

Při dalších dvou návštěvách v rozmezí tří let jsme u Velhartic sice zkoumali kompostovou skládku s porostem hluchavek, avšak háčky uvedeného druhu bejlmorky se nám znovu najít nepodařilo.

Později jsme identifikovali háčky působené druhem *D. corniculata* na listu hluchavky na herbářové položce ve sbírce *Cecidotheca Dacica*, která je součástí velké kolekce hálek E. Baudyše uložené v depozitáři Moravského zemského muzea na zámku v Budišově. Háčku objevil M. Brandza u města Jasy v Rumunsku r. 1909. Kromě uvedených tří lokalit v Německu, Čechách a Rumunsku neznáme žádné další místo výskytu této bejlmorky v Evropě. Zatím nám jen zbývá některé tyto jevy zařadit do kategorie „příroda čarodějka“.

Případ bejlmorky máčkové

V posledních letech se některé druhy hmyzu, které mají svůj areál výskytu v jižní Evropě, postupně šíří severním směrem do střední Evropy, pravděpodobně vlivem

oteplení. Bejlmorka máčková (*Lasioptera eryngii*) je příkladem druhu, který ale projevuje opačnou tendenci. Její hostitelská rostlina – máčka ladní (*Eryngium campestre*) je rozšířena ve střední a jižní Evropě a patří k tzv. stepním běžcům, jejichž semena jsou roznášena větrem. U nás roste hlavně v teplejších oblastech od nížin až do pahorkatin. Larvy bejlmorky máčkové vytvářejí nápadné, až 5 cm dlouhé zduřeninny na stonku, řapících i květenstvích máčky. Uvnitř háčky je v rostlinném pletivu množství komůrek a každou obývá jedna oranžová larva. Stěny komůrky pokrývá houbové mycelium.

Bejlmorka máčková je způsobem života vázaná na svou hostitelskou rostlinu. Vyskytuje se na stepních stanovištích, která jsou pod značným civilizačním tlakem, často jsou zabírána rozpinající se výstavbou měst a vesnic. Na začátku 20. stol. tato bejlmorka žila i ve středních Čechách – v okolí Prahy (údolí Vltavy u Chuchle a Šárcecké údolí), koncem 20. stol. byly její hál-

ky zjištěny již jen na několika lokalitách jižní Moravy a na jižním Slovensku. Proto byl tento druh zařazen do červeného seznamu.

Když jsme v r. 2004 studovali bejlmorky ve Francii na březích řeky Loiry severovýchodně od Orleansu, našli jsme na asi 80 m širokém příbřežním pásu na písčitém podkladu kromě jiných rostlin i máčku stepní s hálkami bejlmorky *L. eryngii*. Zajímavé bylo, že jsme háčky pozorovali jen na máčkách rostoucích na cestě, a to v pruhu, kudy před nějakou dobou projel traktor. A jaké je vysvětlení? Traktor při průjezdu poškodil stonky, řapíky listů i květenství máčky. Poraněná místa přilákala samice bejlmorky, které do nich nakladly vajíčka. Vylíhlé larvy snadno pronikly do pletiv rostliny a způsobily vznik hálek. V tomto případě člověk svou činností ovlivnil populační hustotu tohoto druhu bejlmorky.

Pavel Kovář

Co a jak sdílejí mravenci s rostlinami – je myrmekofilie významná pro utváření ekosystémů?

Ekologická botanika se svými nároky na čas a prostor k pozorování a pokusům představuje mravenčí práci. Při studiu vztahů mezi rostlinami a mravenci doslova – jejich mnohost a složitost byly objevovány pomalu. Má to své důvody: ty nejvíce vyhraněné a kuriózní vzájemné adaptace bývají k nalezení většinou mimo mírnou klimatickou zónu, kde se však provádělo nejvíce studií. Historie také musela počkat na C. Linného a jeho klasifikační systém. Žádné zmínky o myrmekofytech, tedy rostlinách symbiotických s mravenci, ze starobylých textů nejsou známy. Pouze Bible a Talmud zmiňují mravence „sklízeče“ a doporučují je lidem k napodobení; o zrnožravých mravencích píše také Quintus Horatius Flaccus (*Satires*, I, I, 33). Rovněž chybějí fosilní nálezy, které by dokumentovaly ať už vyvinuté myrmekofyty anebo alespoň myrmekofilii u rostlin. Teprve ze středního eocénu v jižní Austrálii jsou popsány první doklady útvarů (akarodomatia), jež indikují symbiotický vztah rostlin a členovců – v tomto případě roztočů. Termín myrmekofilie má širší význam a vztahuje se na pozitivní vztahy mezi mravenci a členovci, houbami a rostlinami – tento text se týká především rostlin.

Jeden z prvních, kdo zaznamenal „nabídku obydlí“ ze strany rostlin vůči mravencům, byl Francisco Hernandez (1651), který poznal myrmekofilní akácie u Aztéků. Věřil však, že duté trny „rodí mravence“. Ještě dřívější, ale méně informativní je zmínka z tropické Ameriky (Marogravius 1648), ta konstatuje stálou přítomnost mravenců

v dutinách stromů rodu imbauba (*Cecropia*). V r. 1750 popsal německý botanik Georg Eberhard Rumphius epifytické rostliny z čeledi mořenovitých (*Rubiaceae*) v Indonésii a výslovně zmiňuje existenci mravenčích hnízd v jejich morfologicky uzpůsobených pletivech. Domnívá se, že mravenci u těchto rostlin „bez otce a mat-

ky“, tudíž bez semen, zajišťují sami rozmnožení rostliny (o tři čtvrtě století později byly odtud popsány rody *Hydnophytum* a *Myrmecodia*, aniž by se autor popisu W. Jack se zmíněnou kuriózní teorií ztotožnil). V dalším období věnovalo pozornost vztahům mezi mravenci a rostlinami množství autorů s méně nebo více korektními interpretacemi, ale je zjevné, že dobu ovlivňovaly panující filozofické teorie.

Teprve druhá polovina 19. stol. přinesla nárůst seriózního zájmu o tyto vztahy, nejspíš v souvislosti s výzkumy přírodovědců v Amazonii a tropické Asii. Objevily se poznatky typu, že mravenci pěstují houby na „kompostu“ vytvořeném z rozmělněných úkrojků listů, nebo že americké akácie lákají mravence k uhnízdění v připravených stonkových strukturách na speciální výživná tělíska rozmístěná na listech a ti pak na oplátku brání hostitelskou dřevinu před ničením herbivorními savci anebo jinými druhy mravenců (stříhači listů). Hlavním protagonistou v tomto poznávání byl T. Belt, který jako první vytvořil ucelenou teorii symbiomyzy mezi mravenci a rostlinami. Po něm byl také pojmenován výše zmíněný objev – Beltova tělíska. Symbiotickou teorii pak rozvíjeli další badatelé. F. Delpino (1880) hovoří o myrmekofilních funkcích v rostlinném světě, kdy jde, zhruba řečeno, o rozšíření účelové hnízdní nebo potravní nabídky ze strany rostlin na další „služby“ – např. mimokvětinní nektária. S rozšiřujícím se poznáním dalších vegetačních formací, ať už mangrovů na úrovni hladiny oceánu nebo třeba horských rašelinišť, se zjišťuje zvýšený výskyt myrmekofilních druhů v prostředí chudém na dusík, kam patří též jmenované typy vegetace. Mravenci transportem všemožných materiálů přispívají k lokálnímu obohacování zdrojů dusíku – nejen přenášením organického stavebního hnízdního materiálu, ale i semen bobovitých rostlin, které s pomocí kořenových symbiotických bakterií fixují vzdušný dusík.

Další explozí poznání v oblasti vztahů rostliny-mravenci přinesla druhá polovina 20. stol. Řada autorů sumarizovala klíčové



interakce do různého počtu kategorií, jako např. R. C. Buckley (1982):

- Kořistění rostlin mravenci: 1. sběrači semen; 2. sběrači (sklízeči) listů.

- Mutualismus: 1. mimokvětní nektária; 2. potravní tělíska (Beltova, Müllerova a další typy); 3. epifytická myrmekodia (připravené hnízdní útvary); 4. mravenčí zahrady (pěstování hub); 5. šíření semen (myrmekochorie); 6. opylování.

- Nepřímé vztahy: 1. vztahy mezi mravenci a jinými bezobratlými s vazbou na rostliny (např. mravenci – housenky modrásků, kteří jsou opylovači určitých druhů rostlin); 2. modifikace půdních vlastností.

Je zjevné, že se klasifikace nevyhne zjednodušení a nepřesnostem, protože z logiky věci vyplývá, že např. sběrači semen zároveň praktikují myrmekochorii nebo odlišně využívaných epifytů od „zahradních“ rostlin také nemůže být striktní (tab. 1).

O životě mravenčích komunit přinesl objemný soubor poznatků nestor sociobiologie americký zoolog z Harvardovy univerzity Edward O. Wilson – dosud žijící a písňící legenda, byť především 20. stol. Jeho díla Hmyzí společenství (1971), Sociobiologie: nová syntéza (1975) a Mravenci (1990, ve spoluautorství s B. Hölldoblerem) nebo do češtiny přeložená Cesta k mravencům (Academia, Praha 1997) pojednávají o adaptabilitě a plasticitě blízké příbuzných druhů poté, co dojde k jejich interakci v přírodě, o biologickém základu sociálního chování, o různých aspektech altruismu a jeho genetických souvislostech. V poslední zmíněné knize se věnuje i přehledu vztahů k rostlinám a houbám.

U nás jsou patrné pro veřejnost nejnapadnější, v lesnictví nejznámější, s ochranou přírody nejspjatější a vědecky nejprobadanější velcí mravenci z příbuzenské skupiny kolem druhu *Formica rufa* (obr. 6), český obvykle označovaného jako mravec lesní. Jejich nápadné kupy bývají roztroušené na pomezí lesního stínu a osvětlených pasek, nebo lemují pěšiny a cesty. Literatura se nejčastěji zabývá jejich rolí hubitelů hmyzích škůdců a vlivem podmínek, které pro jejich existenci nastavuje hospodaření v lese.

Ne tak dlouhou tradici má výzkum heterogenního prostředí krajinné mozaiky se zastoupením bezlesých ploch; ať už luk a pastvin s ostrůvky dřevinné zeleně, kde les byl původní formací, nebo čistě antropogenních ploch, zarůstajících keří a stromy nesyadno a pomalu. Na stránkách Živy řada autorů psala o různých aspektech biologie mravenců, s důrazem na jejich vztah k rostlinám nebo na jejich ekologické funkce v právě zmíněných typech prostředí, např. M. Studnička (Živa 1999, 5: 208–211 a 6: 259–262), autor tohoto článku (Živa 1995, 1: 9–11 a 2: 64–66) nebo I. Jarešová (Živa 2001, 4: 185–186).

Mravenci a vegetace

Zkoumání pastvin a procesů jejich dalšího vývoje, jež začalo v r. 1979 založením dlouhodobě sledovaných studijních ploch v hřebenových partiích Slovenského rudohoria, poblíž kóty Obrubovanec, a doznívalo po r. 2000 za účasti kolektivních studentských cvičení v terénu, vzniku diplomových i dizertačních prací na Přírodovědecké fakultě UK v Praze a publikací v tisku, bylo rovněž zmíněno v Živě (1995, 1 a 2). Přestože šlo o typicky více-druhové biotopy co do výskytu mravenců (na počátku byla ve sledovaném okrsku zjištěna více než desítky druhů), hlavní roli tu hrál dominantní mravec žlutý (*Lasius flavus*, obr. 3). Hned další v pořadí četnosti výskytu hnízdních kup byl drobný mravec drnový (*Tetramorium caespitum*, obr. 5) a teprve se značným odstupem mravec lesní. Jeho starší hnízda s velkými počty mobilních dělnic však vyžadují značné potravní teritorium a „přetlačování“ v dosahu s mraveništi stejného druhu i druhů ostatních znamená stále ustavování rovnováhy v hustotě hnízd, jakkoli ekologické niky zmíněných mravenců nejsou identické. Do rovnováhy zasahují

1–6 Dělnice druhů sledovaných míst (blíže v textu): 1 – mravec *Formica cunicularia*; 2 – *F. rufibarbis*; 3 – m. žlutý (*Lasius flavus*); 4 – m. obecný (*L. niger*); 5 – m. drnový (*Tetramorium caespitum*); 6 – m. lesní (*F. rufa*). Foto V. Suralová (1–5) a P. Kovář (6)

7 Stav pastviny s mraveništi zarůstající lesem ve Slovenskom rudohorí v letech 1981, 1988 a 1995 (zleva) – polygony odvozené pro hnízda mravce žlutého (zelená barva), m. drnového (červená) a mravce rodu *Formica* (modrá). Kombinovaná mravenišť rodů *Lasius* a *Tetramorium* jsou vyznačena žlutě. Zbýlá jsou opuštěna. Tmavě zelená představuje expandující smrky; rozměr čtverců 30 × 30 m. Podle: P. Ponížil a kol. (2003)

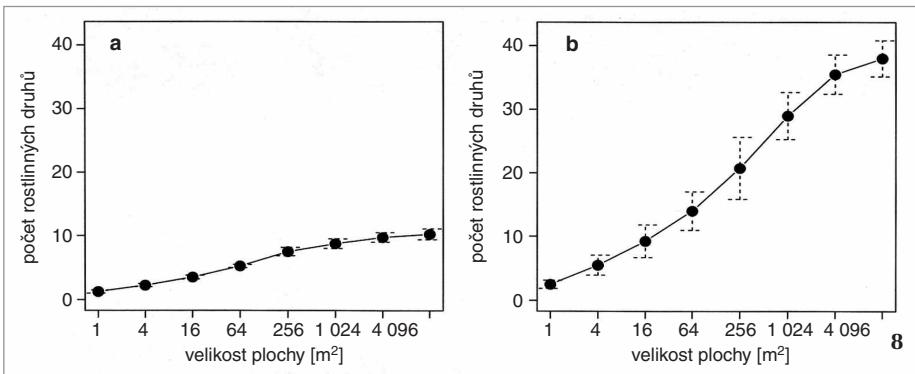
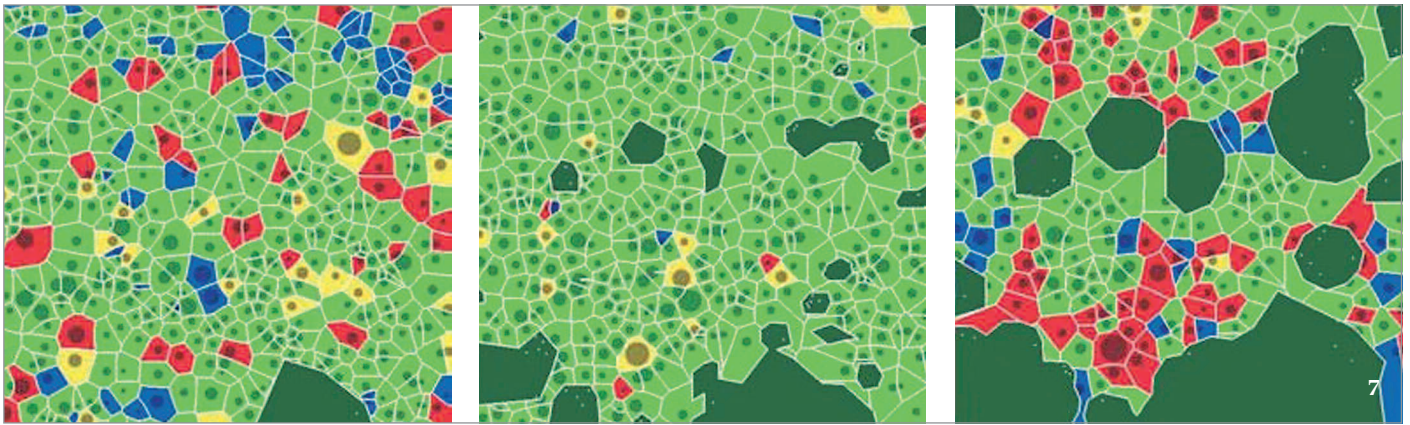
8 Závislost počtu druhů rostlin na zvětšující se odkalištní ploše bez mravenišť (a) a s mraveništi (b) kreslí typické S-křivky. Nárůst je ovšem výrazně strmější na odkalištní ploše s přítomností mravenčích hnízd. Orig. P. Vojtíšek

změny vnějšího prostředí – podílí se na nich jak lidská činnost (pastva, seč, lesnické praktiky v okolí), tak spontánní procesy (vlivy větších živočichů, kolonizace hnízd bylinami, uchycování a stínění okolí semenáčky dřevin).

Stupeň pravidelného narušování (disturbance) pastvou se promítá do „obratu“ v hnízdní dynamice mravenčích obyvatel pastviny. Samozřejmě to závisí na počtu kusů zvířat pasených na ploše, ale hlavně na jejich druhu: ovce ve srovnání s hovězím dobytčím obecně narušují povrch méně a jsou menším zdrojem živin prostřednictvím exkrementů. Na obr. 7 barevně odlišená hnízda mravenců podle druhů ukazují změny v početních proporcích. Kontinuita pastvy ovcí mezi prvním a druhým časovým řezem (sedmiletý odstup)

Tab. 1 Relativní význam vztahů v systému mravenci-rostliny. Podle: B. Hocking (1975)

| | Útočiště | Potrava | Transport | Reprodukce |
|-----------------------|----------|---------|-----------|------------|
| rostliny pro mravence | +++ | +++ | – | – |
| mravenci pro rostliny | +++ | + | + | + |



stabilizuje dominanci mravence žlutého, zatímco mezi druhým a třetím záznamem změna hospodaření, a sice na pastvu krav, umožnila vznik nových hnízd mravence drnového a různých druhů rodu *Formica*. Těžký dobytek ničí mravenčí kupky rozdupáváním a vytrháváním rostlin na nich – přičemž v nově navršené struktuře hnízdní zeminy s homogenní texturou rostou rychle a dobře klonální typy rostlin, jako jsou např. výběžkaté trávy, mimo jiné psineček obecný (*Agrostis capillaris*). Takže vytržení jejich propojených ramet (odnoží, které se později přerouší a vegetativně vzniklé dceřiné rostliny se osamostatní) poškození kupky násobí. Při masivnější destrukci bývá hnízdo zlikvidováno, čímž se však otevře na obnažené půdě bez zapojené vegetace nový prostor k následnému vzniku i několika nových hnízd po letním vyvojení mladých královen. Po tomto novém začátku dochází opět k ředění hnízd vlivem konkurenčních, predačních nebo sukcesních efektů.

V obr. 7 byly pro každé mravenčí hnízdo se zaznamenanou metrikou (vybrané parametry, jako souřadnice umístění nebo rozměry hnízdní kupy) odvozeny pomocí algoritmu buňky, zpravidla ve tvaru polygonů, vymezující „přirozený“ volný prostor k dalšímu růstu. Přitom je bráno v potaz celkové rozmístění hnízd ve vzájemných vzdálenostech, náhodnost, resp. stupeň nezávislosti výskytu a mezidruhové interakce v uspořádání hnízd. Nejviditelnějším zjištěním je preference hnízda daného druhu mít za souseda hnízdo stejného druhu (pozitivní vazba), a to bez ohledu na zásah zvnějšku, který může změnit proporční zastoupení hnízd jednotlivých druhů.

Přímé a nepřímé interakce s rostlinami
Terikolní (zemní) mravenci ovlivňují rozmístění rostlin a jejich seskupení buď přímo přenašením semen coby zdroje potravy

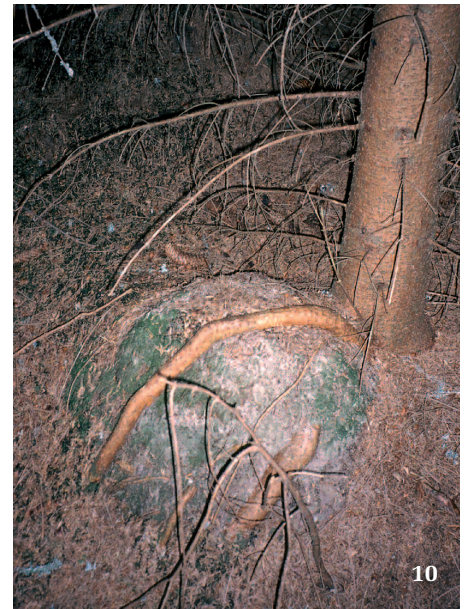
(se zvýrazněnou lákavostí, pokud nabízejí přídatná výživná tělíska elaiozomy neboli „masička“) a také jako stavebního materiálu, anebo nepřímo. U druhu jako mravenec žlutý, dominantního na sledovaných pastvinách, je už na první pohled nápadná jeho aktivita mířící spíše do podzemí. Samotné dělnice nebývají na povrchu vidět často a jejich způsob pohybu a světlé zbarvení napovídají o převážném trávení času v temných zákruťkách v zemi. Vegetaci z velké míry ovlivňují nepřímo svou půdotvornou činností. Všichni mravenčí stavitelé zemních hnízd přemísťují značné objemy určitých frakcí zeminy a také organického materiálu (listového opadu, úlomků větviček a tlejícího dřeva, jehličí nebo i nerozložených zbytků živočišného původu). Spíše menší velikostní frakci minerálních částic stěhují k povrchu na stavbu své kupy. Vše probíhá v relaci k jejich vlastní velikosti – drobný mravenec drnový má texturu svých malých kup jinou (s převažujícími jílovými částicemi, na něž se vážou půdní báze, takže i v kyselém prostředí tu najdeme vyšší obsah např. uhličitanu vápenatého a zvýšené pH) než „těžká váha“ rodu *Formica* (jehož druhy často míší minerální podíl půdy s jehličím, které posléze okyseluje při svém rozkladu svrchní vrstvy půdního profilu).

Legitimní je otázka, zda nastávají půdní změny následkem toho, že mravenci nejdříve vyhledají plochy podle nějakého primárně zvýhodňujícího parametru (např. zvýšeného obsahu živin) a tam pak začnou stavět hnízda a dál přetvářet prostředí, anebo zda jsou modifikace půdy od počátku důsledkem činnosti náhodně se usídlivších mravenců, stavby hnízd a hromadění potravy v jejich struktuře. Studie na pastvinách podporují druhou hypotézu. Rozdíl mezi fyzikálními i chemickými vlastnostmi substrátu hnízd mravence žlutého a kontrolními plochami v okolí je značný a konstantní. Dalším potvrzením aktivního pře-

tváření půdních parametrů v obývaných mraveništech je skutečnost, že jakmile jsou opuštěna, vlastnosti „mrtvého“ hnízda se vracejí k těm, které panují v blízkosti.

O tom, v jakém směru působí mravenčí aktivita uvnitř hnízdního prostoru ve srovnání s okolním trávníkem, svědčí mimo jiné rozdíly v růstových parametrech rostlin vyskytujících se na obou mikrostanovištích. Např. klonální tráva psineček obecný tvoří větší celkovou podzemní biomasu (tzn. biomasu kořenů a oddenků) na kontrolních plochách v pastvině než na hnízdech mravenců, kam proniká svými oddenkovými výběžky. Přitom biomasa oddenků je na obou mikrostanovištích stejná, takže v okolí mravenišť rostliny mají vyšší poměr biomasy kořenů k oddenkům. Podstatný rozdíl pozorujeme v architektuře podzemních orgánů: v kupovitých hnízdech mravenců byly oddenky psinečku tenčí a větvy se častěji než v zapojeném trávníku, ve vertikálním profilu byly oddenky i kořeny rozmístěny rovnoměrněji. Souvisí to s distribucí hodnot půdních proměnných na profilu aktivního mraveniště, které představuje v mnoha ohledech více homogenizované prostředí ve srovnání s průřezem pastviny. Lze zmínit vyšší koncentraci fosforu vysvětlitelnou větším hromaděním potravy v hnízdech a rychlejším rozkladem organických látek za stabilnějších teplotních a vlhkostních poměrů, jež mravenci vedou regulovat. Zajímavý je třeba zvýšený obsah draslíku, odvozovaný od přítomnosti medovice kořenových mšic, které si mravenec žlutý udržuje jako zdroj cukrů (podobně jako jiné druhy mravenců z nadzemní sféry „chovají“ na výhonech větvi a v listoví jiné druhy mšic). V době zvýšených nároků při vyživování larev a kulek pohlavní generace „obětují“ dospělci značné množství kořenových mšic k přímé „porážce“. Efekt tvorby nových míst uprostřed dosavadního vegetačního krytu a jejich postupné stěhování v prostoru (opuštění, vznik a růst mladých hnízd) porost diferencuje, neboť stanovištní nabídka zvýhodňuje a selektuje určité funkční typy rostlin (např. světlo milné – heliofilní nízkovzrůstné životní formy na temnech kopečkách, jimž by konkurence v hustě zapojeném porostu neumožnila rozvoj).

Bioturbace, tedy dynamika zemního profilu provázející vývoj půdy a působená především organismy vázanými na půdu, kde mravenci zaujímají důležité místo, je mimořádně významným činitelem ve vývoji přírody.



Mravenci a krajinný rozměr

Pokud se v popsaných podmínkách pokusíme rekonstruovat vývoj na plochách s nestejně starými sukcesními stadii vegetace, od bylinných až po staré lesní porosty, a využijeme nejrůznější detekční metody k odhalení dávno zaniklých mravenčích kup, lze zjistit dosti těsné vazby. V uvedeném časovém sledu není příliš překvapující pokles druhové diverzity rostlin – úbytek druhů typických pro travinná společenstva a nárůst bylin tolerantních stín až stínomilných. Rychlost, s jakou ke střídání rostlinných dominant dochází, je přímo ovlivněna frekvencí mravenčích hnízdních kup: počet semenáčů hlavní lesní dřeviny – smrku, jako lesní komponenty zvýhodněné zdejšími klimatem, je řádově vyšší právě na mravenišťích ve srovnání s okolím (obr. 11). Kupy fungují jako nerovnosti zdršňující povrch, kde dochází ke snadnějšímu zachycení smrkových semen, což ještě umocňuje využívání těchto „stolových minihor“ zrnozravými (granivorními) šířiteli (např. veverkami) k rozbití šišek (obr. 12). Jejich zbytková část tu pak může vyklíčit. Navíc uchycené semenáče zde rostou rychleji – ocitly se mimo konkurenci s rostlinami v zapojeném porostu a ve zvýhodnění vylepšenými substrátovými poměry. Interakce mezi mravenci a rostlinami pokročilejších fází sukcese je obousměrná: zatímco podpůrná (facilitační) role hnízdních kup ve prospěch sukcese je jedním aspektem, zastínění rostoucími semenáči dřevin favorizovanými v heterogenním stanovištním komplexu naopak mravence tísní a nutí je měnit tvar hnízd (více než 300 dlouhodobě sledovaných a proměřovaných hnízdních kup ukázalo, že zatímco v mladších stadiích sukcese se jejich parametry tolik nemění, s narůstajícím zastíňováním zvětšují objem a výšku). Při kompletním stromovém zápoji jsou již hnízda opuštěná (případně osídlena na přechodné období vlhkomilnými druhy mravenců, např. rodu *Myrmica*) a v závěrečných sukcesních stadiích obtížně zjistitelná. Prokazatelně však má většina starších věkových kohort smrku těsnou vazbu na někdejší přítomnost mravenišť. Získaná data vypovídají o tom, že

na pastvinách bez mravenčích kup (za jinak shodných podmínek) odrostla pouze třetina smrkových semenáčů ve srovnání s pastvinami, kde byli mravenci se svou stavební činností přítomni. Na velkém měřítku tak mravenci působí jako krajinnotvorný činitel podporující vývoj vegetačního krytu ovlivněného člověkem zpět ke klimaxovým společenstvům.

Ekoinženýři v obnově poškozených stanovišť

Průmyslové odpadní skládky znamenají výzvu a nabídku zároveň – ve smyslu výzkumného objektu, který představuje „nechtěně připravený“ terénní experiment k testování způsobů, jimiž si příroda znovuovojí do ní uměle vložený, zčásti nebo zcela cizorodý prvek. Např. opuštěná odkaliště strusko-popílkových nebo rudních materiálů nám umožňují sledovat spontánní procesy provázející primární sukces, na kterou ve zkulturněné krajině jinak příliš často nenarazíme. V Živé jsme se v rámci tohoto tématu jen velmi letmo dotkli role mravenčích kolonizátorů ekologicky extrémních biotopů (viz 2009, 3: 116–119). Podrobněji své pokusy s roznošením semen pionýrskými druhy mravenců na nerekulturněné odkališti popsala již zmíněná I. Jarešová (Živa 2001, 4). Údaje pocházejí z přelomu století, kdy pomalu probíhající vegetační sukcese v zasoleném prostředí přesyceném těžkými kovy, za pulzujících krajních hodnot pH od 3 do 8 v rámci jedné sezony manifestovala druhově chudé porosty stres-tolerantních rostlin, jako jsou třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*), rákos obecný (*Phragmites australis*), zblochanec oddálený (*Puccinellia distans*), topol osika (*Populus tremula*) nebo bříza bělokorá (*Betula pendula*) – obě dřeviny v semenáčích. V té době se na odvodněném plató úložiště začali usazovat první mravenci: mravenec drnový, m. obecný (*Lasius niger*, obr. 4), *Formica cunicularia* (obr. 1) nebo *F. rufibarbis* (obr. 2), každý rod jiné velikostní kategorie. Předpokládaná myrmekochorie (přenos rostlinných semen vzdálenostně dostupných při hranici odkalištní plochy) byla testována pokusnou nabídkou sortimentu semen těch rostlin, které měli mravenci

9 Horské pastviny bývají hustě pokryty hnízdními kupami mravenců nejen ve středoevropských pohořích, ale třeba i na Pyrenejském poloostrově. Španělská strana Pyrenejí

10 Dosud dobře patrný tvar mravenčí kupy, která zhruba před 20 lety pomohla uchycení semenáče smrku. Slovenské rudohorie

11 Mravenišťe představují v mikroreliefu zdrsnění povrchu pastviny, kde se snadněji zachytí semena dřevin, která zde mají příhodnější podmínky k vyklíčení a uchycení. Slovenské rudohorie

12 Vypouklý tvar hnízdní kupy je výhodný pro konzumenty smrkových šišek, např. veverk. Vždy zůstanou semena, která na stanovišti bez konkurence většího počtu jiných rostlin dobře vyklíčí.

13 Nerovný povrch pastviny pomáhá vytvářet sukcesní mozaiku urychlující vznik lesního zápoje a přeměnu pastviny v dřevinný porost. Slovenské rudohorie

14 Nástroje usnadňující dlouhodobý výzkum pokusných ploch s mravenci: detektory kovu k vyhledání mezníků čtverců nebo hliníkových plíšků s čísly značených mravenišť

15 Speciálně vyrobená krmítka k pokusnému nabízení sortimentu semen mravencům sestávají ze dvou částí: spodní úložné plochy po zapíchnutí osy do podkladu a svrchní příklopitě k ochraně proti větru. Foto I. Zentsová Jarešová

16 Zvýšený počet semenáčků drobnokvětých vikví (*Vicia hirsuta*, *V. tetrasperma*) v bezprostřední blízkosti hnízda mravence drnového poskytuje důkaz o vlivu přenášení semen mravenci na kolonizaci substrátu odkaliště rostlinami. Chvaletice. Snímky P. Kováře, pokud není uvedeno jinak

17 V pokročilejším stadiu vegetační sukcese se na opuštěném odkališti začínají objevovat stavitelé kup – velcí mravenci travní (*Formica pratensis*). Chvaletice. Foto P. Vojtíšek

v okolí k dispozici (obr. 15). V závislosti na pokročilosti vegetační sezony skutečně semena odnášeli do hnízd a jevíli vzájemně rozdíly v jejich preferenci. Nejeftivnější



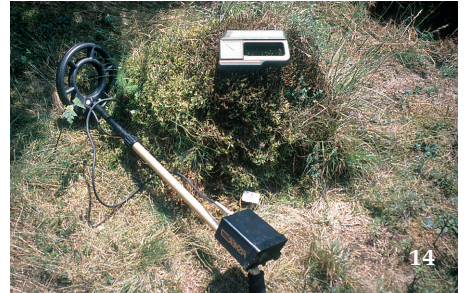
11



12



13



14



15



16



17

byl roznoš drobnosemenných jednoletých vikví – vikve chlupaté (*Vicia hirsuta*) a v. čtyřsemenné (*V. tetrasperma*), jejichž semenáčky se hojně vyskytovaly v bezprostředním okolí hnízd, zejména mravence drnového (obr. 16). Během několika málo let tyto jednoletky doslova zaplavily povrch odkaliště.

Po více než jedné dekádě se sukcese posunula a dnes můžeme na stejných místech najít porosty zmíněných pionýrských dřevin s příměsí vrb, ale i semenáčů borovice lesní (*Pinus sylvestris*) nebo dubu letního (*Quercus robur*). Stále však porost zůstává mozaikou s plochami dřevinného patra až 5 m vysokého, s místy charakteru křovin, nebo s bylinnou vegetací a s plochami zcela holými, kde se v době letního přísušku (vysychání půdy) objevují výkvěty tří z manganorudního podkladu. Na některých částech odkaliště se mraveniště vyskytují jen sporadicky nebo vůbec, podobně jako v době pokusů I. Jarešové, jinde kolonizace pokračovala a hustota mravenčích hnízd vzrostla, jen proporce mezi zastoupením těchto druhů se změnila (s tím, jak ubylo otevřených ploch, zmen-

šil se životní prostor např. pro drobného mravence drnového). Přibyly také druhy nové. Přestože lze dříve registrované druhy *F. cunicularia* a *F. rufibarbis* na odkališti i po časovém odstupu zaznamenat, jejich dominance za iniciálních stadií kolonizace skončila. Pravděpodobně svými hnízdy posloužily v dalším osídlování svým příbuzným, kteří bývají dočasně parazitující (mravenec loupeživý – *F. sanguinea*, m. trávni – *F. pratensis*), což znamená, že jejich královna zakládající hnízdo usmrtí královnu původního druhu, jehož hnízdo objeví, a využije stávající dělnice k výchově nové generace druhu vlastního. Po přechodnou dobu je osazenstvo takto vznikajícího mraveniště smíšené, až se postupně zcela obmění a homogenizuje ve prospěch nového kolonizátora. Dál už žije neparazitickým způsobem. O složitostech sociálních vztahů u mravenců si v našem časopise můžete přečíst v článku P. Pecha (Živa 2008, 6: 271–273).

V zopakovaných nabídkových pokusech se semeny (po zhruba 10 letech probíhající vegetační sukcese) se v zásadě potvrdil apetit jednotlivých druhů mravenců.

U velkých druhů se prokázala také jejich schopnost odlišit semena dřevin, která dělnice mravence trávniho odnášely opačným směrem (od hnízdní kupy) než semena bylin. Vzdálenost odnosu byla 6–10 m od hnízda – patrně s cílem bránit zarůstání kupy šípovou růží nebo akátem. Konstrukce hnízda je u posledně jmenovaného druhu mravence typická – má konvexní, tedy vypouklý tvar, což dovoluje dosažené stadium sukcese se stínícím dřevinným patrem nad povrchem odkaliště. Dřeviny zabraňují extrémnímu přehřívání (v létě až kolem 50 °C). Fakt extrémních teplot a sucha v konkurenci při osídlování favorizoval druhy adaptované budováním hnízdních dutin do hloubky. Ve stadiu, kdy je povrch substrátu alespoň místně kryt vrstvou rostlinného opadu a mírně stíněn větrovým, změní se termoregulační poměry a tvar hnízdní kupy nabývá při odchovu pohlavní generace na významu. Podrobnější popis funkčních mechanismů najdete v článku J. Frouze a kol. (Živa 2000, 5: 222–223) – větší podíl suchého organického materiálu užitého ke stavbě hnízda zajišťuje dobrou izolační schopnost a kombinuje se s příkonem metabolického tepla samotných mravenců anebo tepla vzniklého rozkladnou činností mikrobů. Za současného stavu vlhkosti zadržované porostem začínají být ztráty tepla při jejím zvýšení nežádoucí.

Z příkladů terénních studií lze usoudit, že přítomnost mravenců v roli ekoingenýrů v různých typech prostředí může představovat významnou zpětnou vazbu k podmínkám, jež zajišťují úspěch ve vývoji ekosystémů. Spojitost diverzity rostlin a vegetační dynamiky s přítomností více druhů mravenců je takovou ukázkou.

Výběr témat umožnily grantové projekty GA ČR 526/06/0818 a 526/02/0651, FRVŠ MŠMT F-1699/1999 a G-1880/2000, GA UK 125/2000, MSM 003 1300042 a MSM 002 1620828. V článku byly využity poznatky publikované ve vědeckém tisku s dalšími spoluautory, nebo zveřejněné jimi samotnými: M. Březnová, P. Dostál, T. Herben, M. Kovářová, V. Kozlíčková, T. Kyncl, J. Raabová, J. Rothanzl, B. Vlasáková, P. Vojtíšek a I. Zentsová Jarešová.