

Šíření semen mravenci: evoluce vztahu?

Pavel Kovář

Sociální hmyz jako reprezentant vysoce vyvinuté a úspěšné suchozemské skupiny organismů může poskytovat odpovědi na řadu ekologických otázek. Tisíce rostlinných druhů jsou závislé na rozšiřování svých semen mravenci. Speciálními potravními lákadly a jinými adaptacemi je rostlina schopna způsobit, že hmyz odnáší její semena - aniž by je poškodil.

Transport a potravní lákadla

K tomu, aby zárodky svých příštích generací dostaly daleko do prostoru, potřebují rostliny často pomoc živočichů. Některá semena se snadno přidrží srsti savců nebo peří ptáků. Určité stromy či keře mají semena, jež zvířata požírající plody zkonsumují, a ona pak vyklíčí po průchodu zažívacím traktem. Obratlovci však nejsou jedinými živočichy, kteří semena šíří - důležití jsou také mravenci. Biologie začíná poznávat specializované mechanismy, které činí z mravenců hlavní sílu v rozšiřování rostlin po zemském povrchu. Takto distribuované rostliny se nalézají na nejrůznějších stanovištích všech kontinentů s výjimkou Antarktidy. Přes 3 000 druhů patřících do více než 60 čeledí kvetoucích rostlin je zatím známo svou příslušností do této skupiny a seznam dále narůstá. O stupni vzájemné výhodnosti vztahu mezi šířenou rostlinou a mravenci se stále diskutuje. Jak probíhá

přirozený výběr tohoto vztahu (předpokládaného mutualismu), jaké jsou jeho ekologické výhody?

Mravenci přemísťují vzkličeníschopná semena různým způsobem. První závisí na nedbalosti mravenců - uklízečů, kteří sbírají velké množství semen a transportují je do hnízd jako potravu. Některá ze semen jsou však ztracena cestou, jiná mohou být uschována do půdy a tam dělnicemi mravenců „zapomenuta“. Později vyklíčí a tak rostlina vyrostne na novém místě. Protože mravenci zkonsumují víc semen než ztratí nebo zapomenou, zdá se být tento způsob mnohem prospěšnější pro mravence než pro rostliny, jež při něm přicházejí o velkou část svých semen, takže jde spíše o kořistění než o mutualismus. Převládá hlavně v aridních - teplých a suchých oblastech.

Druhý způsob šíření rostlin je zcela odlišný a má daleko širší význam. Zahrnuje rostliny, které vytvářejí **elaiosóm** -

tučné a výživné tělísko připojené k semeni. Elaiosómy lákají mravence a ti odnášejí semena i s elaiosómy do hnízd. Kolonie pak elaiosómy konzumuje a semena zůstávají nepoškozena. Tento vztah nevystavuje semena ničení. Odtud plyne označení myrmekochorie - z řeckého „mravenec“ (myrmex) a „šíření“ (chore). Jeví se totiž jako pravý mutualismus, tzn. vztah prospěšný jak pro mravence - přenašeče semen, tak pro rostliny vytvářející elaiosómy.

Elaiosómy se v evoluci opakovaně objevily jako mravenčí lákadla u taxonomicky rozmanitých rostlinných skupin. Zpravidla pouze některé druhy uvnitř vyšších taxonomických jednotek mají za šířitele mravence. Např. ve velkém rodu ostrice (*Carex*) je pouze menší část druhů obdařena elaiosómy na semelech a šířena mravenci. Jiné druhy rodu se šíří vodou nebo s pomocí obratlovců. Tyto skutečnosti ilustrují, že není přímý vztah mezi šířením semen mravenci a příslušností rostlin do systému třídění. Podobně je tomu se závislostí myrmekochorie na typu vegetace - tato závislost je velmi volná. Rostliny se semeny opatřenými elaiosómy nalézáme jak ve vlhkých lesích Severní Ameriky a Evropy, tak v suchých křovinatých formacích východní Austrálie nebo v rostlinných společenstvech jižní Afriky.

Variabilita na obou stranách

Myrmekochorii poprvé systematicky studoval Johan Rutger Sernander, botanik ze švédské univerzity v Uppsale, který publikoval přehled evropských případů myrmekochorie v r. 1906. Jeho experimentální, kvantitativní přístup je pozoruhodný a jeho kniha dovozuje důležitost myrmekochorie u evropské vegetace. Sernander vedl dlouhou sérii terénních pokusů s mnoha rostlinnými druhy, aby ukázal, že tam, kde je nabídka velkého počtu semen, dávají mravenci přednost těm, jež jsou opatřena elaiosómy.

Ačkoli se poprvé myrmekochorie studovala v Evropě, botanikové brzy začali zkoumat také vegetaci na jiných kontinentech. Záhy byly dodány do seznamu myrmekochorních druhů severoamerické i jihoamerické rostliny. Právě tehdy se zjistilo, že to, co je v Evropě a v Severní Americe společné, je výskyt většiny myrmekochorních bylin ve vlhkých, opadavých lesích (Sernander byl první, kdo tuto koincidenci vypožoroval). Pak přišla ovšem na řadu Austrálie a jižní Afrika a zjištění, že ani tam není myrmekochorních rostlin málo. V r. 1975 Rolf Y. Berg z univerzity v Oslo zjistil, že asi 1 500 druhů australských rostlin patřících k 87 rodům se šíří pomocí mravenců. Jihoafrická vegetace nazývaná „fynbos“ také zahrnuje víc než 1 000 takových druhů. Dnes je ve značném rozvoji výzkum tropů, který registruje myrmekochorní byliny (jsou to zejména epifyty a liány) a zajisté podstatně rozšíří jejich soupis.

Taxonomická rozmanitost rostlin s elaiosómy odráží širokou variabilitu rostlinných pletiv, která se v evoluci modifikovala do tělísek pro mravence

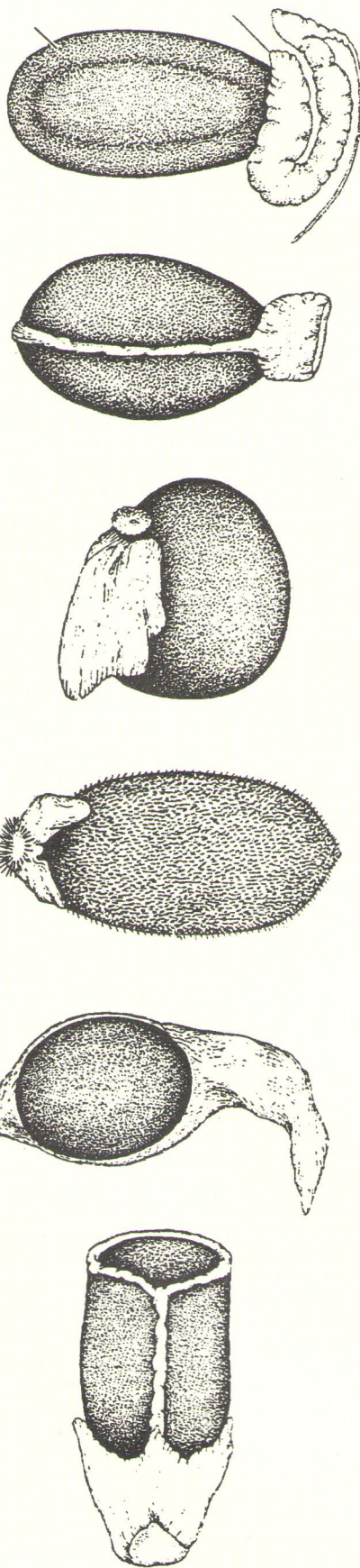
Hustota mravenišť může přesahovat několik desítek na 1 ar a představuje výrazné zvýšení heterogenity povrchu, což ovlivňuje změny ve vývoji vegetace na lokalitě



atraktivních. U některých druhů část pletiva na semenném obalu expandovala a přeměnila se v elaiosóm. Jindy, např. u devaterníků kvetoucích časně na jaře, je elaiosóm odvozen z části stěny vaječných obalů. A je řada dalších typů. Shrňme-li: různý původ elaiosómu je dobrým příkladem konvergentní evoluce, jež ukazuje struktury původně odlišných tvarů a funkcí přeměněné přírodním výběrem ke shodné ekologické roli. V případě elaiosómu byla původní rostlinná pletiva vyvinutá k ochraně zárodku proti fytofágnímu hmyzu nebo jinému ohrožení biochemicky a skladně změněna na potravu, jež láká mravence. Elaiosómy sestávají ze silně pozměněných buněk, které obsahují velké vakuoly nebo membránami oddělené oblasti naplněné bohatou směsí živin. A. Brsesinski z univerzity v Mnichově po prozkoumání velkého množství elaiosómu podal zprávu, že obsahují mnoho různých tuků, mastných kyselin a jiných živin, potřebných pro živočichy. Tyto skryté zásoby vyhledávají mravenci. Většina mravenců jsou všežravci, kteří požírají hmyz i jiné živočichy stejně tak jako části rostlin. Elaiosómy a jejich nositelská semena mohou napodobovat „kousek živočišné tkáně“ a přesvědčit tak mravence, aby je sebrali. Mohou také obsahovat jiné - biochemické atraktanty, které mravence vyprovokují ke sběru. Diana L. Marshallová z univerzity v Novém Mexiku identifikovala se spolupracovníky atraktant v elaiosómu evropské violky (*Viola odorata*) jako specifickou chemikálii nazvanou 1, 2 diolein, složku lipidu. Podobný lipid byl objeven u dvou australských keřů *Acacia myrtifolia* a *Tetratheca stenocarpa*. Konkrétní význam těchto chemických lákadel pro mravence sice není zcela jasný, ale jejich objev u myrmekochorních rostlin na různých místech světa naznačuje evoluční konvergenci.

Navíc myrmekochorní rostliny někdy vykazují další morfologické adaptace, které usnadňují rozmístění semen v blízkosti mravenčích pěšinek. U některých rostlin jsou podpůrná pletiva stonků a plodních stopek chabá, takže opory padnou, jakmile semena dozrají. To způsobuje, že semena se pak nacházejí blízko u země nebo na jejím povrchu, kde jsou snadno dostupná pro mravence jako potravu. U dalších rostlin působí morfologie jinak. Např. u ostřice *Carex umbellata* je kvetoucí stonek extrémně krátký a semena s přídatným pletivem jsou po dozrání nízko u země. Zůstávají tedy v dosahu mravenců během celého sezónního vývinu.

Mravenci, kteří sbírají semena myrmekochorních rostlin, jsou značně rozrůzněni v morfologických znacích, ukazujících na odlišné cesty evolučního vývoje. Mnoho jich je zřetelně přizpůsobeno na prvotně masožravý způsob obživy. Carol C. Horvitzová z univerzity v Miami ukázala, že v Mexiku mravenci transportující semena rostlin rodu *Catalpa*, náležejí k rodům *Odontomachus* a *Pachycondyla* s mocnými kusadly a s velkými mandibulami k uchopení kořisti. Tito mravenci nosí do hnízd semena velice aktivně, tam z nich odstraní elaiosómy a jimi krmí larvy. Možná, že chemikálie v elaiosómech mravence stimuluje stejně jako živočišná kořist.



Příklady semen s elaiosómy. Zastoupeny rody (shora): akácie (Acacia), violka (Viola), dymnivka (Corydalis), vítod (Polygala), bika (Luzula), hluchavka (Lamium). (Podle: S. N. Handel, A. J. Beattie, 1990)

Proměnlivost mravenčích přenašečů semen se projevuje i v jejich pestré taxonomické příslušnosti, která jde nezřídka ruku v ruce s geografickým rozšířením. Rody *Formica*, *Myrmica*

a *Apbaenogaster* jsou běžné v opadavých lesích Evropy a Severní Ameriky; druhy rodu *Rhytidoponera*, *Pheidole* a *Iridomyrmex* patří nerozlučně k vegetaci vřesovišť jihovýchodní Austrálie. I takoví sklízeči jako *Messor*, *Pogonomyrmex* a *Veromessor*, kteří náruživě semena požírají, se ukázali být za jistých podmínek jejich účinnými distributory.

Temperátní klimatický pás

Zůstaneme-li v našem - mírném - klimatu, zjistíme, jak tyto podmínky dokumentují fakt, že k usnadnění roznosu semen mohou myrmekochorní rostliny také měnit dobu, kdy jejich semena dozrávají. V mírném podnebí většina myrmekochorních rostlin nese semena a elaiosómy časně zjara. Různé druhy hmyzu, které jsou rovněž mravenčí potravou, mají početné populace teprve v létě. Rostliny vyvíjející elaiosómy na jaře se tedy nedostávají do konkurence s jiným druhem mravenčí potravy a semena jsou přenášena častěji než by tomu bylo v létě a na podzim (známými příklady jsou jatník nebo dymnivky). Zjistěte by se mohly zvažovat i další faktory podporující vysokou metabolickou aktivitu lesních bylin na jaře (např. dostatek světla před olistěním stromového patra). Pak by se výživové hospodaření mravenců jevílo pouze jako jedna z více adaptací.

Téměř na kterémkoli místě najdeme několik druhů mravenců a rostlina, která by se specializovala na lákání pouze jednoho z nich, by byla v nevýhodě. Z tisíců známých myrmekochorních rostlinných druhů ani jeden neukazuje závislost na jediném mravenčím druhu. Podobně není důkaz, že by kterýkoli druh mravence vyvinul zvýhodnění vazbou na zvláštní myrmekochorní rostlinu. Tato nespécializace ostře kontrastuje s druhovou specializací u jiných vztahů mezi hmyzem a rostlinami (např. v opylování).

Fenomén myrmekochorie je proto nejlépe popsán jako výsledek evoluce rostlin a nikoli jako koevoluce rostliny a hmyzu. Ve vztahu ke světu mravenců může být elaiosóm pouze jedním z více druhů zásobníků živin, který lze odnést do hnízda.

Proč právě mravenci...

Proč právě mravenci jsou mezi hmyzem tak osamocení coby šířitelé semen? Je mnoho jiných skupin hmyzu běžně přítomných na stanovištích s myrmekochorními rostlinami. Účinná distribuce semen však vyžaduje hmyz, který je dopravuje na významné vzdálenosti a přitom je nepoškodí. Pouze sociální hmyz, který nosí potravu do svých hnízd spíše, než by je konzumoval na místě nálezů, splňuje obě kritéria. Mravenčí dělnice typickým způsobem prozkoumávají prostor v okolí hnízda a přinášejí zpět zásoby krmiva pro larvy. Evoluce sociálního chování u mravenců je „předpříprava“ k tomu, aby se stali účinnými šířiteli semen.

Jsou ještě další předpoklady mravenců, které je zvýhodňují jako přenašeče semen. Patří mezi nejzastoupenější hmyz na většině biotopů. Krmí se na povrchu půdy po celou dlouhou vegetační sezónu. A když najdou nový po-



Mraveniště neustále odolává náporu vegetace brozící jeho poblením. Mravenci si to zčásti způsobují sami – zavlékáním semen do hnízda a jeho blízkého okolí (zcela nahoře). Okolí mraveniště může posloužit ke stolování veverkám a nesněžené semeno smrku využije toto zvýhodněné místo k ovládnutí prostoru pro budoucí les

travní zdroj, dají signály ostatním dělnicím, aby tam sbíraly, dokud je to možné. Mravenci dokonce přesouvají svá hnízda do míst, která jsou zvláště bohatá na potravu. Veškeré toto chování myrmekochorním rostlinám prospívá.

Protože se myrmekochorie vyskytuje na velmi odlišných stanovištích po celém světě, ekologové se trápili tím, zda mohou činit zobecnění o evolučních výhodách takových rostlin. Teprve v poslední době se prováděly série polních a laboratorních pokusů týkajících se toho, jak může atraktivnost se-

men pro mravenčí přenašeče zvyšovat přežívání a vitalitu rostlin.

Základní prospěch ze šíření semen mravenci je zvětšení pásma, v němž se rostlina vyskytuje. Mravence často pozorujeme, jak nosí semena v rozsahu jednoho či dvou metrů, ale také byla zjištěna vzdálenost 70 m. Mravenci tedy umožňují jinak nepohyblivým zeleným organismům kolonizovat nové plochy. Pro rostliny se tak snižuje riziko vyhynutí, protože lokální stano-
vištní změny k němu občas mohou přispět. Mravenci též zlepšují podmínky pro přežití semen tím, že je odnesou od rodičovské rostliny, jež je může zastíňovat a semenáčkům bránit v růstu. Nejen tato, ale i mezidruhová konkurence může být transportem semen snížena. Navíc – každý zahradník ví, jaké škody na semenáčcích nadělají ptáci, drobní hlodavci, slimáci a hlemýždi. Výzkum v různých částech světa ukazuje možnost, že semena zavle-

Za horkého letního dne pohyblivá masa mravenců Formica rufa překrývá povrch hnízdní homole, která skrývá mnohá tajemství z rostlinného světa (zcela nahoře). Jakmile zápoj dřevin přesáhne kopečky mraveniště, vymění se u nich světlo milné druhy mravenců i rostlin za stínomilné. Snímky P. Kováře

čená do mravenčích hnízd se vyhnula přinejmenším několika druhům požíračů semen. Zdá se tedy, že příčinou ztrát mezi semeny a semenáčky je ještě častěji predace (kořistění) než konkurence.

Šíření semen mravenci je důležitým modelem pro studium široké nabídky interakcí rostlina – živočich, a to těch, které se jeví jako asymetrické. Rostliny se přizpůsobily k interakci s mravenci: elaiosómy jsou nejvýznamnějším z adaptivních znaků, zatímco adaptace u mravenců jsou mnohem méně zjevné.