wilson 2011). Jde tedy o určitý “kompromis” mezi těmito dvěma vlastnostmi (trade-off).

3.2.2 Vyrovnávací mechanismy koexistence

Prvním vyrovnávacím mechanismem je takzvaná rovnost šancí. Základním předpokladem funkčnosti tohoto mechanismu je rovnost šancí a konkurenčních schopností (interference) jednotlivých druhů ve společenstvu. Jak tvrdí Connell (1978) jsou rovnocenné šance jádrem celého mechanismu, ale vzhledem k tomu, že všechny druhy jsou morfologicky odlišné a je vyžadována jejich fyziologická i funkční různorodost, není možné, aby tento mechanismus koexistence fungoval samostatně (Chave 2004). Ve skutečnosti tedy dochází mezi druhy k určitému rušení, které má za následek vyloučení jednoho z nich, děje se tomu ovšem velmi pomalu z důvodu předpokládané podobnosti jejich interferenčních schopností. Tato podobnost mohla vzniknout koevolucí druhů, pravděpodobnější je ovšem předpoklad ekologického vytřídění jedinců s malými konkurenčními schopnostmi (Wilson 2011).

Dalším popsaným vyrovnávacím mechanismem je prostorový *mass-effect*. Tento mechanismus se uplatňuje, vyskytuje-li se populace druhu na určité lokální ploše a vykazuje negativní růst v závislosti na vlastním přežití ($PGR < 0$). Tento druh je poté udržován migrací semenného materiálu z jiných ploch nacházejících se mimo takto postižené populace (Clements 1905). Tento postup je označován jako *sink effect*. Jak se domnívá Shmida a Ellner (1984) může být početnost druhu s nižším tempem růstu populace zvýšena imigrací semenného materiálu z okolních stanovišť, ale i tak bude vykazovat $PGR < 0$. Stanoviště, která jsou zdrojem imigrace semen, se vyskytují zejména v okrajových partiích celkové plochy obsahující konkrétní plošky, a slouží pouze k vyrovnávání úmrtnosti (van Steenis 1972).

Tento model není jednoduché zcela přesně zařadit, a říci tak zda se jedná o stabilizační či vyrovnávací mechanismus. S ohledem na fakt, že mechanismus nevykazuje přítomnost indikátoru *increase-when rare*, lze říci, že jde o vyrovnávací proces, který se nicméně i tak stabilizuje vzhledem k jisté prostorové spolupráci (nepřímé koexistenci). Jde tedy o prostorový model, ve kterém je vyžadována externí zdrojová ploška, která zajišťuje přežití druhu s negativní tendencí růstu na jiné plošce (Sears a Chesson 2007, Wilson 2011).

Posledním popsaným vyrovnávacím mechanismem koexistence druhů je *Aggregation (Spatial Inertia)*, tedy nahuštění druhu na určité ploše nebo také prostorová nedotknutelnost. Tento model popsal Clifford a Sudbary (1973) a říká,

že nahuštění rostlin jednoho druhu v prostoru zaručuje jejich odolnost vůči rušivým vlivům a konkurenčnímu tlaku jiných rostlinných druhů. Populace oddaluje své vyloučení tak, že kompetiční tlak ze strany konkurentů působí pouze na okrajových partiích osídlené plochy. Tento předpoklad prokázal ve svém uměle vytvořeném experimentu Stoll a Prati (2001). Wilson (2011) dále tvrdí, že agregace druhů je přítomna téměř všude, a lze tedy říci, že bude mít velmi široký význam jako vyrovnávací mechanismus. Nahuštění tedy znamená jistou prostorovou setrvačnost, a výrazně zpomaluje konkurenční vyloučení, ke kterému ale nakonec přeci jen dojde (Wilson 1994).

3.2 Mezidruhové interakce

Každý organismus má schopnost ovlivňovat svou činností prostředí, ve kterém žije tak, že může měnit podmínky prostředí, jako je například provzdušňování půdy organismy, které v ní žijí, či ochlazení atmosféry transpirací stromů. Dále může do prostředí ukládat nebo naopak spotřebovávat zdroje, které by mohly být využívány jinými organismy. Vstoupí-li jedinci do života jiných jedinců, nastanou mezi nimi určité vztahy tedy interakce (Begon et al. 1997).

Tyto vztahy lze rozdělit na kladné, neutrální a záporné. Jak uvedl Odum (1977) lze mezidruhové interakce na úrovni populací členit do sedmi základních kategorií. Kladnými vztahy jsou protokooperace, komenzalismus a mutualismus, neutrálním vztahem je neutralismus. Jako záporné vztahy jsou označovány amenzalismus, kompetice, predace a parazitismus (Losos et. al 1984).

Prvním výše uvedeným kladným mezidruhovým vztahem je protokooperace. Protokooperací rozumíme nejvolnější případy kladných vztahů, kdy jsou si vzájemně interagující druhy jeden druhému prospěšné, avšak nejsou na sebe vázané a mohou toto spojení kdykoliv přerušit. Komenzalismem nazýváme vztah dvou či více druhů, kdy je komenzálem nazýván ten, který má ze soužití potravní prospěch, aniž by jakkoliv ovlivňoval svého hostitele. Posledním kladným vztahem je mutualismus. V tomto případě se jedná o trvalou nezbytnou vazbu mezi dvěma nebo více druhy organismů (Losos et. al 1984, Begon et. al 1997).

Jediným neutrálním vztahem je neutralismus. O neutralitě lze hovořit v rámci různých druhů, které sice mají možnost vzájemných interakcí, nicméně na sebe zjevně nepůsobí. K tomu dochází, existují-li diametrální rozdíly ekologických nik dvou nebo více druhů. Teoreticky lze říci, že neutralismus je výchozí kategorií, ze které se mohou tvořit jak kladné tak i záporné vztahy (Losos et. al 1984).

Prvním ze čtyř popsaných záporných vztahů je amenzalismus. Hovoříme-li o amenzalisku, jedná se o záporný vztah, kdy populace jednoho druhu vylučuje do prostředí látky (metabolity), které negativně ovlivňují populaci jiného druhu (Laštůvka a Krejčová 2000). Dalším záporným vztahem v rámci druhových interakcí je kompetice. V tomto případě jde o vzájemné negativní ovlivňování populací druhů, které čerpají stejný zdroj ze stejného prostoru. Výsledkem takovéto konkurence může být strádání populací obou druhů či vyloučení jedné z nich ze společného prostoru

(Losos et. al 1984). Významnou kategorií záporných vztahů je predace. Jedná se o vztah, kdy je populace jednoho druhu potravou jiné populace. Posledním záporným vztahem je parazitismus, což je dočasné či trvalé soužití parazita na povrchu těla (ektoparazit) nebo uvnitř těla (endoparazit) hostitele, který soužitím strádá. Parazit je zpravidla menší než jeho hostitel, a svou činností poškozuje jeho zdraví či způsobuje jeho smrt (Laštůvka a Krejčová 2000, Begon et. al 1997, Losos et. al 1984).

3.3 Interakce mravenců a rostlinných společenstev

3.3.1 Efekt herbivorů na populace rostlin spolupracujících s mravenci

Jak uvádí Horvitz a Schemske (1984) má prostorová a časová různorodost ve společenstvech herbivorů, mravenců v mutualistickém vztahu, druhů živících se semeny nebo jejich šířiteli a opylovači, vliv na velikost populace v určitém prostoru a v určitém čase a na další parametry rostlin, jako jsou růst, schopnost rozmnožování, a přežití. Parametry velikosti populace rostlin v určitém prostoru a v určitém čase jsou ovlivňovány zejména soubory negativních či pozitivních interakcí mezi rostlinami a živočichy (Werner a Caswell 1977, Horvitz a Schemske 1984).

Touto problematikou se ve svém experimentu zabývali právě Horvitz a Schemske (1984), kteří zkoumali jak přítomnost herbivora v podobě housenek *Euribia elvina* a mravenců ve funkci ochranářů ovlivňuje rostlinu *Calathea ovoidensis*. Navrhli model, ve kterém bylo 600 jedinců populace *Calathea* rozděleno do čtyř skupin tak aby v jedné z nich byla přítomnost mravenců i *Euribia*, ve druhé pouze mravenců, ve třetí pouze *Euribia* a ve čtvrté samotná *Calathea*. Pro rozlišení prostorových změn byli zkoumaní jedinci rostlin ze čtyř různých míst. Zamezení přístupu mravenců na rostliny, u kterých byl nežádoucí, bylo provedeno pomocí bariery proti škůdcům Tanglefoot (The Tanglefoot Company, Grand Rapids, Michigan). Jedinci *Euribia* byly z nežádoucích ploch jednoduše přemístěny na plochy, kde byla vyžadována jejich přítomnost. Rostliny poté pozorovali jednou týdně po dobu sedmi týdnů, s finálním sčítáním po devíti týdnech. Na rostlinách byl vždy pozorován počet pupenů, květů, mladých plodů a zralých semen (Horvitz a Schemske 1984).

Jak ukázaly výsledky tohoto experimentu, měl herbivor v podobě larev *Euribia* velmi negativní dopad na produkci semen. V případě modelu kdy byly přítomny jak larvy *Euribia* tak i mravenci byl tento negativní dopad výrazně zmírněn činností mravenců. Dále bylo prokázáno, že umělé vyloučení mravenců, kteří se na rostlinách živí nektarem, mělo za následek výrazné snížení produkce semen. V případě modelu kde byly odstraněny larvy *Euribia* a ponecháni pouze mravenci, byl prokázán jejich kladný vliv na produkci semen rostlin *Calathea* (Horvitz a Schemske 1984).

3.3.2 Mravenci jako obranný prostředek rostlin

Janzen (1966) ve své průkopnické studii prokázal, že mravenci rodu *Pseudomyrmex* žijících na akáciích působí jako významný prvek biotické ochrany proti spásáčům a parazitům. Za to jim rostliny poskytují potravu nebo životní prostor. V současnosti je známo mnoho rostlin, které takto spolupracují s mravenci a tato interakce je často vnímána jako mutualistický vztah (Bronstein et al. 2006). Rostliny žijící v úzkém vztahu s mravenci, kdy je rostlina kolonií obydlena nepřetržitě, lze označovat jako “myrmecofity“ (Fonseca 1994). Jsou ovšem známi i nepřímé interakce mezi rostlinami a mravenci, kdy rostlina dovoluje, aby na ni mravenci pěstovali hmyz řádu *Hemiptera*, který je pro ně zdrojem medovice, nebo poskytují potravu v podobě nektaru. Na oplátku opět chrání rostlinu, před herbivory (Compton a Robertson 1988, Crutsinger a Sanders 2005). Rostliny, které nejsou v nepřetržitém svazku s mravenci, ale přesto jim poskytují přímé potravinové zdroje výměnou za ochranu, jsou označovány jako “myrmecofilní“ (Webber et al. 2007).

Touto problematikou se ve své práci zabýval Rosumek et al. (2009), který provedl statistickou analýzu dříve získaných a publikovaných studií za účelem většího objasnění funkčnosti mravenců v roli ochránců. Vycházel z 81 studií, které se zabývaly účinkem vyloučení mravenců na přítomnost, a vliv herbivorů, a dále také na fitness rostlin. Z takovýchto studií, ve kterých bylo provedeno experimentální vyloučení mravenců, získal 273 nezávislých srovnání. Prokázal, že vyloučení mravenců mělo za následek rapidní zvýšení vlivu herbivorů v neprospěch rostlin. Dále byla negativně ovlivněna schopnost reprodukce rostlin i přírůstek biomasy (Rosumek et al. 2009). Ukázalo se také, že vyloučení mravenců mělo mnohem větší dopad na rostliny žijící s mravenci v úzkém svazku, oproti rostlinám, využívajícím pouze fakultativní vztah s mravenci. Rozdíl v účincích byl také zaznamenán v případě tropických oblastí a oblastí mírného pásma, přičemž v tropických oblastech byl negativní účinek vyloučení mravenců téměř třikrát větší (Rosumek et al. 2009).

3.3.3 Mravenci jako prostředek šíření rostlin

Šíření semen mravenci neboli myrmekochorie je častý vztah mezi společenstvy rostlin a mravenců. Tato interakce je známa u více než tři tisíc druhů rostlin (Bond a Slingsby 1983, Beattie 1985). Jak uvádí Westoby et al. (1991) vyvinuly se tyto vztahy nezávisle jako odpověď na různé selekční tlaky, které působily v různých ekologických podmínkách.

Princip myrmekochorie je založen na snaze rostlin přilákat mravence, a dosáhnout toho, aby rozptýlili jejich semena za účelem lepšího rozšíření. Toho docílí tak, že diaspory takovýchto rostlin se skládají ze semene a na lipidy bohatého přívěšku zvaného masíčko (Marshall et al. 1979, Kusmenoglu et al., 1989, Lanza et al. 1992). Masíčka jsou pro mravence atraktivním zdrojem živin. Sbírají diaspory, a po odstranění masíčka ukládají semena ve svých hnízdech či jako odpad mimo ně (Beattie 1985). Takto spotřebovávaná masíčka rostlin, která jsou bohatá na esenciální mastné kyseliny mají příznivý vliv na fitness mravenčích kolonií (Hughes et al. 1994, Bono a Heithaus 2002). Rostliny z tohoto vztahu profitují zejména tím, že jsou jejich semena chráněna před jejich konzumenty tím, že je mravenci ukládají mimo jejich dosah (Heithaus 1981). Dalším významným a zřejmě i hlavním faktorem je zvýšení rozptylu semen od matečních rostlin, čímž je do jisté míry zmírňován tlak vnitrodruhové konkurence mezi matečními a nově vzrostlými rostlinami (Higashi et al. 1989, Boyd 2001).

Tato spolupráce rostlin a mravenců je velice významným faktorem v ekologii rostlinných společenstev. Jak dále uvádí Giladi (2006) existuje mnoho důkazů o tom, že rostliny vyvinuly různé způsoby jak upravit svá semena, a využít tak mravence k jejich šíření. Dále tvrdí, že další výzkum myrmekochorních druhů by měl být směřován na selektivní výběr výhod vhodných partnerských vztahů rostlin a mravenců (Giladi 2006).

4. Metodika

4.1 Struktura experimentu

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

Základ tvoří 20 nádob osázených rostlinami *Carex elongata*, *Deschampsia caespitosa* a *Calamagrostis canescens*. Byl zvolen počet tří rostlin každého z druhů a umístěn do nádob podle navrženého schématu. Nádoby byly z důvodu imitace přirozeného prostředí mokřadního lesa upraveny tak, aby byla po celou dobu průběhu experimentu udržována stálá hladina vody 16 cm. Osazené nádoby byly umístěny pod konstrukci, která byla zhotovena z důvodu nahrazení zástinu rostlin v jejich přirozeném prostředí.

4.3 Realizace experimentu

Dle struktury experimentu bylo vybráno 20 nádob o objemu 0,02 m³ průměru 35 cm a výšce 26 cm. Nádoby byly z důvodu imitace přirozeného prostředí rostlin upraveny tak, aby byla zajištěna stálá hladina vody. Z toho důvodu byl navržen systém zavlažování, který zajišťuje námi zvolenou hladinu, a zároveň odvádí přebytečnou vodu z nádob (Obrázek 2). Silnější trubice slouží k přívodu vody do spodní části nádoby bez narušení "suché" vrstvy nad zvolenou hladinou. Tenká trubice, která je umístěna ve výšce 16 cm ode dna nádoby zajišťuje odvedení přebytečné vody vně nádoby, čímž je zabezpečeno, že zvolená hladina vody nebude překročena, což je důležité zejména z hlediska určité ochrany mravenčích hnízd před nežádoucím poškozením.



Obrázek 2: Zavlažovací systém nádob

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

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

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



Obrázek 3: Schéma osazení nádob

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

Další složkou navrženého experimentu byla přítomnost mravenců v 10 nádobách. Z důvodu navození přirozeného průběhu procesů kolonizace nebylo v tomto směru nijak zasahováno.

4.4 Sběr dat

Vzhledem k formě testované hypotézy byla shromažďována data o přírůstcích jednotlivých rostlin v podobě počtu ramet a jejich výšek. Sčítání ramet bylo prováděno ručně, kdy byly jednotlivě počítány ramety každé z rostlin v nádobě, a následně byl zjištěný počet zaznamenán do tabulky. Výška rostliny byla měřena pomocí normovaného měřidla. Měřena byla celá nadzemní část přiložená k měřidlu tak, aby nebyla nijak deformovaná. Výsledná délka resp. výška rostliny byla zaznamenána do tabulky. Měření bylo provedeno na začátku a na konci vegetační sezony. První měření proběhlo 6.7.2014 a druhé 11.10.-12.10.2014.

4.5 Analýza

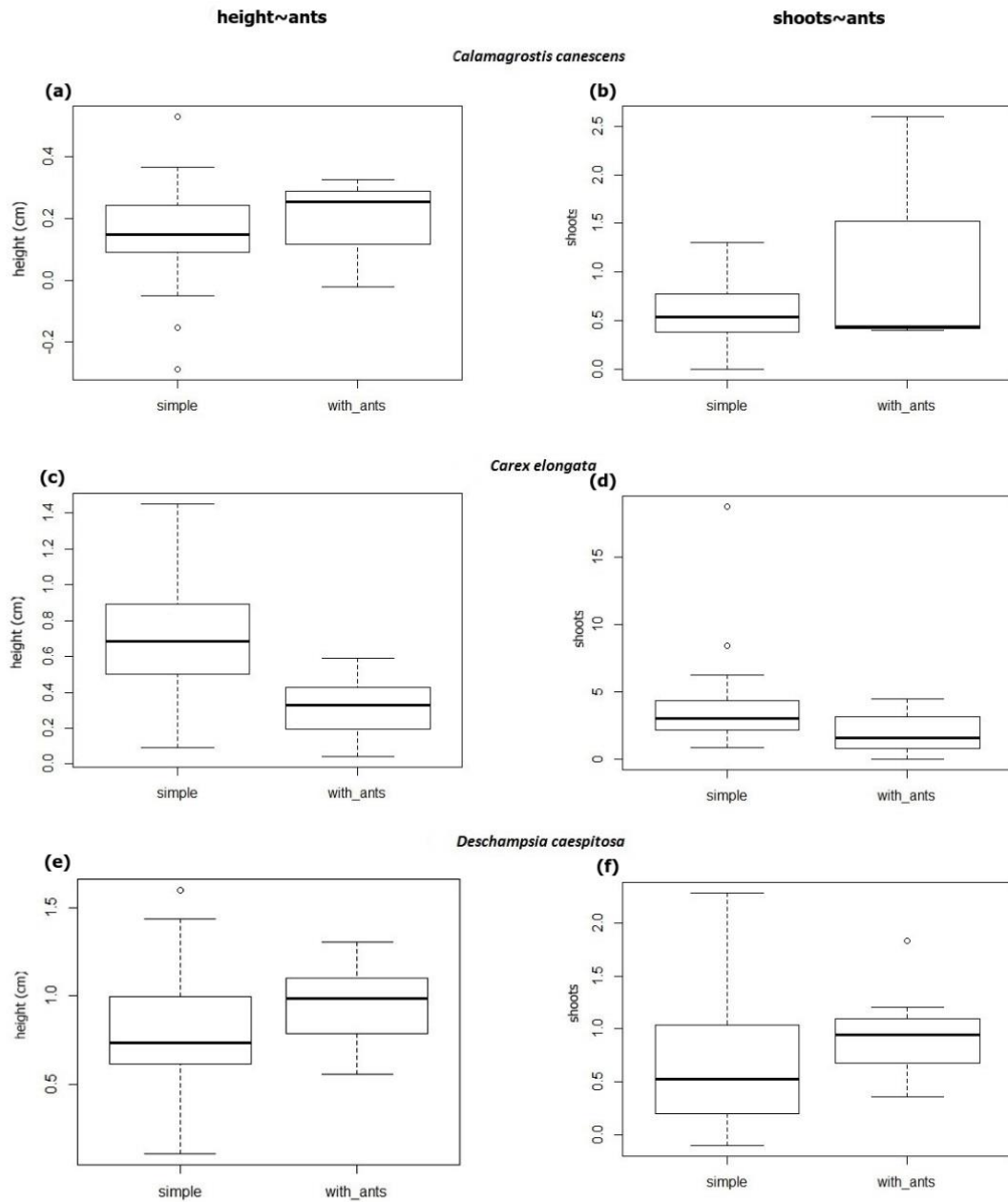
Analýza získaných dat byla provedena v programu RStudio. Vizuálně pomocí grafu boxplot, ve kterém byla vynesena závislost relativních přírůstků (PGR- Population Growth Rate) výšek (height), a počtu výhonků (shoots) vypočtených ze vzorce $PGR = \frac{(P_2 - P_1)}{P_1}$ na přítomnosti mravenců. Přičemž P_1 jsou naměřené výsledky z prvního měření a P_2 jsou výsledky druhého měření na konci vegetační sezony. Početně pak neparametrickým Kruskal-Wallisovým testem.

5. Výsledky

Po jedné uzavřené vegetační sezoně bylo zjištěno, že mravenčí kolonizace proběhla u nádob s číslem 6, 13 a 14 tedy ve třech nádobách oproti požadovaným deseti. Dále bylo vyzorováno, že mravenci pro stavbu hnízd využili pouze rostliny *Carex elongata* (Obrázek 4), na kterých pěstovali mšice (*Hemiptera*).



Obrázek 4: Mravenčí hnízdo



Obrázek 5: Závislost relativních přírůstků na činnosti mravenců: (a (height), b (shoots)-*Calamagrostis canescens*), (c (height), d (shoots)-*Carex elongata*), (e (height), f (shoots)-*Deschampsia caespitosa*)

Z analýzy upravených dat dle výše popsaného popisu (viz kapitola 4.5), bylo získáno grafické znázornění závislosti PGR jednotlivých druhů rostlin na přítomnosti mravenců *Lasius niger* (Obrázek 5), a výsledky Kruskal-Wallisova testu této závislosti.

Z grafů **a** a **b**, pro druh *Calamagrostis canescens* je patrný jistý vliv mravenců na fitness těchto rostlin. Výšky rostlin v nádobách obsazených mravenci neukazují přílišnou závislost na jejich přítomnosti, a ta nebyla prokázána ani na hladině významnosti 0,05 (p-value=0,5604). Počet výhonků *Calamagrostis canescens* v nádobách s mravenci je dle grafického zobrazení ovlivňován, přičemž rostliny, nacházející v těchto nádobách vykazují kladný trend v přibývání počtu výhonků. To bylo zjištěno přímým pozorováním nádob, a dále z grafického zobrazení (Obrázek 5, **b** *Calamagrostis canescens*). Kruskal-Wallisův test toto ovšem nepotvrdil (p-value=0,8322).

Z grafického znázornění závislosti relativních přírůstků **c**, **d** pro rostliny *Carex elongata* (Obrázek 5) je vliv mravenců evidentní. Činnost mravenců negativně ovlivňuje přírůstky výšek i výhonků rostlin. Vliv mravenců na relativní přírůstky výšky rostlin *Carex elongata* byl prokázán i na hladině významnosti 0,001 (p-value=0,000486). Vliv mravenců na přírůstky výhonků byl prokázán na hladině významnosti 0,05 (p-value=0,03932).

Ovlivnění relativních přírůstků *Deschampsia caespitosa* činností mravenců, z jejich grafického znázornění **e**, **f** (Obrázek 5) není zcela evidentní, nicméně lze pozorovat kladný posun středních hodnot v nádobách obsazených mravenci jak pro přírůstky výšek **e**, tak i pro přírůstky výhonků **f**. Toto lze vysledovat i přímým pozorováním nádob. Tento jev lze připsat snížení konkurenčního tlaku ze strany *Carex elongata*, která je mravenci oslabována (**c**, **d**). Tento vliv mravenců ovšem nebyl prokázán pro relativní přírůstky výšek na hladině významnosti 0,05 (p-value=0,1818) ani pro přírůstky výhonků na hladině významnosti 0,05 (p-value=0,07007).

6. Diskuze

Celá řada autorů, jako jsou například Rico-Gray a Oliveira (2007), Horvitz a Schemske (1984), Rosumek et al. (2009), Handel (1976) uvádí, že z působení mravenců ve společenstvech rostlin mají prospěch jak mravenci, tak i rostliny, a často jsou v mutualistickém vztahu. Rostliny poskytují mravencům zdroje potravy, nebo prostor k výstavbě hnízd. Na oplátku fungují mravenci jako prostředníci pro jejich šíření nebo jako obraný prostředek rostlin proti herbivorům.

Oproti závěrům publikovaným ve studiích výše uvedených autorů se lze z dosavadních výsledků probíhajícího experimentu domnívat, že mravenci nemají vždy kladný vliv na rostliny, ve kterých žijí, nebo jsou na ně vázáni, a jak bylo také prokázáno, mohou mít negativní vliv na fitness těchto rostlin (viz kap. 5).

Compton a Robertson (1988), Crutsinger a Sanders (2005) ve svých studiích uvádí, že rostliny, na kterých mravenci pěstují mšice, mají ze strany mravenců zajištěnou ochranu před herbivory, a dokáží velice dobře prosperovat. To je ovšem v rozporu s fakty zjištěnými v probíhajícím experimentu, kde bylo prokázáno, že rostliny, které jsou přímo zasaženy činností mravenců, strádají (viz kap. 5).

Analýzou získaných dat bylo zjištěno, že druh *Carex elongata* je silně ovlivňován činností přítomných mravenců. Mravenci druhu *Lasius niger* staví v rostlinách svá hnízda, a pěstují na nich mšice. Tato jejich aktivita má negativní vliv na přírůstek výšek a výhonků takto ovlivněných rostlin (viz kap. 5). Snižují tedy jejich konkurenceschopnost vůči ostatním přítomným druhům. Ze snížení kompetičních schopností *Carex elongata* profituje zejména druh *Deschampsia caespitosa*, u kterého prozatím nebyl pozorován přímý vliv mravenců avšak tím, že mravenci snižují fitness rostlin *Carex elongata* ztrácí *Deschampsia caespitosa* svého hlavního konkurenta, a může díky tomu velice dobře prosperovat. Rostliny *Calamagrostis canescens* také nejsou přímo ovlivňovány činností mravenců, nicméně tak jako *Deschampsia caespitosa* těží ze snížení konkurenceschopnosti mravenci redukovaného druhu *Carex elongata*. Přítomný druh mravence *Lasius niger* prosperuje díky pěstování mšic na druhu *Carex elongata*, který se pro něj jeví atraktivní i pro stavbu hnízd, vzhledem k tomu, že jiné druhy rostlin nevyužívá. Svou činností mravenci snižují konkurenční tlak na rostliny *Deschampsia caespitosa* a *Calamagrostis canescens*. Z těchto zjištěných výsledků je jasně zřejmé, že mravenci zde působí spíše v roli škůdců,

než jako mutualisté jak uvádí Compton a Robertson (1988), Crutsinger a Sanders (2005).

Bylo prokázáno, že aktivita mravenců má vliv na koexistenci druhů přítomných v navrženém experimentu, nicméně podrobně neodpovídá žádnému z popsáných mechanismů koexistence, kterými se zabývá ve svých studiích Wilson (1990), Chesson (2000) a Wilson (2011). Mravenci svým působením na rostliny *Carex elongata* a snížením jejich fitness umožňují efektivněji prospívat rostlinám druhu *Calamagrostis canescens*, které by jinak čelily konkurenčnímu tlaku od obou kompetičně silných graminoidů. Svou činností mravenci zvýhodňují i konkurenčně silný druh *Deschampsia caespitosa*, který vykazuje vysoké přírůstky, a dá se předpokládat, že bude vyvíjet stále vyšší konkurenční tlak na druh *Calamagrostis canescens*.

Vývoj společenstev v experimentu lze přirovnat k jednomu z mechanismů, které popsal Wilson (2011) a Wilson (1990). Jde o mechanismus, ve kterém působení škůdců oslabuje fitness konkurenčně silných druhů ve společenstvu. Snižuje tak jejich tlak na ostatní kompetičně slabší druhy, díky čemuž nedojde k jejich vyloučení ze společenstva. Vývoj soužití druhů v experimentu ovšem neodpovídá zcela přesně modelu tohoto mechanismu.

Tato činnost mravenců přenesená do přirozeného prostředí by mohla způsobit, že jindy kompetičně silné druhy prosperující ve společenstvech mokřadních rostlin (v tomto případě *Carex elongata*) mohou být negativně ovlivněny do takové míry, že nebudou schopny odolávat konkurenčnímu tlaku ze strany ostatních druhů. Dokonce lze předpokládat jejich následné vyloučení ze společenstva.

7. Závěr

Analýzou získaných dat bylo prokázáno, že činnost mravenců má negativní dopad na jinak konkurenčně silné rostliny *Carex elongata* čímž snižují konkurenční tlak na rostliny *Calamagrostis canescens* a oddalují tak jejich vyloučení ze společenstva. Ovlivňují i přírůstky druhu *Deschampsia caespitosa*, který ve společenstvu prosperuje velice dobře, z důvodu nízkého konkurenčního tlaku ostatních přítomných druhů.

Cílem této bakalářské práce bylo objasnit funkce mechanismů koexistence, a pomocí navrženého experimentu prokázat, že přítomnost mravenců a jejich činnost v navrženém společenstvu mokřadních rostlin může pracovat jako mechanismus koexistence, což bylo potvrzeno. Vzhledem k časové náročnosti navržené studie, ovšem není na místě vyvozovat definitivní závěry po jedné sledované vegetační sezoně. Vývoj společenstev, v experimentu vykazuje znaky dosud nepopsaného mechanismu, kdy mravenci skutečně svou činností umožňují koexistenci druhů přítomných v experimentu, nicméně oproti známým mutualistickým vztahům rostlin a mravenců zde působí jako negativní faktor. Soužití rostlin a jejich interakce s mravenci budou tedy předmětem pozorování i v dalších letech, kdy bude tento vývoj pozorně sledován.

8. Použitá literatura

AARSSSEN L. W. 1983: Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist* 122: 707-731.

BEATTIE A. J., 1985: The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge.

BEGON M., HARPER J., TOWNSEND C., 1997: Ekologie, jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, 949 s.

BOND W. J. and SLINGSBY, P. 1983: Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape province and its evolutionary implications. *South African Journal of Botany* 79: 231-233.

BONO J. M. and HEITHAUS E. R. 2002: Sex ratios and the distribution of elaiosomes in colonies of the ant, *Aphaenogaster rudis*. *Insectes Sociaux* 49: 320-325.

BOYD R. S., 2001: Ecological benefits of myrmecochory for the endangered chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* (Sterculiaceae). *American Journal of Botany* 88: 34-241.

BRONSTEIN J.L., ALARCON R., GEBER M., 2006: The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytol* 172: 412-428.

BUSS L. W. a JACKSON J. B. C., 1979: Competitive networks: Nontransitive competitive relationships in cryptic coral reef environments. *The American Naturalist* 113: 223-234.

CAMBRIDGE UNIVERSITY DICTIONARY, 2015: Definition of co-exist from Cambridge Advanced Learners Dictionary & Thesaurus. Online: <http://dictionary.cambridge.org/dictionary/british/co-exist>, cit. 2.3. 2015.

CLEMENTS F. E., 1905: *Research methods in ekology*. University Publishing Co., Lincoln, NE, US.

CLIFFORD P. & SUDBURY A., 1973: A model for spatial conflict. *Biometrika* 60: 581–588.

COMPTON S. G. , ROBERTSON H. G., 1988: Complex interactions between mutualisms: ants tending homopterans protect fig seeds and pollinators. *Ecology* 69: 1302–1305.

CONNELL J .H., 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

CONNELL J.H., 1980: Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.

CRUTSINGER G. M., SANDERS N. J., 2005: Aphid-tending ants affect secondary users in leaf shelters and rates of herbivory on *Salix hookeriana* in a coastal dune habitat. *Am Midl Nat* 154: 296–304.

DAVY J. A., 1980: *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (*Aira caespitosa* L., *Deschampsia cespitosa* (L) Beauv.). *Journal of Ecology* 68: 1075-1096.

DOSTÁL J., 1989: *Nová květena ČSSR*. Academia, Praha.

FONSECA C. R., 1994: Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant- tree. *J Ecol* 82: 833–842.

GILADI I., 2006: Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos* 112: 481-492.

GÖTZENBERGER L., DE BELLO F., BRÅTHEN K. A., DAVISON J., DUBUIS, A., GUISAN A. & ZOBEL M. 2012: Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1): 111- 27.

GRIME, J.P., 2001: *Plant strategies, vegetation processes, and ekosystém properties*. Wiley, Chichester, UK.

GRULICH, V. a ŘEPKA, R., 2002: *Carex L. – ostřice*. Klíč ke květeně České republiky: 801-820.

HAIZEL K. A., HARPER J. L. 1973: The effects of density and the timing of removal on interference between barley, white mustard and wild oats. *Journal of Applied Ecology* 10: 23-31.

HANDEL S. N., 1976: Dispersal ecology of *Carex pendunculata* (Cyperaceae), a New North American myrmecochore. American Journal of Botany 63: 1071-1079.

HEITHAUS E. R., 1981: Seed predation by rodents on 3 antdispersed plants. Ecology 62: 136-145.

HIGASHI S., TSUYUZAKI S., OHARA M. et al., 1989: Adaptive advantages of ant-dispersed seeds in the myrmecochorous plant *Trillium tschonoskii* (Liliaceae). Oikos 54: 389-394.

HÖLLDOBLER B. A WILSON O. E., 1997: Cesta k mravencům. Academia, Praha, 198 s.

HORVITZ C. C., & SCHEMSKE D. W. 1984: Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. Ecology 65(5): 1369-1378.

HUGHES L., WESTOBY M. AND JURADO E., 1994: Convergence of elaiosomes and insect prey-evidence from ant foraging behavior and fatty-acid composition. Functional Ecology 8: 358-365.

CHAVE J., 2004: Neutral theory and community ekology. Ecology Letters 7: 241– 253.

CHESSON P., 2008: Quantifying and testing species co-existence mechanisms. In: VALLADARES F., CAMACHO A., ELOSEGUI A., ESTRADA M., GRACIA C., SENAR J.C. & GILI J.M. (eds.) Unity in diversity: reflections on ecology after the legacy of Ramon Margalef. pp. 119–164.

CHESSON, P., 2000: Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.

CHIAPPELLA J. A. PROBATOVA S. N., 2003: The *Deschampsia cespitosa* complex (Poaceae: Aveneae) with special reference to Russia. *Botanical Journal of Linnean Society* 142: 213-228.

JANZEN D. H., 1966: Coevolution of mutualism between ants and acacias in central America. *Evolution* 20: 249-275.

KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J. JUN., KAPLAN Z., KIRSCHNER J. A. ŠTĚPÁNEK J. [eds], 2002: Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha.

KUSMENOGLU S., ROCKWOOD L. L. AND GRETZ M. R., 1989: Fatty acids and diacylglycerols from elaiosomes of some antdispersed seeds. *Phytochemistry* 28: 2601-2602.

LANZA J., SCHMITT M. A. and AWAD A. B., 1992: Comparative chemistry of elaiosomes of 3 species of *Trillium*. *Journal of Chemical Ecology* 18: 209-221.

LAŠTŮVKA Z., KREJČOVÁ P., 2000: *Ekologie*. Konvoj, Brno, 185 s.

LEVIN S. A., 1974: Dispersion and population interactions. *American Naturalist* 108: 207–228.

LOGOFET O. D., ULANOVA G. N., Nina G., KLOCHKOVA N. I., DEMIDOVA N. A. 2006: Structure and dynamics of a clonal plant population: Classical model results in a non-classic formulation. *Ecological Modelling* 192: 95-106

LOSOS B., GULIČKA J., LELLÁK J., PELIKÁN J., 1984: *Ekologie živočichů*. Státní pedagogické nakladatelství Praha, Praha, 320 s.

MACARTHUR R. H., 1969: Species packing, or what competition minimizes. Department of Biology, Princeton University: 1369-1375.

MÁLKOVÁ J., 1996: Základní ekologické nároky, klíčivost a uplatnění při rekultivacích pro 11 travních druhů hřebenových oblastí Krkonoš. Vč. Sb. Přír.-Práce a studie 4: 59-68.

MARSHALL D. L., BEATTIE A. J. AND BOLLENBACHER W. E., 1979: Evidence for diglycerides as attractants in an ant-seed interaction. *Journal of Chemical Ecology* 5: 335-344.

MARTINEK J., 2011: Konkurenční schopnosti metlice trsnaté *Deschampsia caespitosa* /L./ Beauv. ve směsích s vybranými travníkovými druhy. Dizertační práce, ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů, Katedra pícninářství a travníkářství.

MAY R. M., 1974: On the theory of niche overlap. *Theoretical Population Biology* 5: 297-332.

OBENBERGER J. 1949: *Ze života mravenců*. Vyšehrad, Praha, 221 s.

ODUM E. P., 1977: Základy ekologie. Academia, Praha, 736 s.

PEARCY R. W. AND WARD R. T., 1972: Phenology and growth of Rocky Mountain populations of *Deschampsia caespitosa* at three elevations in Colorado. Ecology 53: 1171 - 1178 .

R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

RICO-GRAY V., & OLIVEIRA P. S. 2007: The ecology and evolution of ant-plant interactions. University of Chicago Press.

ROSUMEK F. B., SILVEIRA F. A., NEVES, F. D. S., BARBOSA, N. P. D. U., DINIZ, L., OKI, Y., ... & CORNELISSEN, T. 2009: Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. Oecologia, 160(3): 537-549.

SADIL J., 1955: Naši mravenci. Orbis, Praha, 228 s.

SEARS A. L.W. & CHESSON P., 2007. New methods for quantifying the spatial storage effect: an illustration with desert annuals. Ecology 88: 2240–2247.

SHMIDA A. ELLNER S., 1984: Coexistence of plant species with similar niches. Vegetatio 58: 29-55.

SCHOENER T. W., 1974: Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology* 6: 265-307.

SCHÜTZ W. a RAVE G., 2003: Variation in seed dormancy of the wetland sedge *Carex elongata* between populations and individuals in two consecutive years. *Seed Science Research* 1: 315-322.

SKELLAM J. G., 1951: Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196-218.

SOUKUPOVÁ L., 1992: *Calamagrostis canescens*: population biology of clonal grass invading wetlands. *OIKOS* 63: 395-401.

STOLL P. & PRATI D., 2001: Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82: 319–327.

VAN STEENIS C. G. G. J., 1972: *The Mountain Flora of Java*. Brill, Leiden, 90 pp.

WALLEY K. A., KHAN M. S. I. & BRADSHAW A. D., 1974: The potential for evolution of heavy-metal tolerance in plants. I. Copper and zinc tolerance in *Agrostis tenuis*. *Heredity* 32: 309–319.

WEBBER B. L., MOOG J., CURTIS A. S. O., WOODROW I. E., 2007: The diversity of ant–plant interactions in the rainforest understory tree, *Ryparosa* (Achariaceae): food bodies, domatia, prostomata, and hemipteran trophobionts. *Biological Journal of the Linnean Society* 154: 353–371.

WERNER P. A. AND CASWELL H., 1977: Population growth rates and age *versus* stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris huds*). Ecology 58: 1103- 1111.

WESTOBY M., FRENCH K., HUGHES L., RICE B., RODGERSON L., 1991: Why do more plant species use ants for dispersal on infertile compared with fertile soils. Australian Journal of Ecology 16: 445-455.

WILSON J. B., 2011: The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. Journal of Vegetation Science 22: 184- 195.

WILSON J. B., 1990: Mechanism of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's "Paradox of the plankton": Evidence from New Zealand plant communities. New Zealand Journal of Ecology 13: 17-42.

WILSON J.B., 1994: The 'Intermediate disturbance hypothesis' of species co- existence is based on patch dynamics. New Zealand Journal of Ecology 18: 176– 181.

9. Seznam obrázků

Obrázek 1: Schéma cyrkulačního rušení (Wilson 2011).....	15
Obrázek 2: Zavlažovací systém nádob (Polák 2014).....	25
Obrázek 3: Schéma osazení nádob (Polák 2015).....	26
Obrázek 4: Mravenčí hnízdo (Polák 2014)	28
Obrázek 5: Závislost relativních přírůstků na činnosti mravenců: (a (height), b (shoots)- <i>Calamagrostis canescens</i>), (c (height), d (shoots)- <i>Carex elongata</i>), (e (height), f (shoots)- <i>Deschampsia caespitosa</i>)	29

10. Přílohy

10.1 Příloha č. 1: Rozložení nádob pod zastiňovací konstrukcí

