

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Ekologická a evoluční biologie



Magdaléna Klárová

Myrmekochorie v primární sukcesi průmyslových deponií
(problémy trofických vztahů: semena, extraflorální nektaria, mšice)

Myrmecochory and primary vegetation succession on abandoned
industrial-waste deposits
(problem of trophic interaction: seeds, extrafloral nectaries, aphids)

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Pavel Kovář, CSc.

Konzultant: RNDr. Pavel Pech, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování:

Velmi ráda bych poděkovala svému školiteli Pavlovi Kováři za pečlivý přístup, skvělé rady a připomínky a za poskytnutí velkého množství literatury. Můj dík také patří Pavlovi Pechovi za poskytnutí cenných informací. Děkuji také mému příteli a rodině za to, že mi byli a jsou při studiu oporou.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14. 8. 2015

Podpis

Abstrakt

Role mravenců v primární sukcesi průmyslových deponií je dobře prozkoumána. Mravenci obohacují extrémní prostředí o živiny a šíří semena rostlin, která nacházejí v blízkosti mravenčích hnízd vhodné stanoviště. Není však uspokojivě známo, jaká je motivace mravenců semena šířit. Možným vysvětlením by mohl být vztah myrmekochorie a potravní vazby mravenců na mšice či extraflorální nektaria rostlin. Práce se zabývá faktory, které by mohly být klíčové ve výzkumu existence spojitosti myrmekochorie a potravních vazeb.

Klíčové pojmy: průmyslová deponie, sukcese, mravenec, mšice, extraflorální nektarium, myrmekochorie, potravní vztah

Abstract

The role of ants in primary vegetation succession is well-known. Ants bring into extreme habitat organic compounds and dispers seeds. However, there is a gap in the knowledge which factors influence motivation of ants to disperse seeds. One of many hypotheses could be the existence of relationship between myrmecochory and trophic interaction of ants with EFN or aphids. Goal of the bachelor theses is to describe some factors, which could be important for research of relationship between myrmecochory and trophic interaction.

Key words: industrial-waste deposit, succession, ant, aphid, EFN, myrmecochory, trophic interaction

1	Úvod	1
2	Mravenci a vegetační sukcese na odkališti.....	3
3	Myrmekochorie.....	5
3.1	Semena s elaiosomy	5
3.2	Semena bez elaiosomů	6
3.2.1	Semena s uměle odstraněnými elaiosomy.....	6
3.2.2	Semena, která netvoří elaiosomy	7
3.3	Redisperze semen	9
3.4	Druhová specifická myrmekochorie - identifikace semene mravenci	10
4	Tritrofický vztah rostlin, mšic a mravenců.....	12
4.1	Co to je extraflorální nektarium.	12
4.2	Vztah mravenci - EFN.....	13
4.3	Vztah mšice - mravenci.....	14
4.4	Vztah mšice - rostliny.....	16
4.5	Vztah mšice - EFN - mravenci	16
5	Souvisí vztah EFN a mravenců s myrmekochorií ?	17
6	Souvisí vztah mšic a mravenců s myrmekochorií ?	19
7	Závěr.....	20
8	Seznam literatury.....	21

1 Úvod

Důležitost vztahu rostlin a mravenců v primární sukcesi průmyslových deponií je již poměrně dlouho zkoumaný fenomén (Jarešová 2001; Kovář 2004; Vojtíšek 2010; Řehounek et al. 2010). Velké množství studií proběhlo a probíhá zejména na opuštěném odkališti u Chvaletic v JV Polabí již po několik desetiletí. Výzkumy tak mapují postup sukcese od vysoce toxického stadia substrátu bez žádné vegetace přes první výskyt nižších rostlin až po dnešní stav, kdy jsou na odkališti stromy. Role mravenců v osidlování extrémního prostředí rostlinami je nesporná. Mravenci aktivně šíří semena rostlin a vytváří lepší podmínky pro jejich uchycení, to podporuje sukcesi a zvyšuje diverzitu druhů.

Zatím nezodpovězenou otázkou však je, co konkrétně mravence k šíření semen motivuje a toto téma stojí v základu mé bakalářské práce.

Práce se zabývá vztahem myrmekochorie a potravní vazby mravenců na medovice mšic a extraflorální nektaria.

Na odkališti může mravencům sloužit jako potrava medovice mšic i nektar z extraflorálního nektária, tedy struktury, kterou vytváří některé druhy rostlin, aby přilákaly mravence. Oba dva typy zdroje by zde nemohly být přítomny bez výskytu rostlin. Je tedy možné, že mravenci přinášejí semena na odkaliště cíleně, aby získali stálý a energeticky bohatý zdroj potravy ve formě medovice a nektaru?

Tato otázka skrývá dílčí témata, která jsou předmětem rešerše.

Na začátku práce jsou shrnuty poznatky o šíření semen mravenci vzešlé ze dvou diplomových prací zabývajících se sukcesí na odkališti s odstupem deseti let. Práce ukazují, že vlivem nedostatku zdrojů na odkališti mravenci šířená semena využívají jako stavební materiál na svá hnízda. Semena také mravencům slouží pravděpodobně jako potrava, a to i těm druhům mravenců, jejichž potravní strategie mimo odkaliště je jiná.

Mravenci šíří převážně semena, která tvoří pro mravence lákavé a výživné struktury zvané elaiosomy. Druhy rostlin, které mají extraflorální nektaria nebo jsou hostiteli mšic, však elaiosomy tvořit nemusí, proto jsou uváděny případy a důvody šíření semen bez elaiosomu.

Dalším faktorem, který je důležitý pro objasnění vztahu myrmekochorie a potravní vazby je otázka, jestli mravenec šířená semena umísťuje náhodně nebo na konkrétní místa, která jsou pro rostlinu z nějakého důvodu příznivějším stanovištěm.

Důležitou otázkou je, jestli jsou mravenci schopni prostřednictvím chemických signálů poznat konkrétní druh semene a vědí, jaký druh rostliny z něj vyroste, nebo rozlišují semena jen na základě toho, jak atraktivní pro ně představuje potravu.

Další oddíl se věnuje dynamice potravního vztahu mezi extraflorálními nektárii, mšicemi a mravenci, který může mít vliv na disperzi semen. Vztah se pohybuje mezi mutualismem a antagonismem, to znamená, že pro každého z aktérů může být v závislosti na podmínkách výhodným i nevýhodným.

V závěrečné části práce jsou uvedeny příklady studií zkoumající vztah myrmekochorie a potravní vazby mravenců. Na jejich základě jsou navrženy hypotézy možnosti existence vztahu v prostředí průmyslové deponie.



Obr 1: *Vicia* s extraflorálními nektárii a mravenci rodu *Myrmica*, foto P. Pech

2 Mravenci a vegetační sukcese na odkališti

Vegetační sukcese byla zkoumána na nerekulitované části odkaliště Chvaletice dvakrát v odstupu deseti let (Kovář et al. 2013). Odkaliště sloužilo pro ukládání vedlejších produktů zpracování rudy pyritu. Jeho provoz byl ukončen na přelomu 70. a 80. let. Jde o prostředí extrémní kvůli vysokým teplotám, zasolení, výkyvům pH i toxicitě způsobené přítomností manganu, zinku i těžkých kovů. Oxidy železa a hliníku v půdě způsobují nedostupnost fosforu (Jarešová 2001).

Mravenci jsou důležitým faktorem v sukcesi odkaliště. Usidlují se na volných plochách, kam přinášejí organický materiál, šíří také semena rostlin a vlivem bioturbace se v hnízdě udržuje vlhkost. Že všechny tyto faktory přispívají ke zlepšení mikroklimatu a vlastností půdy je zjevné. Při srovnání postupu sukcese na plochách osídlených mravenci a bez mravenišť byla výrazně vyšší druhová diverzita rostlin na stanovištích svázaných s mravenci (Kovář et al. 2013).

V roce 2000 byly provedeny nabídkové experimenty. Mravencům *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger* a *Formica rufibarbis* byla nabízena semena dvaceti druhů rostlin, mezi nimi i *Vicia sativa*, která má extraflorální nektaria. Byla odnášena jen ve velmi malém množství.

Tetramorium caespitum a *Formica rufibarbis* sbíraly v největším množství *Luzula multiflora*, která má elaiosomy.

Lasius niger, jehož obvyklou potravou je medovice mšic, byl v odnosu semen nejaktivnější, a sbíral nejvíce *Anthoxanthum odoratum* a *Potentilla argentea*.

Nebylo přímo prokázáno, že mravenci střídaná semena v hnízdě využívali jako potravu, ale je to pravděpodobné (Kovář & Kovářová 1998). Veliké množství semen mravenci na odkališti použili jako stavební materiál a obkládali jím hnízdo, tato semena často vyklíčila. Mezi semenáčky hnízd *Tetramorium caespitum* bylo nápadné množství drobnoplodých vikví (Jarešová 2001).

V roce 2011 byla semena v podobném druhovém složení jako před deseti lety nabízena mravencům *Lasius niger*, *Tetramorium caespitum* a *Formica pratensis* (Vojtíšek 2012). Tentokrát byl v odnosu nejaktivnější *F. pratensis*.

Lasius niger nechával semena spíše vně hnízda. Bylo pozorováno, že některá jeho hnízda byla pokryta nenabízenými semeny břízy a vyrůstaly zde i semenáčky, ty jsou častým hostitelem mšic. Nabízená semena *Centaureum erythraea* byla naopak odnášena pryč od hnízda a následující rok v místech odnosu rostli jedinci *Centaureum*.

Tetramorium caespitum je všežravý mravenec, semena zanášel do hnízda a pravděpodobně je využíval jako potravu.

Formica pratensis využíval semena jako stavební materiál nebo je odnášel na smetiště několik m od hnízda. Jako potravu využíval medovici mšic z okolních stromů.

Z uvedených poznatků je patrné, že mravenci nakládají se semeny různými způsoby. Využívají je jako potravu, jako stavební materiál, či se jich zbavují. Mravenci využívají na odkališti jako potravu mimo jiné medovici mšic. Je tedy na místě ptát se, jestli v tomto na zdroje chudém prostředí mravenci přinášejí cíleně semena k hnízdu, aby měli v dosahu rostliny se mšicemi jinak ve sporadicky vegetací porostlém prostředí. Stejná otázka se naskýtá i v případě *Vicia sativa* a *Vicia sepium* s extraflorálními nektarii, které se na odkališti vyskytují.



Obr 2 a 3: Semenáčky rostlin v hnízdě mravenců na odkališti, foto P. Kovář

3 Myrmekochorie

Myrmekochorie je označení pro šíření semen rostlin mravenci. Je pro rostliny evoluční výhodou z několika důvodů. (1) Mravenci přemístí semena nejčastěji do blízkosti svého hnízda, kde je půda bohatší na živiny (dusík). (2) Přesouvání a ukrytí semen mravenci komplikuje predátorům nalezení semen. (3) Odnesení semen od mateřské kolonie snižuje příbuzenskou kompetici mezi rodiči a sourozenci. (4) Semena ukrytá mravenci jsou více odolná vůči případnému požáru i po požáru. (5) Schopnost tvořit elaiosomy je výhodná v suchých a na živiny chudých oblastech, protože nejsou tolik náročné na draslík, jako například tvorba dužnatých plodů (Giladi 2006).

Rozšiřování semen mravenci je ovlivňováno biotickými (struktura vegetace, množství druhů mravenců i vegetace, velikost mravenců, počet hnízd, kompetice) i abiotickými (teplota, rychlost vysychání semen) faktory (Lach et al., 2010)

Geograficky je myrmekochorie nejrozšířenější v Austrálii a v Jižní Africe, jen 1,7% myrmekochorie je v Holarktické oblasti a 0,2% v Neotropické oblasti (Rico-Gray & Oliviera; 2007).

3.1 Semena s elaiosomy

Nejčastějším případem myrmekochorie je transport semen s elaiosomy (Lengyel et al. 2010). Elaiosom je struktura přítomná na semeni, bohatá na tuky a mastné kyseliny (Benvenuti 2007). Čím větší elaiosom je, tím víc mravence semeno přitahuje (Peters et al. 2003). V případech, kdy byl nabízen pouze elaiosom, byl pro mravence atraktivnější, než v původní formě, tedy na semeni (Cuautele et al. 2005; Servigne & Detrain 2008).

Mravenec odnáší semeno do hnízda, kde využívá elaiosom jako potravu pro larvy (Servigne & Detrain 2008). Odstraňuje elaiosomy a poté vynáší semena z hnízda. Po průchodu mravenčím hnízdem jsou semena odolnější vůči predaci myší a houbové nákaze, protože ztratila výživný elaiosom, který láká i predátory (Garrido et al. 2009). Vliv mravence na klíčení semen není vždy stejný. Klíčivost může být vyšší (Horvitz 1981; Viegi et al. 2003; Ohkawara 2005; Salazar-Rojas et al. 2012) i nižší (Viegi et al. 2003; Imbert 2006) než v případě, kdy semenem mravenec nemanipuloval. Někdy nebyl prokázán žádný vliv na klíčivost semen (Viegi et al. 2003; Castro et al. 2010).

3.2 Semena bez elaiosomů

Ačkoliv u semen s elaiosomy je motivace odnášet semena zřejmá, u semen bez elaiosomů není výhoda pro mravence zřetelná.

3.2.1 Semena s uměle odstraněnými elaiosomy

Jestli budou semena s odstraněnými elaiosomy odnesena, ovlivňují různé faktory: (1) design experimentu, (2) kompetice a druhové složení, (3) atraktivita i díky jiným vlastnostem, než je elaiosom a (4) sukcesní stadium.

Většinou jsou atraktivnější semena s elaiosomy, ale semena bez elaiosomů jsou také odnášena, i když v menším množství. Např. u *Polygala vayredae* byla semena s elaiosomy odnášena v 76%, po odstranění elaiosomů bylo odnášeno jen 43% (Castro et al. 2010). U myrmekochorní *Polygala vulgaris* byl odnos semen bez elaiosomů stejný jako s elaiosomy, dokud nedošel zdroj semen s elaiosomy. Ale v případě, že byla semena *Polygala* nabízena spolu se semeny *Luzula*, zůstala ta s odstraněnými elaiosomy bez povšimnutí (Lack & Kay 1987; Oostermeijer 1989).

U *Rhamnus alaternus* se počet odnosů semen po odstranění elaiosomu lišil v závislosti na druhu mravence, vždy byl ale nižší, než u semen s elaiosomem. Na semeni mohla velmi malá část elaiosomu zbýt, proto bylo semeno odneseno. Semeno bez elaiosomu mělo různé osudy. Někdy bylo semeno bez elaiosomu odneseno do blízkosti hnízda. Pokud bylo semeno bez elaiosomu odneseno do hnízda, bylo velmi rychle vyneseno opět ven, nemělo tedy pro mravence žádný užitek. Semeno bez elaiosomu mohlo být také potravou semenožravých mravenců (Bas et al. 2009).

Mravenec *Myrmica rubra* odnášel semena *Chelidonium majus* ve stejném množství bez ohledu na přítomnost elaiosomu. Jinak tomu bylo u semen *Viola odorata*, kdy dával přednost elaiosomným semenům. Na druhou stranu *Lasius niger* dával přednost v obou případech semenu s elaiosomem. To lze vysvětlit potravní vazbou mravenců. *Viola odorata* produkuje semena jen na jaře, kdy jsou pro mravence velmi atraktivní kvůli nedostatku jiných zdrojů, zatímco *Chelidonium majus* produkuje semena po celou sezonu v obrovském množství. Semena mohou být přitažlivá i jiným způsobem než elaiosomem, aby konkurovala mrtvému hmyzu, kterým se *Myrmica rubra* také živí. Dalším důvodem atraktivity je nejspíš výživné embryo, které je dostupné drobnou skulinou po odstranění elaiosomu (Servigne & Detrain 2008).

U rostliny *Turnera ulmifolia*, která tvoří EFN, byla semena bez elaiosomů odnášena méně než s elaiosomy. Byla odnášena častěji, když byla nalezena pod rostlinou než přímo na rostlině. Semena odnášely semenožravé druhy mravenců (Cuautle et al. 2005).

V raném stadiu sukcese, tedy na lokalitách s nízkým pokryvem vegetace, není u *Viola alba* a *Euphorbia nicaeensis* rozdíl mezi odnosem semen s elaiosomy a s uměle odstraněnými elaiosomy. Převažují zde semenožravé druhy mravenců a tím pádem dyszoochorie, neboli nechtěné šíření semen, když mravenec semeno opustí a nesežere. V dalších sukcesních stádiích začíná převažovat odnos semen s elaiosomy, protože přibývá myrmekochorních druhů mravenců (Wolff & Debussche 1999).

3.2.2 Semena, která netvoří elaiosomy

Na mravenčí hnízdech a jejich bezprostředním okolí se vyskytují jiné rostlinné druhy, než mimo mravenčí hnízda (Gorb et al. 2000; Kovář et al. 2001). Může se jednat o nemyrmekochorní druhy rostlin, například *Galium aparine* či *Alliaria petiolata* (Gorb et al. 1997). Mravenčí hnízda poskytují půdu bohatší na vodu, dusík, fosfor i minerály. Mravenci půdu prokypřují, rozrývají ji a díky tomu se zde semena můžou lépe uchytit (O'Grady et al. 2013). Výhodu získávají také proto, že jsou na vyvýšenějším místě, než okolní vegetace, a mohou získat více světla (Gorb et al. 1997).

Otázkou je, jestli se semena nemyrmekochorních rostlin dostanou do blízkosti či na mravenčí hnízdo pomocí mravenců či jiným způsobem, například anemochorií či endozoochorií, a prosperují tu více než v okolí díky lepším podmínkám. Větší množství rostlin je většinou na opuštěných mravenčích hnízdech (Gorb et al. 1997; Kovář et al. 2014). To je možné vysvětlit dvěma způsoby. Buď semena rostlin na hnízdo přinesli mravenci, růst rostlin regulovali a po opuštění hnízda se rostliny rozrostly. Nebo se rostliny dostaly na hnízdo jiným způsobem, až když ho mravenci opustili.

Semena *Chamaesyce maculata* jsou v létě šířena autochorně, zatímco na podzim jsou odnášena do hnízda mravenci *Tetramorium thushimae*, ačkoliv nemají elaiosom. Mravenci v hnízdě zbaví semeno slupky bohaté na cukry, díky tomu je odolnější proti plísním. Po vynesení z hnízda má vyšší klíčivost, oproti semenům se slupkou (Ohnishi et al. 2008; Ohnishi & Suzuki 2009; Ohnishi et al. 2013).

Formica polyctena odnáší plody *Galium aparine*, jehož semena nemají elaiosomy. Plody mravenec přesouvá velmi pomalu a umísťuje je na vrchol hnízda, kde *Galium* vyrostle. Začne

klíčit na konci srpna a semenáčků je ve srovnání se stanovištěm mimo mraveniště mnohem více. Během října dochází k redukci počtu semenáčků na mraveništi. *Galium* na mraveništi je vyšší a má více nodů než mimo mraveniště. *Formica polyctena* si staví hnízda ze suchých částí rostlin, mravenci překousávají kořeny *Galium*, tím získají nový stavební materiál a regulují přílišné zastínění. Pro rostliny je výhodný vyšší obsah dusíku na mraveništi. V srpnu také mraveniště obsahuje více vody, proto se semenáčky objeví dřív na mraveništi než v okolí. Mraveniště hojně zarostlá *Galium* byla opuštěná, pokud mravenci nezvládli regulovat množství semenáčků, zřejmě se rozrostly příliš, což snížilo teplotu v mraveništi a mravenci hnízdo opustili (Gorb et al. 1997).

Na mraveništích byly pozorovány i další druhy nemyrmekochorních rostlin, například *Anthriscus sylvestris*, *Glechoma hirsuta*, *Fallopia convolvulus*, *Alliaria petiolata*, *Stellaria holostea*, *Impatiens noli-tangere*, nebylo však pozorováno, jak se tam dostaly (Gorb et al. 1997). Možným vysvětlením je facilitace, tedy nepřímé ovlivnění sukcese. Na vyvýšených hnízdních kupách usedne pták spíše než na zemi, rozryje povrch kupy a obohatí ji o dusík. V rozryté půdě se lépe uchytí semeno a má lepší přístup ke světlu (Bliss et al. 2006; Vlasáková et al. 2009).

Podle studie Dostála (2005) mravenci v nabídkovém experimentu odnášeli 64% myrmekochorních semen a 11% nemyrmekochorních semen. Mravenci *Tetramorium caespitum* a *Formica sp.* odnášeli více semen ve srovnání s mravencem *Lasius flavus*, který vytváří svá hnízda pod zemí. Rostlinné druhy, které mají semena bez elaiosomů, byly tyto: *Festuca pratensis*, *Veronica officinalis*, *Poa chaixii*, *Dianthus deltoides*. Semena *Dianthus deltoides* byla odnesena z 80% (Dostál 2005). Význam odnosu nemyrmekochorních semen není však v práci příliš diskutován, zabývá se hlavně složením semenné banky.

Christianini & Oliveirait (2007) zkoumali sekundární disperzi semen v brazilské savaně. V experimentu bylo použito 9 rostlin, z nichž *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) a *Stryphnodendron adstringen* (Mimosaceae) mají EFN (Oliveira & Leitao-Filho 1987). Plody keřů a stromů jsou požírány obratlovci a semena se zbytky plodu zůstávají v blízkosti mateřské rostliny. Poté přicházejí mravenci jako sekundární roznašeči, semena čistí od zbytků plodu a někdy je i odnáší do svého hnízda. Zbytek plodu na semeni je lákavou potravou pro mravence, má tedy velmi podobnou funkci jako elaiosom. Semena, která mravenci očistí, mají lepší klíčivost. Pokud semena mravenci odnesou, snižují příbuzenskou kompetici a pravděpodobnost nalezení predátory. Semena jsou odnášena na vzdálenost až 25m od mateřské rostliny. Průměrná vzdálenost odnosu semen je 5m, což je výrazně více oproti celkové průměrné vzdálenosti odnosu veškerých druhů semen s elaiosomy, která činí 0,96m.

Strategie rostlin lákat mravence zbytky plodu je tedy velice výhodná. Pizo & Oliveira (1998) také pozorovali odnos semen mravenci u *Cabrlea canjeana*, jejíž plody jsou požírány ptáky.

Semena bez elaiosomů mohou být šířena semenožravými mravenci, jde tedy o dyszoochorii, stejně jako v případě uměle odstraněných elaiosomů, jak je uvedeno výše. U mediteránní rostliny *Lobularia maritima* 85% semen využijí granivorní mravenci. Nesežerou je ale všechny, protože zhruba 15% z odneseného množství semen ztratí a zlomek semen vyhodnotí jako odpad. Ačkoliv se jedná o náhodu, ne aktivní šíření semen, lze hovořit o efektivní disperzi, protože jiným způsobem se semena *Lobularia maritima* nešíří (Retana et al. 2004).

Mravenci šíří semena bez elaiosomů, protože (1) jsou pro ně jako potrava atraktivní jiné struktury než elaiosom, protože (2) semena „ztratí“, nebo (3) mají jiné využití, například jako stavební materiál.

3.3 Redisperze semen

Mravenci vynášejí z hnízda odpadní materiál a odkládají ho na smetiště, místo, které označí svými chemickými látkami v blízkosti hnízda (Hölldobler and Wilson, 1990).

Materiál je anorganický, například hlína či písek nebo organický, tedy zbytky hmyzu, semen, kořenů, listů (Franks et al. 2004; Robinson et al. 2008; Shukla et al. 2013)

Redisperze semen, tedy vynesení semen mravenci ven z hnízda, nemusí být vždy spjata se smetištěm.

Studie prováděné v Austrálii zmapovaly umístění semen v okolí hnízda. Semena, která byla simulována korálky nasypnými do hnízda, byla mravenci vracena na povrch a rozmístěna ve vzdálenosti několik cm až 2 m od hnízda. Zkoumána byla také schopnost přežití a klíčivost semen uvnitř hnízda vzhledem k požárům, které jsou v tomto prostředí velmi časté (Lubertazzi et al. 2010). Uspořádání semen, která byla vynesena zpět na povrch, se lišilo podle druhu. Semenožravý *Pheidole sp.* měl semena na jedné hromádce, zatímco omnivorní *Aphneogaster longiceps* a *Rhytidoponera metallica* vzdáleněji od sebe (Hughes & Westoby 1992).

V severní Americe byla zkoumána redisperze semen *Asarum canadense* a *Hexastylis arifolia* v tavních lesích nejhojnějším mravencem *Aphaenogaster rudis*. Semena byla mravencem rozmístěna v okolí hnízda od několika cm až do 150 cm. Autoři uvádějí, že je třeba zaměřit se na to, jestli mravenci umisťují semena na konkrétní místa či náhodně a jaký to má vliv na fitness rostliny (Canner et al. 2012).

V Evropě bylo mapováno rozmístění rostlin na hranici a v teritoriu mravenčí kolonie u mravenců *Lasius fuliginosus* a *Formica polyctena*. Rostliny *Asarum europaeum* a *Viola odorata*, které mají velká semena s elaiosomem, se vyskytovaly hlavně na hranici teritoria mravence *Formica polyctena*, které je tvořeno mravenčím smetištěm, půda je zde tedy bohatší na organický materiál. Bylo pozorováno, že mravenci semena aktivně přinášeli a překrývali zeminou. Mravenci *Lasius fuliginosus* vytváří smetiště v blízkosti hnízda, nikoli na hranici teritoria. Semena odnáší méně než ostatní dva mravenci, živí se hlavně medovicí mšic (Gorb et al. 2000).

Osud semene po vynesení z hnízda závisí na potravní strategii mravence a prostředí. Je možné, že mravenci semena neumísťují náhodně, na toto téma existuje však zatím málo studií. Důvodem může být téměř nemožné odlišení pokusných semen od všech ostatních po průchodu hnízdem.

Canner & Spence (2011) však vymysleli novou označovací metodu, která se hodí pro výzkum disperze semen mravenci. Do semena se vpraví injekcí miniaturní kousek nerezové oceli a semeno se označí žlutou barvou. Pomocí ručního detektoru kovu se prohledává spirálovitě oblast kolem hnízda.

3.4 Druhá specifická myrmekochorie - identifikace semene mravenci

Giladi (2006) uvádí, že druhově specifická myrmekochorie je možná více rozšířená, než se zdá. V mnoha ekosystémech, kde je myrmekochorie častým jevem, neodnáší všechny přítomné druhy mravenců jeden konkrétní druh semene a zároveň jeden konkrétní druh mravence neodnáší všechny dostupné druhy semen.

Jestli bude semeno odneseno, může záviset na poměru velikosti semena a mravence (Bas et al. 2009). Dalším faktorem je atraktivita semena, například velikost elaiosomu či vzdálenost od hnízda. Roli hraje také kompetice mravenců (J. H. Ness et al. 2009).

Zajímavější otázkou je, jestli mravenci poznají, o jaký konkrétní druh se jedná.

Ohniski et al. (2013) vyluhovali slupky semen *Chamaesyce maculata* v destilované vodě a roztokem poté napustili papírky, které nabízeli dvěma druhům mravence - *Tetramorium tsushimae* a *Pheidole noda*. Během pokusu v laboratoři *Tetramorium thushimae* odnášel do svého hnízda papírky napuštěné roztokem více než papírky napuštěné jen destilovanou vodou, zatímco *Pheidole noda* odnesl do hnízda jen malé množství papírků a počet papírků napuštěných roztokem se významně nelišil od těch napuštěných jen destilovanou vodou. Analýza ukázala, že roztok obsahuje cukry fruktózu, glukózu, sukrozu, maltózu a jednu

neznámou látku, která nebyla detailně určena. Autoři výsledek uvádí jako důkaz druhové specifity.

Mravenec *Camponotus femoratus* vytváří svá hnízda z rostlin, jejichž semena přináší a pěstuje, proto se tento a další druhy se stejnou strategií přezdívá mravenec zahradník. Tento druh rozpoznává semena olfaktoricky podle chemických látek. Některé z nich jsou podobné hmyzím feromonům (Youngsteadt et al. 2008).

Olfaktorické rozpoznávání semen bylo testováno u myrmekochorní *Asarum canadense*, ale ukázalo se, že mravenci rozpoznávají tato semena ohmatáním tykadly (Sheridan et al. 1996).

To potvrzuje i Servigne & Detrain (2008), kteří popsali chování mravenců *Lasius niger* a *Myrmica rubra* před odnosem semen *Chelidonium majus* a *Viola odorata*. Semena byla nabízena s elaiosomem a bez elaiosomu, jak je popsáno v kapitole Semena s uměle odstraněnými elaiosomy. První kontakt mravence se semenem je omakání tykadly, poté může mravenec semeno buď opustit nebo poponést a pak ho opustit nebo odnést do hnízda. Semena bez elaiosomů byla častěji ohmatávána tykadly, to značí, že mravenci nejsou lákáni elaiosomy na dálku.

4 Tritrofický vztah rostlin, mšic a mravenců

Tritrofický vztah je vztah tří organismů odlišné úrovně potravní pyramidy, tedy vztah například primárního producenta, herbivora a omnivora (Heil 2008). Následující část podrobně rozebírá vztah rostlin tvořících extraflorální nektaria, mšic sajících mízu z rostlin a mravenců využívajících jako potravu mimo jiné extraflorální nektar a medovici. Nejprve je řečeno, co je to extraflorální nektarium a poté je vztah mšic, rostlin a mravenců popsán po dílčích částech, aby se v závěru mohl vysvětlit jako celek.

4.1 Co to je extraflorální nektarium.

Extraflorální nektaria (dále jen EFN) jsou struktury produkující nektar, které se nachází mimo květ. Morfologicky i anatomicky jsou rozrůzněné a tvoří se například na listech, palistech, listenech, řapíku či stonku (Koptur 1992). Nektar obsahuje především cukry sukrozu, fruktozu a glukozu (Katayama et al. 2013), v mnohem menším množství aminokyseliny (Ness et al. 2009) a sekundární metabolity (Nepi 2014).

Morfologicky EFN mohou mít jednoduchou nediferenciovanou stavbu z jednoho trichomu a být kryptické i vytvářet větší komplikovanější struktury. Tyto dva extrémy nacházíme u rodu *Senna* z čeledi Fabaceae, kde jsou důležitými evolučními znaky (Marazzi et al. 2012). Anatomicky jsou EFN tvořena většinou třemi typy pletiv, jsou to epidermis, nektar ronící parenchym a podpůrný parenchym obsahující sekreční žlázy, v případě větší velikosti nektaria může být mezi dvěma parenchymy ještě jedna vrstva buněk (Melo et al. 2010).

Extraflorální nektaria jsou podle nejnovější studie (Weber & Keeler 2013) přítomna u cévnatých rostlin v 3941 druzích patřících do 745 rodů ze 108 čeledí, 4 z čeledí patří mezi kaprad'orosty. To je přibližně 1-2% druhů a 21% čeledí cévnatých rostlin. EFN jsou známa u 33 z 65 řádů krytosemenných rostlin, žádné případy výskytu nebyly zaznamenány u bazálních Angiospermae, u Magnoliidae a u Gymnospermae. Nejhojněji, cca z 30%, se EFN vyskytují u čeledi Fabaceae (u 1069 druhů z přibližně 19500), dále u Passifloraceae a Malvaceae. EFN se vyvinuly pravděpodobně 457x nezávisle na sobě.

Biogeograficky se rostliny s EFN vyskytují v mnoha biomech od tropů po temperátní zónů. Studie z Brazílie uvádí, že rostlin s EFN ubývá od rovníku k severu a přibývá s přibývajícím zeměpisnou délkou (Boudouris & Queenborough 2013). Není však zatím uspokojivě znám vzorec rozšíření vzhledem k nadmořské výšce (Marazzi et al. 2013).

Množství EFN na rostlině můžou ovlivnit endofytní houby (Jaber & Vidal 2009).

EFN lákají různé členovce. Zkoumání byli například pavouci (Ruhren & Handel 1999), parazitoidi, roztoči, vosy a z brouků například slunéčka (Heil 2015). Skupinou, které je věnována největší pozornost, jsou ale bezpochyby mravenci (Koptur 1979; Diaz-Castelazo et al. 2004).

4.2 Vztah mravenci - EFN

Mravenci využívají EFN různě frekventovaně často v závislosti na sezoně, abundance EFN koreluje s abundancí mravenců a je během sezony proměnlivá, mravenci sají nektar z EFN ve dne i v noci, přičemž více ve dne. Nejsou vázáni na jeden druh rostliny, naopak, využívají jich víc, nejsou tedy druhově specifictí (Koptur 1992; Diaz-Castelazo et al. 2004). Z dlouhodobého hlediska se množství interakcí nemění, mění se ale složení druhů, které do interakcí vstupují (Díaz-Castelazo et al. 2013).

Nejběžnějším vysvětlením vzniku a funkce EFN je ochrana rostliny před herbivory zprostředkovaná mravenci, tzv. nepřímá obrana rostliny. EFN přitahují mravence, kteří využívají nektar jako potravu a chrání rostlinu před herbivory (Savage & Rudgers 2013). Bylo zjištěno, že mravenci nesnižují počty herbivorů, ale nenechají je v klidu přijímat potravu, ruší je při kladení vajec nebo aktivně odstraňují již nakladená vejce (Ann & Marquis 1999). Mravenci odstraňují z rostliny i spory případných houbových patogenů (Oliver et al. 2007). Účinná ochrana před herbivory u *Vicia faba* byla zaznamenána, pokud byli na rostlině více než 4 mravenci (Katayama & Suzuki 2004).

Na cukry bohatý nektar zvyšuje fitness mravenčí kolonie. Ty, které využívaly nektar z EFN měly 5x více jedinců, než mravenci, kterým byl nektar z EFN odepřen a živili se jen proteinovou stravou (Byk & Del-Claro 2011). Rostliny, které byly bez mravenců, měly mnohem více poškození od herbivorů (Rios et al. 2008). Sekrece nektaru z EFN kolísá v závislosti na přítomnosti herbivorů. Na mladých částech rostliny je nejvyšší ve chvíli, kdy je vysoký tlak herbivorů. Hlavní roli v řízení sekrece nektaru hraje invertáza buněčné stěny aktivovaná kyselinou jasmonovou, která reaguje na stres (Millán-Cañongo et al. 2014).

Nejnovější výzkumy nastolují otázku, jestli EFN mohou ovlivňovat chování mravenců skrze své sekundární metabolity, konkrétně skrze některé neproteinové kyseliny (Nepi 2014; Grasso et al. 2015). Již dříve bylo zjištěno, že rostliny stimulují mravence k agresivitě a tím pádem vyšší ochraně před herbivory (Dejean et al. 2008). V EFN je nevyrovnaný poměr C:N ve prospěch C, je možné, že mravenci atakují herbivory, protože mají dostatek cukru, ale nedostatek proteinů (A. J. H. Ness et al. 2009).

Na druhou stranu studie zkoumající ochrannou funkci mravenců u *Opuntia sulphurea* na stanovištích v různých nadmořských výškách v tropech a temperátní zóně neshledala žádný rozdíl v poškození rostlin herbivory ani v množství semen mezi rostlinami s mravenci a bez mravenců (Alma et al. 2015). Studie zkoumající *Vicia sepium* na pastvinách, také nepotvrdila ochranou funkci mravenců (Lenoir & Pihlgren 2006).

Dalším důvodem vzniku a funkce EFN může být potřeba odvést mravence od nektaru v květech. Mravenci nejsou vhodnými opylovači a při návštěvě květu zabírají opylovačům místo a znevýhodňují rostlinu při rozmnožování. Pokud však mají k dispozici i EFN, navštíví spíše je, protože jsou pro mravence bližší a početnější, tím pádem dostupnější (Wagner & Kay 2002).

Posledním možným vysvětlením vzniku a funkce EFN je ant-distraction hypotéza, která tvrdí, že EFN vznikla, aby mravenci nevyužívali jako zdroj cukrů medovici mšic, které působí jako škůdci rostlin a přenašeči patogenů (Becerra & Venable 1989). Proti tomu argumentuje Fiala (1990) na základě vlastního pozorování, kdy mravenci dávali přednost medovici produkujícímu hmyzu před EFN v rámci jedné rostliny (Fiala 1990).

Vztah EFN a mravenců se může pohybovat na škále mezi mutualismem a antagonismem. Herbivory rostlin lze totiž rozdělit do dvou kategorií podle vztahu k mravencům. První skupinou jsou převážně listy ožirající herbivoři, které mravenci odstrašují a chrání rostlinu, a druhou skupinou je medovici produkující hmyz, například mšice, které mravenci přitahují a využívají. Jestli rostlina bude trpět nebo profitovat, závisí na počtu mravenců (Oliver et al. 2007).

4.3 Vztah mšice - mravenci

Existuje mutualistický vztah mezi mravenci a hmyzem z několika skupin řádu Hemiptera. Mravenci jsou lákáni sladkou medovicí, kterou hmyz produkuje a výměnou získává od mravenců hygienický servis, či ochranu před predátory (Whitaker et al. 2014).

Mravenci interreagují se zástupci šesti skupin, a to Coccidae (puklicovití), Pseudococidae (červcovití), Diaspididae (štítenkovití), Membracidae (ostnohřbetkovití) a Aphididae (mšicovití).

Coccidae, Diaspididae a Pseudococidae mají několik nymfálních stádií, dospělci žijí i několik měsíců, samice klade vejce, samec se může šířit pomocí křídel.

Membracidae jsou tvorové žijící hlavně v pralesech jižní Ameriky. Jejich vzhled je impozantní, protože mají na těle mnoho roztodivných výrůstků bizarních tvarů. Membracidae kladou vejce a starají se o svá mláďata.

Aphididae jsou v našich podmínkách nejčastější, proto se budu věnovat podrobněji jen jim.¹

Dospělci mšic žijí krátce, ale velice rychle se množí. Za jednu sezonu se může vystřídat 4-10 generací. Brzy zjara se začnou líhnout vajíčka, která přečkala zimu na bázi rostliny. Další generace jsou živorodé a vznikají partenogeneticky, jedinci mohou být okřídlení nebo neokřídlení. Na podzim jsou produkováni samci, kteří kopulují se samicemi. Ty nakladou vajíčka a cyklus se opakuje. Mšice mohou být jednohostitelské či dvouhostitelské, většinou jsou úzce vázány na určitý druh či okruh druhů rostlin (Stadler & Dixon 2008).

Mravenci využívají medovici mšic jako zdroj cukrů a zároveň chrání mšice před herbivory (Styrsky & Eubanks 2007; de Neves et al. 2011). Medovice obsahuje směs cukrů a hmotnostně cca 1000x méně aminokyselin, je to podobný poměr jako u EFN. Absolutní množství cukrů může být ovlivňováno různými faktory, např. hlízkovými bakteriemi (Whitaker et al. 2014).

Vztah mšic a mravenců však není ve všech případech mutualistický, pohybuje se na škále mezi mutualismem a antagonismem a je ovlivněn mnoha ekologickými, fyziologickými a evolučními faktory (Stadler & Dixon 2005). Druhy mšic lze rozdělit na ty, které jsou mravenci přitahovány a aktivně opečovávány a na ty, se kterými mravenci interreagují jen výjimečně nebo vůbec. U mravenci opečovávaných mšic nejsou ale vyvinuty žádné významné morfologické odlišnosti od mšic neopečovovaných (Stadler & Dixon 2008).

Stadler & Dixon (1999) zkoumali rozdíly ve velikosti a šíření opečovávaných mšic *Symydobius oblongus* a neopečovovaných mšic *Aphis fabae cirsiacanthoides*. Mravenčím partnerem byl *Lasius niger*. Při experimentu v umělých podmínkách využíval *Lasius niger* medovici obou druhů mšic. Mšice *S. oblongus* však rostly rychleji a měly větší gonády než *A. fabae*. *Lasius niger* u *S. oblongus* reguloval velikost kolonie, zatímco u *A. f. cirsiacanthoides* nikoli.

Extrémně druhově specifický vztah se vyvinul u podzemních mšic. Drobný mravenec *Lasius flavus*, který staví svá hnízda pod zemí, využívá mšice tří druhů (*Geoica utricularia*, *Forda marginata* a *Tetraneura ulmi*). Mšicí kolonie jsou chovány v podzemních hnízdech, kde sají mízu z kořenů rostlin. Kolonie jsou geneticky velice jednotné a v jednom hnízdě je

¹ Existuje však mnoho studií o Membracidae, čerpám-li z nich, uvádím jednoduše jen medovici produkující hmyz.

většinou přítomen jen jeden druh. Pokud je druhů více, jsou striktně odděleny, aby nedocházelo k toku genetické informace. Probíhá selekce na co nejvyšší produkci medovice. Mravenci udržují stálou velikost populace a nadbytečné jedince sežerou a čerpají z nich bílkoviny. Vztah těchto mravenců a mšic by se dal přirovnat ke vztahu člověka a dojných krav (Ivens et al. 2012).

4.4 Vztah mšice - rostliny

Mšice se živí produkty fotosyntézy z floemu rostlin, aniž by poškozovaly pletivo (Meyer 1993). Stylet zabodávají intercelulárně do sítkovic, snímky z TEM ukázaly, že mšice nabodávají mnoho buněk a hledají správnou intercelulární cestu k sítkovicím (Tjallingii & Esch 1993), kde se nachází nejvýživnější tekutina, která je pod stálým proudem a tlakem, proto můžou mšice mnoho hodin nepřetržitě sát a polykat. Pod stálým tlakem také vylučují medovici. Kdyby získávaly živiny z jednotlivé buňky, turgor by brzy poklesl a musely by vysunout stylet a nabodnout novou buňku, což je zbytečně náročné (Mittler 1958). Poškození rostliny se projevuje kroucením listů, usycháním, zpomaleným růstem a chlorózou. Po odstranění mšic se rostliny vrátí k původní rychlosti růstu a vzhledem k nenapadeným rostlinám vykazují větší množství cukrů (Puterka et al. 1992). Ve srovnání s jinými herbivory, konkrétně nymfami pěnodějek a brouky, měly mšice nejmenší vliv na růst rostliny (Meyer 1993). U druhů mšic *Aphis serpylli* a *Stomaphis quercus* bylo zjištěno, že se vyskytují na svých hostitelských rostlinách jen, pokud je v blízkosti mravenčí hnízdo. Jsou tedy mravenci přitahováni (Hopkins & Thacker 1999).

4.5 Vztah mšice - EFN - mravenci

Pokud mšice a EFN sdílejí stejného partnera, tedy mravence, může to mít pro všechny partnery výhody i nevýhody. Je nutné prozkoumat detailněji dynamiku tohoto komplikovaného vztahu (Savage & Rudgers 2013). Vliv na rostlinu, která hostí medovici produkující hmyz a mravence, může být pozitivní i negativní (Grinath et al. 2012).

Stadler & Dixon (2008) hodnotí vztah mšic, mravenců a EFN, jako střet dvou mutualistických interakcí, které sdílejí jednoho partnera (mravence). Nabízí tři hypotézy interakce, které doplňují konkrétními příklady.

(1) Výhoda jen pro mšice. Mšice přítomné na rostlinách odlákávají mravence od využívání EFN. To se často projevuje ve vyšší míře poškození herbivory a tím pádem nižší produkci semen citace

Mravenci přešli z živení se nektarem z EFN u *Vicia faba* na využívání medovice mšic až od jejich určitého množství. Nebyla zjištěna zvýšená sekrece nektaru jako odpověď na přítomnost mšic (Stadler & Dixon 2008). Na druhou stranu Jaber & Vidal (2009) ukázali, že v přítomnosti mšic produkuje rostlina více extraflorálního nektaru. Koncentrace cukrů je na jednotku mnohem vyšší u EFN. Mravenci však aktivně přitahují *Aphis craccivora* a přesouvají se na medovici, když mšice svou početností převyší koncentraci cukrů v EFN (Katayama et al. 2013).

(2) Výhoda jen pro rostlinu. Ant-distraction hypotéza tvrdí, že EFN odlákávají mravence od mšic, jak je uvedeno výše.

Příkladem by mohla být myrmekofytní rostlina *Humboldtia brunonis*, jejíž nektar z EFN je přitažlivější než medovice. Medovici produkující hmyz nebyl na rostlině téměř pozorován. Z šestnácti druhů mravenců jen jeden poskytoval antiherbivorní ochranu a jen v případech vysokého počtu herbivorů (Chanam et al. 2015).

(3) Výhoda pro mšice i rostlinu. Hypotéza prezentuje případ, kdy rostliny a jejich sající herbivoři-mšice sdílí stejného partnera-mravence.

Rostliny mravence potřebují jako ochranu před jinými herbivory a obětují sání mízy. Zároveň mšice potřebují mravence z hygienických důvodů a také jako ochránce před predátory, proto je pro ně výhodné, nechat se opečovávat (Stadler & Dixon 2008). Když je mšic ještě málo, mravenci, kteří využívají EFN, je chrání před predátory (Katayama & Suzuki 2010). Studie Suzuki et al. (2004) ukázala, že mravenci *Lasius japonicus* jsou mnohem více přítomni na *Vicia angustifolia* s mšicemi *Aphis craccivora*, než bez mšic. Pro *Vicia angustifolia*, která tvoří EFN, tak může být výhodné hostit na sobě mšice, protože je tak více chráněna před většími herbivory.

5 Souvisí vztah EFN a mravenců s myrmekochorií ?

Studii, které by byly zaměřeny přímo na vztah EFN a myrmekochorie není mnoho. Čtyři zde uvedené se týkají tropických druhů rostlin.

Rostlina z písčiny dun mexického pobřeží *Turnera ulmifolia* (Passifloraceae) tvoří EFN i semena s elaiosomy. Z 25 druhů mravenců, kteří jsou vázáni na rostlinu, využívalo 14 druhů i EFN i semena s elaiosomy. Omnivorní mravenci mohou semena odnášet rovnou z rostliny, zatímco granivorní mravenci sbírají jen semena ze země. Omnivorní mravenci tak mají k semenům lepší přístup a benefitem pro rostlinu je ochrana před herbivory. Rostlina tedy prostřednictvím EFN nepřímo ovlivňuje disperzi semen, což může být důležitým faktorem v evoluci myrmekochorie (Cuautele et al. 2005).

Predace semen *Turnera ulmifolia* činí na rostlině pouhé 1% a pod rostlinou 19%. To svědčí o velmi účinné antipredační obraně mravenců díky EFN. Další osud semene však nevede k vysokému procentu úspěšně vyklíčených semen. Velká část končí jako potrava granivorních mravenců, část zůstane v mravenčím hnízdě, jen malá část se dostane opět na povrch a ne všechna semena vyklíčí. To odpovídá Janzenově (1971) hypotéze, která tvrdí, že když rostlina tvoří obrovské množství semen, přežije jen malá část bez ohledu na to, jakým způsobem je šířena. Aby byla známa skutečná efektivita šíření *Turnera ulmifolia*, je nutné provést studie zaměřené na fitness rostliny (Salazar-Rojas et al. 2012).

Rostlina *Conodanthe crassifolia* (Gesneriaceae) tvoří EFN, plody s dužinou i semena s masíčky, čímž se stává velmi atraktivní pro mravence zahradníky *Crematogaster longispina*. Mravenec využívá rostlinu k vypěstování svého hnízda i jako zdroj potravy. Výměnou za to umísťuje semena rostliny mezi kořeny na „stěnu“ vně hnízda, což je pro ni ideální stanoviště. *Crematogaster longispina* rostlinu dokonce opyluje, což je u mravenců vzácný jev. Není známo, že by poskytoval rostlině ochranu před herbivory, to ale obstarávají další druhy mravenců žijící v jiné části hnízda (Kleinfeldt 1978).

U *Croton bonplandianum* (Euphorbiaceae) se vyvinula časově omezená sekrece nektaru. V době dozrávání plodů *C. bonplandianum* roní samičí květy nektar. Nektar přitahuje mravence do blízkosti rostliny. Ti odnáší její semena nacházející se v zóně dosahu nektaru, cca 60cm v okruhu rostliny, nikoli mimo ni. Ačkoliv nejde o extraflorální nektar, mechanismus se vyvinul zřejmě jako strategie pro šíření semen mravenci (Ganeshaiyah & Shaanker 1988).

Výzkum Koptur et al. (1993) ukazuje, že mravenci mnohem více vyhledávali nektar (v podobě umělých návnad) na plochách, které byly v nedávné době postiženy požárem, než na plochách porostlých vegetací.

V případě nedostatku zdrojů na odkališti by tedy nektar z EFN mohl být vyhledávanou potravou. Hypotézou je možnost, že by mravenci na odkališti aktivně přinášeli semena *Vicia*

sepium či *Vicia sativa* a poté z vyklíčených rostlin využívali extraflorální nektar a zároveň chránili rostlinu před herbivory, čímž by podporovali její další šíření.

6 Souvisí vztah mšic a mravenců s myrmekochorií ?

Nenašla jsem žádnou studii, která by se zabývala přímo otázkou vztahu mšic a disperze semen. Tento vztah by však mohl existovat mezi vegetačním pokryvem hnízd mravence *Lasius flavus* a kořenovými mšicemi.

(Depa & Węgierek 2011) zkoumali druhové složení kořenových mšic ve třech typech prostředí: na vlhké louce, suchém távníku a trávníku v urbánní zástavbě. Druhy mšic se mezi stanovišti lišily a mravenčí hnízdo bylo pokryto specifickými druhy.

Na vlhké louce šlo převážně o trávy, které hostlily pouze mšice nadzemních druhů, zatímco podzemní mšice na urbánním trávníku využívaly kořeny typických druhů Asteraceae, například *Taraxacum officinale* či *Bellis perennis*. Hnízda *Lasius flavus* jsou specifická svou vegetací i několik let po zmizení mravenců (Kovář et al. 2001). Přítomné druhy mají většinou dlouhé podzemní oddenky, na kterých se mšice také živí. Aby byly dobře dostupné mšicím, jsou kořeny a oddenky prorostlé do hloubky, proto jsou bývalá mraveniště dobře patrná ještě několik let poté.

V prostředí průmyslové deponie se nabízí hypotéza, zda *Lasius flavus* napomáhá sukcesi přinášením semen konkrétních druhů rostlin, jejichž kořeny během růstu na hnízdě slouží jako krmivo kořenovým mšicím. Stejná otázka se naskýtá i u druhu *Lasius fuliginosus*, který se živí nadzemními mšicemi a odkládá semena na smetiště u hnízda (Gorb et al. 2000), či u medovicí se živícího *Lasius niger*, jehož hnízdo bylo na odkališti porostlé semenáčky bříz (Vojtíšek 2012).

7 Závěr

Cílem práce bylo zodpovědět otázky týkající se možné souvislosti myrmekochorie a potravní vazby na mšice a EFN v extrémním a na zdroje chudém prostředí průmyslových deponií.

Mravenci šíří semena i bez elaiosomů. Vedou k tomu různé důvody. Pro mravence mohou být atraktivní jiné struktury semene, jako například zbytky plodu, endosperm či vnější obal semene. Semena bez elaiosomu se stávají atraktivními v případě nedostatku zdrojů.

Semena jsou v prostoru rozmísťována různě. V závislosti na druhu mravence mohou být hromaděna na smetišti, roznášena do určité vzdálenosti v okruhu hnízda či umístována přímo na hnízdo. Aby bylo objasněno, zda se tak děje v konkrétních vzorcích, které pozitivně ovlivňují fitness rostliny, je potřeba dalších studií.

Je jisté, že mravenci ohmatáváním semen tykadly vybírají, která odnesou. Jestli však mají schopnost poznat, o jaký druh semene jde, je nutné zkoumat na úrovni chemických signálů, které jsou mravencům přirozeným nástrojem komunikace.

Význam pro strategii šíření semen z důvodu potravní vazby může mít tritrofický vztah, který mnohdy ovlivňuje množství a kvalitu semen.

Koevoluce rostlin a mravenců trvá již od konce křídy (Wilson & Hölldobler 2005) a vzájemné vztahy rostlin a mravenců jsou zkoumány více jak sto let. Přesto neexistuje mnoho studií, které by se zabývaly vztahem myrmekochorie a potravních vazeb mravenců na mšice a extraflorální nektaria. Přitom jak dynamika tritrofického vztahu, tak myrmekochorie patří k velmi dobře prozkoumaným tématům.

V extrémním prostředí průmyslové deponie se nabízí zkoumat existenci vztahu mezi mravenci a *Vicia sepium* či *Vicia sativa*, mezi mravencem *Lasius flavus*, kořenovými mšicemi a druhy rostlin, které mají stanoviště na hnízdě mravence a mezi mravencem *Lasius niger*, mšicemi a *Betula pendula*.

Jako vhodná metoda výzkumu se jeví detailní pozorování interakce konkrétního druhu mravence s konkrétním druhem semene v delším časové úseku, nejlépe od dozrání semene na rostlině až do případného opětovného vyklíčení.

8 Seznam literatury

- Alma, A.M. et al., 2015. No Defensive Role of Ants throughout a Broad Latitudinal and Elevational Range of a Cactus. , 47(3), pp.347–354.
- Ann, M. & Marquis, R.J., 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *October*, pp.192–202.
- Bas, J.M., Oliveras, J. & Gómez, C., 2009. Myrmecochory and short-term seed fate in *Rhamnus alaternus*: Ant species and seed characteristics. *Acta Oecologica*, 35(3), pp.380–384.
- Becerra, J. X., & Venable, D. L. (1989). Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms?. *Oikos*, 276–280.
- Buckley, R. P. (Ed.), 2012. *Ant-plant interactions in Australia* (Vol. 4). Springer Science & Business Media.
- Benvenuti, S., 2007. Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management*, 7(3), pp.141–157.
- Bliss, P., Katzerke, A. & Neumann, P., 2006. The role of molehills and grasses for filial nest founding in the wood ant *Formica exsecta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 47(3), pp.903–914.
- Boudouris, J. & Queenborough, S. A., 2013. Diversity and distribution of extra-floral nectaries in the cerrado savanna vegetation of Brazil. *PeerJ*, 1, p e219.
- Byk, J. & Del-Claro, K., 2011. Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: Direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Population Ecology*, 53(2), pp.327–332.
- Canner, J.E. et al., 2012. Redispersal of seeds by a keystone ant augments the spread of common wildflowers. *Acta Oecologica*, 40, pp.31–39.
- Canner, J.E. & Spence, M., 2011. A new technique using metal tags to track small seeds over short distances. *Ecological Research*, 26(1), pp.233–236.
- Castro, S. et al., 2010. Dispersal mechanisms of the narrow endemic *Polygala vayredae*: Dispersal syndromes and spatio-temporal variations in ant dispersal assemblages. *Plant Ecology*, 207(2), pp.359–372.
- Cuautle, M., Rico-Gray, V. & Diaz-Castelazo, C., 2005. Effects of ant behaviour and presence of extrafloral nectaries on seed dispersal of the Neotropical myrmecochore *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(1), pp.67–77.

- Dejean, A., Djiéto-Lordon, C. & Orivel, J., 2008. The plant ant *Tetraoponera aethiops* (Pseudomyrmecinae) protects its host myrmecophyte *Barteria fistulosa* (Passifloraceae) through aggressiveness and predation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(1), pp.63–69.
- Depa, Ł. & Węgierek, P., 2011. Aphid fauna (Sternorrhyncha, Aphidinea) in the nests of *Lasius flavus* (Fabricius, 1781)(Hymenoptera, Formicidae) of various plant communities. *Aphids and other Hemipterous Insects*, 17, pp.73–79.
- Diaz-Castelazo, C. et al., 2004. Extrafloral nectary-mediated ant-plant interactions in the coastal vegetation of Veracruz, Mexico: Richness, occurrence, seasonality, and ant foraging patterns. *Ecoscience*, 11(4), pp.472–481.
- Díaz-Castelazo, C. et al., 2013. Long-term temporal variation in the organization of an ant-plant network. *Annals of botany*, 111(6), pp.1285–93.
- Dostál, P., 2005. Effect of three mound-building ant species on the formation of soil seed bank in mountain grassland. *Flora*, 200(2), pp.148–158.
- Fiala, B., 1990. Extrafloral nectaries VS ant-Homoptera mutualisms : a comment on Becerra and Venable. *Oikos*, 59(2), pp.281–282.
- Franks, N.R. et al., 2004. Centrifugal waste disposal and the optimization of ant nest craters. *Animal Behaviour*, 67(5), pp.965–973.
- Ganeshiah, K.N. & Shaanker, R.U., 1988. Evolution of a unique seed maturity pattern in *Croton bonplandianum* Baill strengthens ant-plant mutualism for seed dispersal. *Oecologia*, 77(1), pp.130–134.
- Garrido, J.L., Rey, P.J. & Herrera, C.M., 2009. Influence of elaiosome on postdispersal dynamics of an ant-dispersed plant. *Acta Oecologica*, 35(3), pp.393–399.
- Giladi, I., 2006. Choosing benefits or partners: A review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos*, 112(3), pp.481–492.
- Gorb, S., Gorb, E. & Sindarovskaya, Y., 1997. Interaction between the non-myrmecochorous herb *Galium aparine* and the ant *Formica polyctena*. *Plant Ecology*, 131(2), pp.215–221.
- Gorb, S.N., Gorb, E. V. & Punttila, P., 2000. Effects of redispersal of seeds by ants on the vegetation pattern in a deciduous forest: A case study. *Acta Oecologica*, 21(4-5), pp.293–301.
- Grasso, D. a. et al., 2015. Extrafloral-nectar-based partner manipulation in plant-ant relationships. *AoB PLANTS*, 7(0), pp. plv002.
- Grinath, J.B. et al., 2012. The indirect consequences of a mutualism: Comparing positive and negative components of the net interaction between honeydew-tending ants and host plants. *Journal of Animal Ecology*, 81(2), pp.494–502.

- Heil, M., 2015. Extrafloral Nectar at the Plant-Insect Interface: A Spotlight on Chemical Ecology, Phenotypic Plasticity, and Food Webs. *Annual Review of Entomology*, 60(1), pp.213–232.
- Heil, M., 2008. Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist*, 178(1), pp.41–61.
- Hopkins, G.W. & Thacker, J.I., 1999. Ants and habitat specificity in aphids. *Journal of Insect Conservation*, 3(1), pp.25–31.
- Horvitz, C.C., 1981. International Association for Ecology Analysis of How Ant Behaviors Affect Germination in a Tropical Myrmecochore Calathea. *Oecologia*, 51, pp.47–52.
- Hughes, L. & Westoby, M., 1992. Fate of seeds adapted for dispersal by ants in Australian sclerophyll vegetation. *Ecology*, 73(4), pp.1285–1299.
- Chanam, J. et al., 2015. Foliar Extrafloral Nectar of *Humboldtia brunonis* (Fabaceae), a Paleotropic Ant-plant , is Richer than Phloem Sap and More Attractive than Honeydew. , c(1), pp.1–5.
- Christianini, V. & Oliveirait, S., 2007. germination and. , 23(3), pp.343–351.
- Imbert, E., 2006. Dispersal by ants in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae): What is the elaiosome for? *Plant Species Biology*, 21(2), pp.109–117.
- Ivens, A.B. et al., 2012. Ants farm subterranean aphids mostly in single clone groups - an example of prudent husbandry for carbohydrates and proteins? *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), p.106.
- Jaber, L.R. & Vidal, S., 2009. Interactions between an endophytic fungus, aphids and extrafloral nectaries: Do endophytes induce extrafloral-mediated defences in *vicia faba*? *Functional Ecology*, 23(4), pp.707–714.
- Jarešová I., 2001. Interakce mravenců a rostlin během sukcese na opuštěném odkališti ve Chvaleticích (JV Polabí). Ms. [Dipl. pr. depon. in knih. ÚŽP PřF UK v Praze].
- Katayama, N. et al., 2013. Why do ants shift their foraging from extrafloral nectar to aphid honeydew? *Ecological Research*, 28(5), pp.919–926.
- Katayama, N. & Suzuki, N., 2010. Extrafloral nectaries indirectly protect small aphid colonies via ant-mediated interactions. *Applied Entomology and Zoology*, 45(3), pp.505–511.
- Katayama, N. & Suzuki, N., 2004. Role of extrafloral nectaries of *Vicia faba* in attraction of ants and herbivore exclusion by ants. *Entomological Science*, 7, pp.119–124.
- Kleinfeldt, S.E., 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology*, 59(3), pp.449–456.
- Koptur, S., 1979. Facultative Mutualism between Weedy Vetches Bearing Extrafloral Nectaries and Weedy Ants in California. *American Journal of Botany*, 66(9), p.1016.

- Koptur, S., 1992. Plants with extrafloral nectaries and ants in Everglades habitats. *Florida Entomologist*, pp. 38-50.
- Koptur, S., William, P., & Olive, Z., 2010. Ants and plants with extrafloral nectaries in fire successional habitats on Andros (Bahamas). *Florida Entomologist*, 93(1), pp. 89-99.
- Kovar, P. & Kovarova, M., 1998. Ant herbivory: A significant factor in population dynamics of Veronica and other temperate plant species? *Thaiszia*, 8, pp.141–146.
- Kovář, P. et al., 2001. Vegetation of ant-hills in a mountain grassland: Effects of mound history and of dominant ant species. *Plant Ecology*, 156(2), pp.215–227.
- Lach, L., Parr, C. L. & Abott, K. L. 2010. *Ant ecology*, 153. Oxford University Press.
- Lack, A. & Kay, Q., 1987. Genetic structure, gene flow and reproductive ecology in sand-dune populations of *Polygala vulgaris*. *Journal of Ecology*, 75, pp.259–276.
- Lengyel, S. et al., 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(1), pp.43–55.
- Lenoir, L. & Pihlgren, A., 2006. Effects of grazing and ant/beetle interaction on seed production in the legume *Vicia sepium* in a seminatural grassland. *Ecological Entomology*, 31(6), pp.601–607.
- Lubertazzi, D. et al., 2010. The ecology of a keystone seed disperser, the ant *Rhytidoponera violacea*. *Journal of insect science*, 10(158), p.158.
- Kovář et al., 2014. Ants and plant species diversity in the carst grasslands in: Maděra, P. et al., *Czech villages in Romanian Banat: landscape, nature, and culture*. Mendelova univerzita v Brně.
- Kovář P. (ed.), 2004. Natural Recovery of Human-Made Deposits in Landscape (Biotic Interactions and Ore/Ash-Slag Artificial Ecosystems). Academia, Praha.
- Marazzi, B. et al., 2012. Diversity and evolution of a trait mediating ant-plant interactions: insights from extrafloral nectaries in *Senna* (Leguminosae). *Annals of botany*, 111(6), pp.1263–75.
- Marazzi, B., Bronstein, J.L. & Koptur, S., 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of botany*, 111(6), pp.1243–50.
- Melo, Y., Machado, S.R. & Alves, M., 2010. Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163(1), pp.87–98.
- Meyer, G. A., 1993. A comparison of the impacts of leaf-and sap-feeding insects on growth and allocation of goldenrod. *Ecology*, pp. 1101-1116.

- Millán-Cañongo, C., Orona-Tamayo, D. & Heil, M., 2014. Phloem Sugar Flux and Jasmonic Acid-Responsive Cell Wall Invertase Control Extrafloral Nectar Secretion in *Ricinus communis*. *Journal of Chemical Ecology*, 40(7), pp.760–769.
- Mittler, T., 1958. Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin)(Homoptera, Aphididae). III. *The nitrogen economy*. *J Exp Bio*, pp.334–341.
- Nepi, M., 2014. Beyond nectar sweetness: The hidden ecological role of non-protein amino acids in nectar. *Journal of Ecology*, 102(1), pp.108–115.
- Ness, J. H., Morris, W. F., & Bronstein, J. L. (2009). For ant-protected plants, the best defense is a hungry offense. *Ecology*, 90(10), pp. 2823–2831.
- Ness, J.H., Morin, D.F. & Giladi, I., 2009. Uncommon specialization in a mutualism between a temperate herbaceous plant guild and an ant: Are *Aphaenogaster* ants keystone mutualists? *Oikos*, 118(12), pp.1793–1804.
- De Neves, F.S. et al., 2011. Tri-trophic level interactions affect host plant development and abundance of insect herbivores. *Arthropod-Plant Interactions*, 5(4), pp.351–357.
- O’Grady, a. et al., 2013. The seed bank in soil from the nests of grassland ants in a unique limestone grassland community in Ireland. *Ecological Engineering*, 61, pp.58–64.
- Ohkawara, K., 2005. Effect of timing of elaiosome removal on seed germination in the ant-dispersed plant, *Erythronium japonicum* (Liliaceae). *Plant Species Biology*, 20(2), pp.145–148.
- Ohnishi, Y. et al., 2008. Seasonally different modes of seed dispersal in the prostrate annual, *Chamaesyce maculata* (L.) Small (Euphorbiaceae), with multiple overlapping generations. *Ecological Research*, 23(2), pp.299–305.
- Ohnishi, Y.K., Katayama, N. & Suzuki, N., 2013. Differential dispersal of *Chamaesyce maculata* seeds by two ant species in Japan. *Plant Ecology*, 214(7), pp.907–915.
- Ohnishi, Y.K. & Suzuki, N., 2009. Preferential removal of non-injured seeds by an omnivorous ant, *Tetramorium tsushimae* Emery, in the seed dispersal of *Chamaesyce maculata* (L.) small. *Ecological Research*, 24(5), pp.1155–1160.
- Oliveira, P.S. & Leitao-Filho, H.F., 1987. Extrafloral Nectaries: Their Taxonomic Distribution and Abundance in the Woody Flora of Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, 19(2), pp.140–148.
- Oliver, T.H., Cook, J.M. & Leather, S.R., 2007. When are ant-attractant devices a worthwhile investment? *Vicia faba* extrafloral nectaries and *Lasius niger* ants. *Population Ecology*, 49(3), pp.265–273. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s10144-007-0044-6> [Accessed November 6, 2014].
- Oostermeijer, J.G.B., 1989. Myrmecochory in *Polygala vulgaris* L., *Luzula campestris* (L.) DC. and *Viola curtisii* Forster in a Dutch dune area. *Oecologia*, 78(3), pp.302–311.

- Peters, M., Oberrath, R. & Böhning-Gaese, K., 2003. Seed dispersal by ants: are seed preferences influenced by foraging strategies or historical constraints? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(6), pp.413–420.
- Pizo, M. a. & Oliveira, P.S., 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. *American Journal of Botany*, 85(5), pp.669–674.
- Puterka, G. J., Nicholson S. J. & Brown, M. J., 1992. Characterization of plant- damage caused by russian wheat aphid (Homoptera, Aphididae). *Journal of economic entomology* [online]. 1992, 85(5), pp. 2017–2022
- Retana, J., Picó, F.X. & Rodrigo, A., 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, 105(2), pp.377–385.
- Rios, R.S., Marquis, R.J. & Flunker, J.C., 2008. Population variation in plant traits associated with ant attraction and herbivory in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). *Oecologia*, 156(3), pp.577–588.
- Robinson, E.J.H., Holcombe, M. & Ratnieks, F.L.W., 2008. The organization of soil disposal by ants. *Animal Behaviour*, 75(4), pp.1389–1399.
- Ruhren, S. & Handel, S.N., 1999. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia*, 119(2), pp.227–230.
- Řehounek J., Řehouňková K. & Prach K. (eds.), 2010. Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi. Calla, České Budějovice.
- Salazar-Rojas, B. et al., 2012. Seed fate in the myrmecochorous Neotropical plant *Turnera ulmifolia* L., from plant to germination. *Acta Oecologica*, 40, pp.1–10.
- Savage, A.M. & Rudgers, J. a, 2013. Non-additive benefit or cost? Disentangling the indirect effects that occur when plants bearing extrafloral nectaries and honeydew-producing insects share exotic ant mutualists. *Annals of botany*, 111(6), pp.1295–307.
- Servigne, P. & Detrain, C., 2008. Ant-seed interactions: Combined effects of ant and plant species on seed removal patterns. *Insectes Sociaux*, 55(3), pp.220–230.
- Sheridan, S.L., Iversen, K.A. & 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(2), pp.149–159.
- Shukla, R.K. et al., 2013. Impact of abundant Pheidole ant species on soil nutrients in relation to the food biology of the species. *Applied Soil Ecology*, 71(SEPTEMBER 2013), pp.15–23.
- Stadler, B. & Dixon, a. F.G., 1999. Ant attendance in aphids: Why different degrees of myrmecophily? *Ecological Entomology*, 24(3), pp.363–369.

- Stadler, B. & Dixon, A., 2008. Extrafloral nectaries in: *Mutualism. Ants and their insect partners*. Cambridge University Press, pp. 167-171.
- Stadler, B. & Dixon, A.F.G., 2005. Ecology and Evolution of Aphid-Ant Interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), pp.345–372.
- Styrsky, J.D. & Eubanks, M.D., 2007. Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 274(1607), pp.151–164.
- Suzuki, N., Ogura, K. & Katayama, N., 2004. Efficiency of herbivore exclusion by ants attracted to aphids on the vetch *Vicia angustifolia* L. (Leguminosae). *Ecological Research*, 19(September 2003), pp.275–282.
- Tjallingii, W.F. & Esch, T.H., 1993. Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiological Entomology*, 18(3), pp.317–328.
- Viegi, L., Vangelisti, R. & Pacini, E., 2003. The achene pappi and elaiosomes of *Centaurea* L.: Dispersal and germination in some Italian species. *Israel Journal of Plant Sciences*, 51(1), pp.45–54.
- Vlasáková, B. et al., 2009. Ants accelerate succession from mountain grassland towards spruce forest. *Journal of Vegetation Science*, 20(4), pp.577–587.
- Vojtíšek P., 2012. Vztah mravenců k primární vegetační sukcesi na skládkách průmyslových odpadů. Ms. [Dipl. práce, Přírodovědecká fakulta UK, Praha]
- Wagner, D. & Kay, A., 2002. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. *Evolutionary Ecology Research*, 4(2), pp.293–305.
- Weber, M.G. & Keeler, K.H., 2013. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany*, 111(6), pp.1251–1261.
- Whitaker, M.R.L., Katayama, N. & Ohgushi, T., 2014. Plant-rhizobia interactions alter aphid honeydew composition. *Arthropod-Plant Interactions*, 8, pp.213–220.
- Wilson, E.O. & Hölldobler, B., 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(21), pp.7411–7414.
- Wolff, A. & Debussche, M., 1999. Ants as Seed Dispersers in a Mediterranean Old-Field Succession. *Oikos*, 84(3), pp.443–452.
- Youngsteadt, E. et al., 2008. Seed odor mediates an obligate ant-plant mutualism in Amazonian rainforests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(12), pp.4571–4575.

