

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



## **Potravní chování mravenců *Formica lugubris***

**Bc. Nina Kuncová**

Diplomová práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Mgr. v oboru

Ekologie a ochrana životního prostředí

**Vedoucí práce: RNDr. Mgr. Ivan Hadrián Tuf, Ph.D.**

**Konzultanti: RNDr. Klára Bezděčková, Ph.D., Pavel Bezděčka**

Olomouc 2017



Kuncová N. (2017): Potravní chování mravenců *Formica lugubris*. Diplomová práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci. 33 s., v češtině

## Abstrakt

V rámci této diplomové práce jsem se zaměřila na potravní chování mravenců *Formica lugubris*. Shrnuji známé údaje o dynamice početnosti, potravní biologii a teritorialitě u mravenců (Hymenoptera: Formicidae) obecně. Cílem diplomové práce bylo prostudovat potravní areál mravence *F. lugubris*, zjistit rozdíly v potravním chování v různých obdobích roku a porovnat potravní teritorium u hnízd osamocených a u hnízd situovaných v blízkosti cizích konspecifických hnízd. Výzkum probíhal v terénu na lokalitě Kamenný vrch v CHKO Žďárské vrchy, za použití návnad s cukernou rostlinnou složkou (med) a živočišnou bílkovinnou složkou (tuňák). Návnady byly rozmístěny na pomyslné kružnici v půlkruhu od cesty, u které se hnízdo nacházelo, v příslušných směrech (dle orientace hnízda vůči cestě to bylo půlkruh ze směrů sever, severovýchod, východ, jihovýchod, jih, jihozápad, západ, severozápad). Návnady byly umístěny vždy ve vzdálenosti tři, šest a devět metrů od hnízda. U hnízd situovaných v blízkosti jiného konspecifického hnízda byl použit test agresivity pro ověření nepříbuznosti hnízd, s tím, že všechny dvojice hnízd tvořila hnízda nepříbuzná, jejichž dělnice se navzájem napadaly. Celkem jsem provedla měření u osmnácti hnízd, přičemž deset z nich bylo solitérních, zbylých osm tvořily čtyři dvojice cizích hnízd. Měření probíhalo v červnu, srpnu a září. Výsledky mých experimentů ukazují, že mravenci druhu *F. lugubris* v CHKO Žďárské vrchy preferovali ve sledovaném období živočišnou složku před složkou rostlinnou. Rozdíl ve tvaru potravního teritoria byl významný u samostatných hnízd a u hnízd, která byla v blízkosti jiného hnízda. Mravenci z obou hnízd se vyhýbali prostoru mezi těmito hnízdy. Během sezóny se tvar teritoria jednotlivých hnízd příliš neměnil, přestože počet mravenců na návnadách byl v srpnu a září nižší.

Klíčová slova: *Formica lugubris*, Žďárské vrchy, potravní biologie, teritorialita, Česká republika

Kuncová N. (2017): Food behaviour of *Formica lugubris* ant. Master's thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University Olomouc. 33 pp., in Czech

## Abstract

In the framework of my thesis I focused on the behaviour of ants *Formica lugubris* Zetterstedt, 1840. I also summarize the known data on the dynamics of abundance, nutritional biology and territoriality of ants (Hymenoptera: Formicidae) in general. The aims of my thesis were to study the food territory of ants *F. lugubris*, to describe the differences in food behaviour at different parts of the year and to compare the food territory of solitary nests and nests situated near of alien con-specific nests. The study was carried out in the field, in the locality Kamenný vrch, Žďárské vrchy Protected Landscape Area (PLA), the Czech Republic, using the baits with a sugar plant component (honey) and animal protein component (tuna). The baits were placed on an imaginary halfcircle determined by road on five directions (depending on situation towards the north, northeast, east, southeast, south, southwest, west and northwest). Baits were placed in distance from nest of three, six and nine meters. For nests situated near another conspecific nest, an aggressive test was used to verify their non-relativeness (all pair of nests were not related). In total, eighteen nests were studied, ten of which were solitary and eight were arranged to four couples. The observations were conducted in June, August and September. The results of my experiments show that *F. lugubris* in the Žďárské vrchy PLA preferred in the monitored period the animal component as a food. Solitary nests and nests near another alien nest significantly differed in food territory shape, in neighbouring nests ants avoided space between nests. The shape of the food territory of individual nests did not change during the season, although number of ants on baits decreased during study period significantly.

Keywords: *Formica lugubris*, Žďárské vrchy, nutritional biology, territoriality, Czech Republic

Prohlašuji, že jsem zadanou diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením dr. Ivana H. Tufa, s konzultacemi dr. Kláry Bezděčkové a Pavla Bezděčky a citovala jsem veškerou použitou literaturu.

V Olomouci 12. května 2017

## Obsah

Seznam obrázků .....	vii
Seznam tabulek .....	vii
Úvod.....	1
Literární přehled.....	2
Dynamika početnosti .....	2
Potravní biologie .....	3
Teritorialita .....	5
Rod <i>Formica</i> Linnaeus, 1758.....	8
Charakteristika území.....	10
Metodika .....	13
Výsledky .....	15
Diskuze.....	22
Závěr .....	26
Literatura .....	27
Přílohy .....	34

## Seznam obrázků

Obr. 1 - mapka studovaného území v rámci CHKO Žďárské vrchy.....	12
Obr. 2 - počet jedinců <i>F. lugubris</i> na návnadách za celé období výzkumu .....	16
Obr. 3 - průměrné počty jedinců <i>F. lugubris</i> na návnadách u samostatných hnízd (1) a u skupin hnízd (0).....	16
Obr. 4 - průměrné počty jedinců <i>F. lugubris</i> na návnadách v různých měsících pozorování (červen, srpen, září) .....	17
Obr. 5 - počty jedinců <i>F. lugubris</i> na návnadách v různých směrech od hnízda, 0 = sever, 6 = červen, 8 = srpen, 9 = září.....	17
Obr. 7 - rozdíl počtu jedinců <i>F. lugubris</i> na návnadách u samostatných hnízd (1) a skupin hnízd (0) v různých vzdálenostech od hnízda (3, 6 a 9 metrů) .....	18
Obr. 6 - počet jedinců <i>F. lugubris</i> na návnadách v různých vzdálenostech od hnízda (3, 6 a 9 metrů) .....	18
Obr. 8 - rozdíl počtu jedinců <i>F. lugubris</i> na návnadách u samostatných hnízd (1) a u skupin hnízd (0) v různých směrech od hnízda (0 = sever).....	19
Obr. 9 - mapka se zvýrazněnými směry hnízd jedinců <i>F. lugubris</i> u samostatných hnízd .....	20
Obr. 10 - mapka se zvýrazněnými směry hnízd jedinců <i>F. lugubris</i> u skupin hnízd .....	21

## Seznam tabulek

Tabulka 1 - počty mravenců <i>F. lugubris</i> na návnadách během roku .....	15
---	----

## **Poděkování**

Na tomto místě moc děkuji svému vedoucímu práce Ivanu H. Tufovi za odborné vedení diplomové práce, veškerou pomoc a cenné rady. Současně děkuji Kláře a Pavlu Bezděčkovým za jejich čas, ochotu, trpělivost a pomoc při psaní nejen této práce. Dále děkuji dr. Janu Šipošovi za pomoc při zpracování statistických dat.

V neposlední řadě děkuji svým rodičům za velkou podporu při celém mém studiu.

Děkuji



# Úvod

V současnosti je známo 15 934 validních druhů a poddruhů mravenců (AntWeb 2017), což tvoří méně než 1 % všech popsanych druhů hmyzu (Lach a kol. 2010). I přes to, že jejich přispění k celkové globální diverzitě je ve srovnání s jinými řády hmyzu malé (např. některé jiné čeledi blanokřídlých, některé čeledi brouků, motýlů atd.), najdeme je prakticky v každém terestrickém ekosystému.

Mravenci tvoří vrchol evoluce sociálního hmyzu a mají značný biologický význam. Podílejí se například na přenášení půdy, její obohacování o minerály jako je dusík a fosfor, které půdě dodávají mravenci při vytváření hnízd na holé kamenité půdě, či rozšiřování semen a regulaci množství ostatních členovců (Seifert 1996).

V rámci této diplomové práce jsem se zaměřila na potravní chování mravenců *Formica lugubris* Zetterstedt, 1838 a to na lokalitě Kamenný vrch v Chráněné krajinné oblasti Žďárské vrchy. Tuto oblast jsem v rámci své maturitní práce již v roce 2010 mapovala a našla 28 aktivních kup lesních mravenců, z toho 22 hnízd patřilo druhu *F. lugubris* a 6 hnízd druhu *Formica rufa* Linnaeus, 1758. V rámci své bakalářské práce jsem zde v roce 2013 studovala rozpoznávání příslušníků téhož hnízda u mravence *F. lugubris*.

Mravenec *F. lugubris* je charakteristický druh horských lesů Evropy. Žije především ve smrčinách, horských borech a smíšených porostech s vyšším podílem smrku (Bezděčka, Bezděčková 2011). Druh *F. lugubris* může vytvářet polykalické kolonie čítající několik hnízd a může tudíž značně ovlivňovat své okolí. Těžiště jeho výskytu ve studované oblasti se nachází ve vyšších polohách Žďárských vrchů (Kuncová 2012).

Předkládaná práce má dvě hlavní části. V první, rešeršní části práce se věnuji třem hlavním okruhům: dynamice početnosti, potravním preferencím a teritoriálnímu chování. Na tento teoretický úvod navazuje experimentální sledování daných ekologických charakteristik mravence *F. lugubris*.

Cílem této diplomové práce bylo prostudovat potravní areál mravence *F. lugubris*, zjistit rozdíly v potravním chování v různých obdobích roku a srovnání potravního teritoria u hnízd osamocených a u hnízd situovaných v blízkosti cizích konspicifických hnízd.

# Literární přehled

## Dynamika početnosti

Životní cyklus mravenců se obvykle dělí na tři části (Hölldobler, Wilson 1990). První část je tzv. „stupeň zakládání“, který začíná svatebním letem. Okřídlená královna se spáří s jedním nebo více samci, kteří po páření většinou umírají. Královna vyhledá vhodný úkryt a vytvoří první komůrku budoucího hnízda. Pomocí zadních nohou se zbaví křídel a naklade vajíčka. Po celou dobu vývoje prvních dělnic královna nepřijímá potravu, ale využívá energii uloženou v křídelních svalech, nebo pozdě část nakladených vajíček (Zacharov 1984). První dělnice jsou malé, bledé a také velmi plaché. Postupem času kolonie roste a objevují se i nové specializované kasty. Tento stupeň se nazývá ergonomický nebo také exponenciální (Hölldobler, Wilson 1990). Rozmnožovací stupeň začíná v době, kdy se v kolonii začínají objevovat samci. Do tohoto stupně kolonie přechází, jakmile dosáhne určité velikosti. Jakmile je v hnízdě dostatečný počet okřídlených jedinců, začne probíhat svatební let a životní cyklus se uzavírá. Ovšem pouze malému počtu královen se podaří založit hnízdo, protože velká část je ulovena predátory, jiné se utopí nebo nenaleznou vhodné místo pro naklazení vajíček (Hölldobler, Wilson 1990).

U tzv. „dočasného sociálního parazitismu“ dochází k tomu, že mladá královna vnikne do hnízda jiného druhu, kde zahubí původní královnu a zaujme její místo (Zacharov 1984). Dělnice tohoto druhu ji většinou nepoznají, protože královna používá stejného pachu, jaký měla královna původní (Starý 1987). Dělnice začnou pečovat o královnu i její potomstvo. Postupně v mraveništi převládne nový druh. Jindy se však dělnice cizího druhu chovají agresivně a je-li kolonie malá, zlikviduje nejen původní královnu, ale i vzrostlé dělnice. V hnízdě pak zůstávají jen kukly. Dělnice, které se z nich vylíhnou, převezmou úkol ošetřovat a zásobovat hnízdo. Avšak i tento způsob zakládání hnízd má své slabiny, proto se u mravenců vyvinul další způsob zvyšování počtu hnízd – dělením kolonií. Při tomto způsobu existují různé varianty dělení (Zacharov 1984). Nejčastěji dělení probíhá tak, že jedna nebo více královen opouští hnízdo a se skupinou dělnic založí nové (Hölldobler, Wilson 1990).

## Potravní biologie

Potravní strategie mravenců jsou velice rozmanité. Mezi středoevropskými druhy mravenců nelze najít vyslovené potravní specialisty. I druhy preferující trofobiotický nebo zoofágní způsob života využívají vedle toho ještě jiné potravní zdroje (Seifert 1996). Převážně jsou mravenci považováni za omnivory (všežravce), kombinující predaci, sbírání mrtvých částí živočichů i využívající zdroje rostlinného původu (Stradling 1978). Tento nesespecifický výběr je dán i odlišnými potravními požadavky dospělých jedinců a larválních stádií (Blüthgen, Feldhaar in Lach a kol. 2010). Strava larev je zásadní pro velikost kukly i následného dospělého, tudíž larvy potřebují především potravu bohatou na proteiny a lipidy, zatímco dospělci, kteří nerostou, potřebují potravu pouze jako zdroje energie. Za tímto účelem dospělci více vyhledávají potravu cukernatou. Výjimkou je královna, která má vyšší požadavky na příjem proteinů a lipidů z důvodu produkce vajíček (Nation 2002).

### Zoofágie

Čistě zoofágní mravenci jsou ve střední Evropě vzácní. Patří k nim někteří zástupci rodu *Ponera* a podčeledi *Myrmicinae*. Loví kořist převážně v půdě, hrabance nebo v dutinách mrtvého dřeva. Tyto druhy nejsou v našich ekosystémech příliš významné (Seifert 1996). V ČR jako predátoři bezobratlých jsou významné hlavně početné kolonie mravenců rodů *Formica* a *Myrmica* (Seifert 2007). Vliv mravenců rodu *Formica* se také projevuje v jehličnatých lesích, kde významně regulují lesní škůdce, jako jsou bekyně mniška (*Lymantria monacha* (Linnaeus, 1758)), bourec borový (*Dendrolimus pini* (Linnaeus, 1758)), pilatka smrková (*Pristiphora abietina* (Christ, 1791)) či ploskohřbetka smrková (*Cephalcia abietis* (Linnaeus, 1758)). V listnatých lesích mravenci rodu *Formica* významně regulují obaleče dubového (*Tortrix viridana* Linnaeus, 1758), píďalku podzimní (*Operophtera brumata* (Linnaeus, 1758)) nebo paličatku březovou (*Cimbex femorata* (Linnaeus, 1858)) (Hruška 1982).

### Trofobióza

Trofobióza značí potravní využívání výměšků jiných druhů. Medovice je kapalina, která je vylučována ze zažívacího traktu mšic (Aphidina), červců (Coccina), cikád (Cicadina) a mer (Psyllina). Tyto druhy sají obsah vodivých cév rostlin. Tato kapalina je velmi bohatá na různé cukry, aminokyseliny, bílkoviny s krátkým řetězcem, minerální látky a

vitamíny skupiny B. Mšice využijí při střevním trávení pouze část ve šťávě obsažených živin a zbytek vylučují v podobě medovice. Snahou mravenců je využít medovici mšic, která pro ně představuje významný energetický zdroj. Medovice obsahuje vysoký podíl cukrů a aminokyselin (cca 80–90 % cukry, 10–20 % aminokyseliny). Medovice je díky tak vysokému podílu cukrů pro mnoho druhů mravenců hlavním potravním zdrojem a celkově jim umožňuje velké vynaložení energie při jejich způsobu života (Seifert 1996). Například lesní mravenci (tj. mravenci podrodu *Formica*) vyhledávají až 70 druhů mšic (Seifert 2007). Mravenci se od jiných hmyzích konzumentů medovice liší přímou komunikací s producenty – mšicemi. Mravenci často odebírají medovici přímo od mšic a před tím je aktivně kontaktují, zatímco jiný hmyz ji jen sbírá z rostlin. Například včely oproti mravencům pouze olizují medovici.

### **Myrmekochorie a granivorní mravenci**

Myrmekochorie je rozšiřování specificky přizpůsobených rostlinných semen mravenci (Seifert 1996). Je rozšířená především v severoamerických listnatých lesích, kde je 30–40 % všech bylin myrmekochorních (Seifert 2000). Semena těchto rostlin vytvářejí elaiozómy, což je bílý masitý přívěsný orgán, který je bohatý především na lipidy, ale také na bílkoviny a sacharidy (Fischer a kol. 2008, Gammans a kol. 2005). Semeno je mravenci transportováno do hnízda, kde je elaiozóma zkrmena larvami, a samotné nijak nepoškozené semeno je vyneseno z hnízda jako odpad. I proto se u hnízd lesních mravenců vyskytují často prosperující populace myrmekochorních rostlin. Hlavními přenašeči jsou mravenci druhů rodů *Myrmica*, *Aphaenogaster*, *Formica* a *Lasius* (Seifert 2000).

Některé druhy mravenců na rozdíl od myrmekochorie semena rostlin požírají (Andersen 1991, Seifert 1996). Tyto druhy jsou běžné především na suchých a polosuchých stanovištích, kde jsou semena během období sucha uložena v komůrkách a mravencům poskytují mnohdy jediný zdroj potravy (Seifert 1996).

## Teritorialita

Teritorialita je nejsilnější formou kompetice mezi koloniemi a hlavní silou, která formuje vývoj spolupráce a komunikace. Boje o ovládnutí prostoru formují demografii kolonie, populační dynamiku a omezují společný výskyt druhů (Adams 2016).

Základním projevem konkurence je vytváření teritorií. To lze pozorovat například u ostré konkurence, ke které dochází, pokud druh využívá své schopnosti zabránit ostatním druhům v získání zdroje. Konkurence probíhá prostřednictvím přímé agrese či nepřímo vytvářením teritorií (Fellers 1987). Teritorium je definováno jako území kolem hnízda, které všichni příslušníci kolonie považují za vlastní a podle toho jej využívají a chrání před jeho nepřáteli (Bezděčka 1982, Hölldobler, Wilson 1990). Pokud je do teritoria zahrnuto hnízdo, všechny jeho cesty i jeho trvalé zdroje potravy, což jsou například dřeviny či rostliny s koloniemi mšic, je toto území označováno jako absolutní teritorium. Mravenci si tohle teritorium sřeží prakticky nepřetržitě (Levings, Traniello 1981, Hölldobler, Wilson 1990). Druhý typ teritoria lze nazývat jako prostorově-časové, které se týká pouze oblastí, ve kterých mravenci aktuálně navštěvují a využívají dočasné zdroje potravy, a to pouze po dobu jejich zpracování a transportu do hnízda (Levings, Traniello 1981, Hölldobler, Wilson 1990). Velmi silný teritoriální instinkt mají vyvinut například lesní mravenci (Bezděčka 1982), což je označení pro naše mravence z podrodu *Formica*. Velikost a tvar teritoria není po celou dobu trvání populace stálý a mění se s nabídkou potravy.

Podmínka vytvoření teritoria je, že přístup ke zdroji by měl přinést tak velký zisk, aby byl srovnatelný s vynaloženým úsilím k obraně této oblasti (Pereira a kol. 2003). Největší teritoria jsou vytvářena polykalickými koloniemi mravenců, které mají velký potenciál na obhájení lokality před konkurenty. Naopak nejmenší teritoria vytvářejí populace, které jsou v raném stádiu vývinu a veškerou energii musejí soustředit na vlastní reprodukci (Levings, Traniello 1981, Hölldobler, Wilson 1990).

Teritoriální (interferenční) kompetice mezi koloniemi mravenců bývá největší, pokud se jedná o vhodné místo pro mraveniště a o potravu pro mladé nebo dospělé kolonie. Tato kompetice je komplikována různým stupněm interkoloniální predace. V některých případech je stupeň predace silně ovlivněn ročním obdobím (Carrol, Janzen 1973).

Interference (někdy označovaná též jako soutěživá konkurence) nastává ihned, když jsou jedinci z jedné kolonie omezováni při shánění potravy, rozšiřování teritoria nebo v přežití jiným druhem. Interference zahrnuje přímé, agresivní setkání mezi jedinci. Toto agresivní chování zahrnuje kousání, vyražení proti sobě, bodání a vypouštění kyseliny mravenčí či jiné tekutiny (Parr, Gibb in Lach a kol. 2010). Tento typ konkurence je velmi významný, jelikož může silně působit na vývoj populace, její plodnost a přežití a celkově na populační hustotu v dané oblasti. Ve velkém měřítku nebo na počátcích zakládání kolonií může mít interference za následek i zánik populace (Gordon, Wagner 1997, Wiernasz, Cole 1995). Interspecifická konkurence je považována za jeden z nejzákladnějších procesů v ekologii druhů, který ovlivňuje jejich vývoj (Hölldobler, Wilson 1990).

Interferenční konkurence je nejnadhěji prokazatelná pomocí potravních návnad. Na základě této metody lze odlišit tři druhy chování mravenců. Jsou to oportunisté, extirpátoři a insinuátoři (Hölldobler, Wilson 1990, Wilson 1971). Oportunisté jsou druhy, které jsou schopny nalézt potravinové zdroje velmi rychle, často k návnadě přicházejí jako první jedinci. V přítomnosti agresivnějších dominantních druhů jsou plaší a z návnady rychle odcházejí. Extirpátoři jsou druhy, které zdroj hledají znatelně déle, ale při nalezení svou agresí rychle získají kontrolu nad zdrojem. Tyto druhy mají často dobře vyvinuté kasty vojáků (např. *Pheidole* spp.), které jsou schopny ovládat zachycený zdroj. Jako poslední typ chování při konkurenci jsou insinuátoři (našeptávači). Ti k návnadě vysílají pouze malé množství dělnic a díky malé velikosti těla se dostanou ke zdroji nepozorovaně před extirpátory (Parr, Gibb in Lach a kol. 2010).

Některé studie experimentálně analyzují podmínky, při kterých se dá očekávat agresivní teritorialita. Zdá se, že agresivní tropické druhy vyskytující se v prostředích s komplikovanou strukturou neustále silně brání teritoria obsahující rostliny, na kterých sají mšice a červci produkující medovici (např. mravenci rodu *Crematogaster* na západoafrických kakaových plantážích, čajových plantážích v Asii a v neotropických opadavých lesích (Carrol, Janzen 1973). Totéž platí i pro druhy mírného pásma ze skupiny *Formica rufa*. Pokud tvoří medovice většinu potravy, kterou dospělé dělnice přijímají, může být jejich aktivita mnohem vyšší, než pokud by se živily pouze hmyzem (Elton 1932).

Teritoriální agresivita dělnic v potravních teritoriích není zřejmě jen specificky druhově závislá, ale mění se během růstu kolonie, s potravními potřebami kolonie a s ročním obdobím. Agresivita je kompromis mezi rizikem ztráty dělnic a vzdáním se potravních zdrojů. Smrt dělnice sbírající potravu je mnohem nákladnější pro malé kolonie než pro velké a pravděpodobnost vítězství při agresivním střetu více dělnic je nižší. Není žádné překvapení, že agresivita vykazovaná v potravním teritoriu dramaticky klesá, pokud dělnice své teritorium opustí, a to dokonce i u velmi agresivních druhů, jako je např. *Crematogaster brevispinosa* Mayr, 1870 (Carrol, Janzen 1973). Dělnice rodu *Formica* jsou mnohem agresivnější proti dělnicím, které zavítají na jejich potravní území na jaře, než kdykoliv jindy (Elton 1932). Agresivita vůči jiným koloniím u tohoto rodu klesá v létě a zahrnuje více ritualizovaných soubojů (De Bruyn, Mabelis 1972). Většina potravní aktivity zahrnuje sbírání medovice, protože jarní populace hmyzu jsou ještě malé a z toho důvodu zahrnují vnitrodruhová setkání kolonií na začátku jara také větší míru predace (Carrol, Janzen 1973). Čím je struktura prostředí jednodušší, tím se mezi koloniemi zvyšuje pravděpodobnost soubojů o stejný zdroj potravy. Kolonie mohou být velké a potravní vzdálenosti malé jen do té míry, jak je prostředí bohaté na potravu. Za těchto okolností se dá očekávat agresivní teritoriální obrana a mělo by být běžné i kompetitivní vyloučení (Crowell 1968, Haskins, Haskins 1965).

## **Rod *Formica* Linnaeus, 1758**

Do rodu *Formica* patří 176 žijících druhů (Bolton 2011). Jsou rozlišovány čtyři podrody rodu *Formica*, a to *Serviformica*, *Formica* s. str., *Raptiformica* a *Coptoformica* (Seifert 2007). Kolonie mravenců tohoto rodu mohou být monogynní (přítomna je pouze jediná královna) i polygynní (kolonie obsahuje více královen). Hnízda mravenci přizpůsobují svému prostředí. Mohou být například jen jednoduchá zemní, ukrytá pod kameny nebo ukrytá v trsech trávy či s různě velkou hlinitou nebo rostlinnou kupou. Také mohou být založena v trouchnivějším dřevě (Seifert 2007).

Nová kolonie vzniká mnohými způsoby. Jedním ze způsobů je, že oplodněná samička vnikne do hnízda téhož druhu nebo otročících mravenců a podmaní si ho. Dále pak může oplodněná samička založit kolonii sama, tzv. klaustrálně, což probíhá v malém prostoru, kde je ukryta a první dělnice vychovává sama. Dalším způsobem je, že nová kolonie vznikne rozdělením původní polygynní kolonie. Páření u rodu *Formica* je také rozmanité. Může probíhat jak v hnízdech, tak i při svatebních letech (Seifert 2007).

### **Druh *Formica lugubris***

Mravenec *Formica lugubris* je charakteristický druh horských lesů Evropy. Žije především ve smrčinách, horských borech a smíšených porostech s vyšším podílem smrku. Z jehličí a ještě hrubšího materiálu (větvíček, suchých pupenů a kousků pryskyřice) buduje masivní homolovitá hnízda, často vyšší než jeden metr (Bezděčka, Bezděčková 2011). V největších hnízdech může žít až několik milionů dělnic a více plodných královen (Pamilo a kol. 1992).

Druh *F. lugubris* bývá díky své polykalii (kolonie skládající se z několika hnízd) v porostu početnější a tudíž bývá považován za jeden z hospodářsky nejvýznamnějších druhů lesních mravenců. Těžiště jeho výskytu ve studované oblasti se nachází ve vyšších polohách Žďárských vrchů (Kuncová 2012).

U nás *F. lugubris* obývá nejen původní horské smrčiny, pralesní smíšené porosty (buk-jedle-smrk) a lesní rašeliniště, ale na řadě míst dobře prosperuje i v běžných smrkových či smíšených hospodářských porostech. Svá hnízda často buduje v okrajích mokřadů, na březích potoků a v inverzních polohách, což svědčí o vyšších nárocích tohoto druhu na vlhkost a nižší průměrnou teplotu stanoviště (Bezděčka, Bezděčková 2011).



Mravenci *F. lugubris* žijí v Evropě ve dvou sociálních formách, v monogynních a monodomních koloniích s jednou královnou (to je typické pro severní populace žijící na Britských ostrovech a ve Skandinávii) nebo v polygynních a polydomních koloniích s více královnami, obývajících ostatní oblasti Evropy (Bezděčka, Bezděčková 2011).

V západních Alpách se hojně vyskytuje syntopicky s druhem *F. paralugubris*, od kterého je ale reprodukčně izolován. Na rozdíl od druhu *F. paralugubris* má větší tendence k izolovaným hnízdům, i když ohromné polykalické superkolonie bývají také nalézány (Seifert 1996).

## Charakteristika území

Výzkum probíhal v CHKO Žďárské vrchy, která se rozkládá na území okresů Žďár nad Sázavou, Havlíčkův Brod, Chrudim a Svitavy. Jako chráněné území byla tato oblast vyhlášena roku 1970 s posláním zachovat vyváženou kulturní krajinu s významným zastoupením přirozených ekosystémů. Hlavním předmětem ochrany jsou rulové skalní útvary na hřbetech Žďárských vrchů, rašeliniště a další mokřadní společenstva, která patří k nejcennějším segmentům krajiny, jež se rozprostírá na ploše 70 940 ha. V CHKO Žďárské vrchy se nachází 50 maloplošných zvláště chráněných území (MZCHÚ), z nichž jsou 4 NPR, 9 PR a 37 PP (AOPK ČR 2017). Nejnížší bod CHKO je údolí řeky Svratky (488 m n. m.), nejvyšší bod je Devět skal (836 m n. m.). Na jihozápadním a severozápadním okraji oblasti má reliéf charakter členité pahorkatiny, zatímco v západní části převažuje ráz ploché vrchoviny a ve východní části dokonce členité vrchoviny s výškovou členitostí 200–265 m (Culek a kol. 2013). Klima Žďárských vrchů je chladnější, vlhčí a celkem větrné. Průměrná roční teplota činí okolo 4,5 °C v nejvyšších a 6,5 °C v nižších polohách. Průměrný roční úhrn srážek se pohybuje v intervalu 705–900 mm, směrem na jih úhrn klesá.

CHKO Žďárské vrchy patří mezi nadprůměrně zalesněné území, lesy zde tvoří 46 %, zemědělský půdní fond 44 %, vodní plochy 2 % a ostatní plochy 8 % (AOPK ČR 2017). Bioregion je tvořen zejména 5. jedlo-bukovým vegetačním stupněm s typickou hercynskou biotou s horskými prvky. Potenciální vegetace převážně části území náleží do acidofilních bučin a podmáčených smrčín. V lesích dominují kulturní smrčiny, zachovány jsou malé zbytky bukového lesa a blatková rašeliniště. Smrky (*Picea* A. Dietr.) tvoří až 86 % všech dřevin lesních porostů CHKO, okolo 5 % tvoří borovice (*Pinus* L.), 2 % buky (*Fagus* L.), 2 % olše (*Alnus* Mill.) a zbytek jiné dřeviny (Culek a kol. 2013).

Území chráněné krajinné oblasti Žďárské vrchy je poměrně bohaté na výskyt lesních mravenců (podrod *Formica* s. str.). Dosud zde bylo zaznamenáno pět druhů lesních mravenců: *Formica polycтена* Förster, 1850, *F. rufa* Linnaeus, 1758, *F. lugubris* Zetterstedt, 1838, *F. pratensis* Retzius, 1783 a *F. truncorum* Fabricius, 1804 (Nenadál 1995).

Studované území (faunistický čtverec 6361b; souřadnice středu 49°40'46.021"N a 15°55'53.389"E, nadm. výška 700–802 m) leží na kopci Kamenný vrch (802 m n. m.) a v jeho bezprostředním okolí, na katastrech obcí Herálec, Cikháj a Vojnův Městec (Obr. 1). Půdní pokryv Kamenného vrchu je tvořen zejména modálními pseudogleji, dystrickými kambizeměmi a mesobazickými kambizeměmi, v menší míře modálními glejemi (Česká geologická služba 2017). Hlavní složkou vegetace je smrk ztepilý (*Picea abies*), značnou část území pokrývá také buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), nižší patro lesa je taktéž tvořeno druhy z čeledi *Poaceae* a *Cyperaceae*.

V tomto území jsem v rámci maturitní práce v roce 2010 mapovala jádro této populace. Na studovaném území jsem zjistila výskyt lesních mravenců náležejících k druhům *F. lugubris* a *F. rufa*. Konkrétně 28 aktivních kup lesních mravenců, z toho 22 hnízd patřilo druhu *F. lugubris*, šest druhu *F. rufa*. Oba druhy byly opakovaně uváděny z oblasti Žďárských vrchů (Nenadál 1995, Bezděčka, Bezděčková 2011). V roce 2016 mapoval tuto oblast Schejbal (2016), který zaznamenal jedno hnízdo patřící druhu *Formica sanguinea* Latreille, 1798 a 16 hnízd druhu *F. lugubris*.

V rámci bakalářské práce jsem zde v roce 2014 prováděla studium intrakoloniálního rozpoznávání dělnic u lesních mravenců *F. lugubris*. Pomocí dyadických experimentů, založených na konfrontaci dvou dělnic, jsem se snažila zjistit, zda u populace žijící v CHKO Žďárské vrchy existuje diskriminační chování, vyhodnotit úroveň a míru případné intraspecifické agrese a vliv vzdálenosti hnízd na toto chování. Výsledky mých experimentů nasvědčovaly tomu, že dělnice druhu *F. lugubris* jsou schopny spolehlivě rozeznat příslušníky své kolonie od cizích konspecifických jedinců. To znamená, že dělnice tohoto druhu mohou nejen selektivně podporovat jedince z vlastního hnízda, ale i aktivně odmítat a napadat jedince cizí.



Obr. 1 - mapa studovaného území v rámci CHKO Žďárské vrchy

## Metodika

Vlastní výzkum lze rozdělit na dvě části. První část probíhala u samostatných hnízd, která neměla v blízkosti jiné hnízdo. Kolem hnízda byly po kružnici rozmístěny návnady – papírové kartičky o velikosti 5x7 cm, které obsahovaly cukernou rostlinnou složku (med) a živočišnou bílkovinnou složku (tuňák) (Příloha 1 a 2). Návnady byly rozmístěny podle světových stran (sever, severovýchod, východ, jihovýchod, jih, jihozápad, západ, severozápad) vždy ve vzdálenosti tři, šest a devět metrů od hnízda. Kromě návnad s cukernou a bílkovinnou složkou jsem pokládala i kontrolní papírek bez návnady.

Druhá část probíhala u hnízd, která se nacházela v blízkosti jiného hnízda. U těchto hnízd byl nejdříve použit běžně používaný test agresivity pro zjištění příbuznosti hnízd. Odebrala jsem dva vzorky mravenců z jednoho hnízda, označila barvou a přenesla do hnízda druhého. Po dobu pěti minut jsem pozorovala agresivní interakce mezi označenými a neoznačenými mravenci. Další barevně označené jedince jsem vrátila i do jejich původního hnízda, abych ověřila, že nejsou napadáni pouze kvůli barvě. Tímto testem jsem zjistila, že hnízda nejsou příbuzná, jelikož jedinci vykazovali agresivní chování výhradně vůči jedincům z druhého hnízda. Potravní biologii jsem tudíž testovala stejným způsobem jako u solitérních hnízd, s tím rozdílem, že mezi dvě hnízda jsem dávala návnady v linii a na vzdálenější stranu návnady po kružnici.

Před každým pokusem jsem provedla zákres hnízd do mapy, zaznamenala jsem datum, čas a teplotu. Měření probíhalo opakovaně v červnu, srpnu a září. V červnu byla průměrná teplota 16,9 °C, což je o 1,7 °C tepleji, než dlouhodobý průměr, v srpnu byla průměrná teplota 16,8 °C, to je o 0,6 °C tepleji, než je dlouhodobý průměr a v září byla průměrná teplota 15,8 °C, tedy o 3,2 °C tepleji, než je dlouhodobý průměr. Po první hodině od položení návnad jsem provedla kontrolní měření, které spočívalo v počítání jedinců na cukerné návnadě, bílkovinné návnadě a kontrolním papírku. Pokud bylo potřeba, návnady jsem doplnila a další měření jsem prováděla po další hodině.

Celkem jsem provedla měření u osmnácti hnízd, přičemž deset z nich bylo solitérních, zbylých osm tvořily čtyři dvojice hnízd.

Výsledky byly zpracovány pomocí statistického programu Oriana for Windows (Kovach 2009), který je zaměřen na analýzu cyklických dat, který analyzuje například orientace. Vypočítá různé zvláštní typy statistik potřebných pro práci s daty naměřených

ve stupních, denním čase nebo jiném kruhovém měřítku. Pro vizualizaci počtu mravenců na návnadách jsem zvolila růžicové diagramy, konkrétně *Two variable histograms*, ve kterých je zobrazen počet mravenců na návnadách, seřazených jak podle jejich orientace (směr, kterým z hnízda k návnadě šli) a jejich vzdálenosti od hnízda (tři, šest a devět metrů). U každého histogramu je zobrazen vektor průměru a 95% konfidenční interval.

Dále jsem provedla testování signifikance jednotlivých vysvětlujících faktorů pomocí *repeated measures ANOVA*. Proměnné každého hnízda (*within-subject factors*) byly vzdálenost (*distance*), měsíc (*month*) a směr (*direction*). Hnízda jsem kategorizovala (*between-subject factor*) podle jejich izolovanosti jako osamělá (*lonely* = 1, hnízda od sebe vzdálená více než 500 m) či jako blízká (*lonely* = 0, obvyklá vzdálenost ca 5 m), za náhodnou proměnnou jsem zvolila číslo mraveniště. Změny tvaru potravního areálu mraveniště během sezóny jsem testovala pomocí interakce mezi směrem a měsícem (*direction:month*), přičemž srovnání tvaru potravního areálu hnízd izolovaných a hnízd v blízkosti jiného hnízda jsem testovala pomocí interakce izolovanosti a směru (*lonely:direction*). Intenzitu využívání potravního areálu u osamocených hnízd a hnízd v blízkosti jiného hnízda jsem testovala pomocí interakce izolovanosti a vzdálenosti (*lonely:distance*).

## Výsledky

Z výsledků experimentálního výzkumu je zřejmé, že mravenci druhu *F. lugubris* upřednostňovali živočišnou bílkovinnou složku (tuňák) před cukernou rostlinnou složkou (med). Z celkového počtu 14 354 mravenců na návnadách, bylo pouze 22 mravenců na cukerné návnadě (Tabulka 1). Pro statistické hodnocení jsme se tedy rozhodli pracovat pouze s počty mravenců na bílkovinné návnadě.

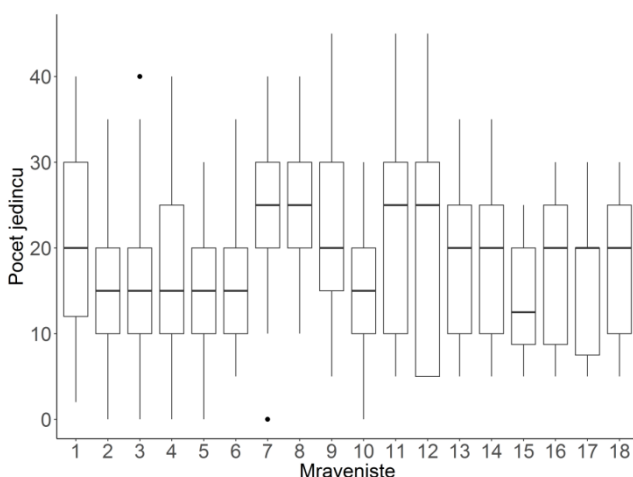
Tabulka 1 - počty mravenců *F. lugubris* na návnadách během roku

mraveniště	červen		srpen		září		celkem
	med	tuňák	med	tuňák	med	tuňák	
1	5	356	5	317	1	305	978
2	-	242	-	177	-	235	654
3	5	285	3	220	-	180	685
4	-	305	-	235	-	245	785
5	2	275	-	185	-	230	690
6	1	325	-	215	-	225	765
7	-	420	-	360	-	280	1060
8	-	400	-	355	-	340	1095
9	-	355	-	335	-	325	1015
10	-	225	-	250	-	255	730
11	-	295	-	310	-	280	885
12	-	280	-	275	-	245	800
13	-	255	-	265	-	245	765
14	-	245	-	235	-	245	725
15	-	195	-	195	-	185	575
16	-	235	-	225	-	215	675
17	-	240	-	235	-	235	710
18	-	250	-	255	-	235	740
<b>celkem</b>	<b>13</b>	<b>5183</b>	<b>8</b>	<b>4644</b>	<b>1</b>	<b>4505</b>	<b>14332</b>

Počty mravenců se mezi jednotlivými mraveništi průkazně nelišily ( $F = 0,059$ ;  $p = 0,808$ ), pohybovaly se od pěti do 40 jedinců (Obr. 2). Nejpočetnějšími hnízdy, co se týče počtu jedinců na návnadách, byla hnízda 7, 8 a 9, která měla vždy přes 1000 jedinců, naopak nejméně početná hnízda byla 2, 3, 5, 15 a 16, kde se součty jedinců na návnadách pohybovaly od 575 do 690.

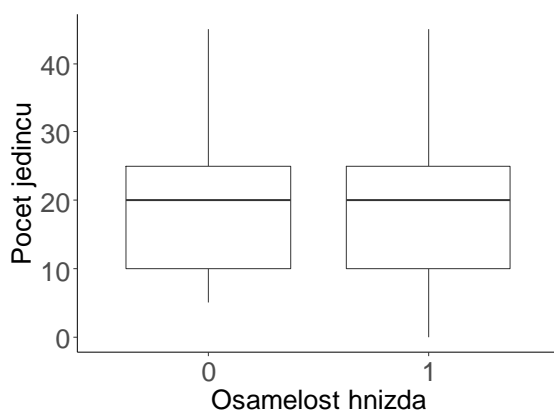
Za nejstabilnější hnízdo se dá považovat hnízdo 17, kde počty jedinců během roku klesly pouze o pět jedinců. Hnízdo 7 během roku nejvíce kolísalo v počtech

jedinců na návnadě, a to od 420 do 280, což činí rozdíl 140 jedinců. Za hnízdo s největším počtem jedinců na návnadách lze považovat hnízdo 7, na kterém bylo v červnu nalezeno 420 jedinců, naopak za hnízdo s nejmenším počtem jedinců na návnadách můžeme označit hnízdo 2, kde bylo v srpnu nalezeno 177 jedinců (Tabulka 1).



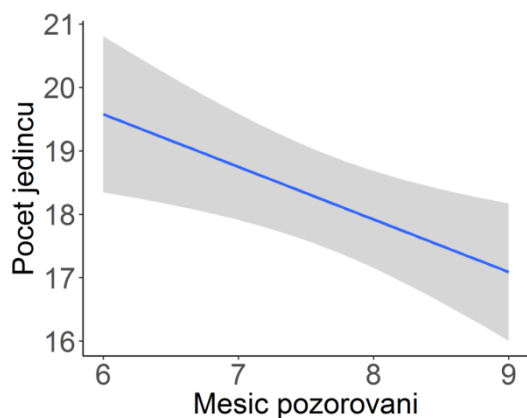
Obr. 2 - počet jedinců *F. lugubris* na návnadách za celé období výzkumu

Počty mravenců se mezi samostatnými (osamělými) hnízdy a hnízdy ve dvojicích nelišily ( $F = 2,696$ ;  $p = 0,1010$ ), průměrně na jedné návnadě bylo 20 jedinců (Obr. 3). Počty mravenců na návnadách se během různých měsíců průkazně lišily ( $F = 14,057$ ;  $p = 0,0002$ ; Obr. 4), celkem bylo v červnu zaznamenáno 5183 jedinců, v srpnu 4644 a v září 4505 (Tabulka 1).



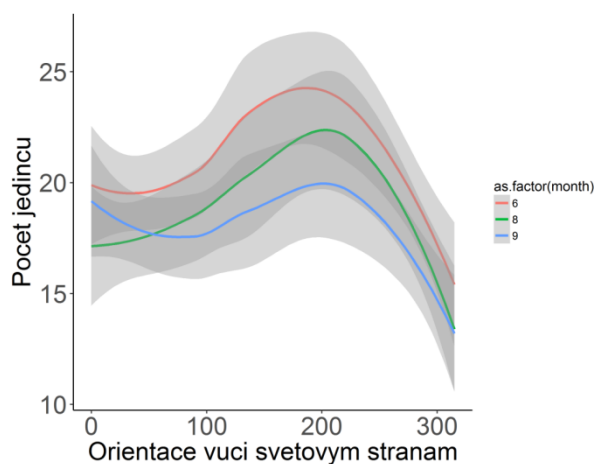
Obr. 3 - průměrné počty jedinců *F. lugubris* na návnadách u samostatných hnízd (1) a u skupin hnízd (0)



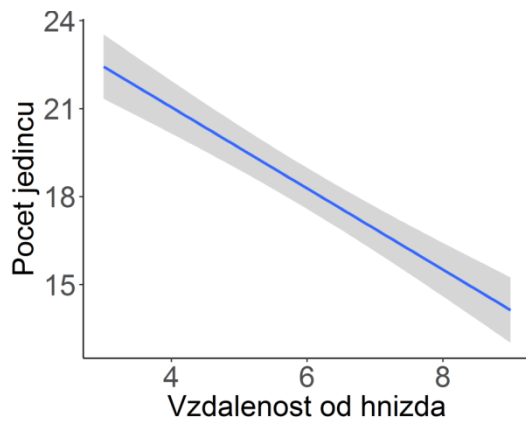


Obr. 4 - průměrné počty jedinců *F. lugubris* na návnadách v různých měsících pozorování (červen, srpen, září)

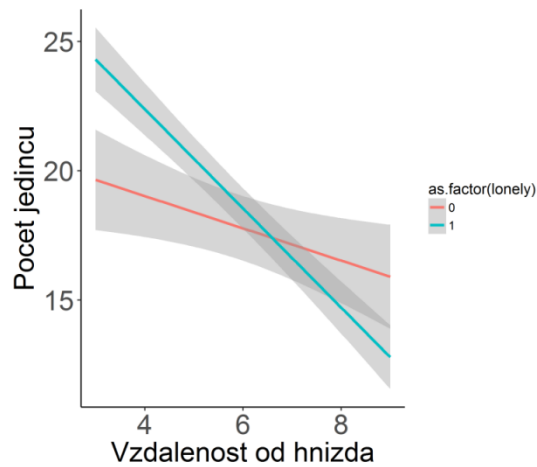
V průběhu sezóny se rozloha a tvar pozorovaných areálů nelišily ( $F = 0,247$ ;  $p = 0,6196$ ; Obr. 5), přičemž vzdálenost návnady od hnízda měla průkazný vliv na počet mravenců a se vzdáleností klesal počet mravenců na návnadách ( $F = 61,840$ ;  $p < 0,0001$ ; Obr. 6). Abundance jedinců na návnadách nicméně klesala se vzdáleností průkazně rychleji u hnízd samostatných (Obr. 7), zatímco hnízda, která byla v blízkosti jiného konspicivního hnízda, měla podobnější počty jedinců na návnadách v různých vzdálenostech od hnízda ( $F = 8,866$ ;  $p = 0,0030$ ).



Obr. 5 - počty jedinců *F. lugubris* na návnadách v různých směrech od hnízda, 0 = sever, 6 = červen, 8 = srpen, 9 = září

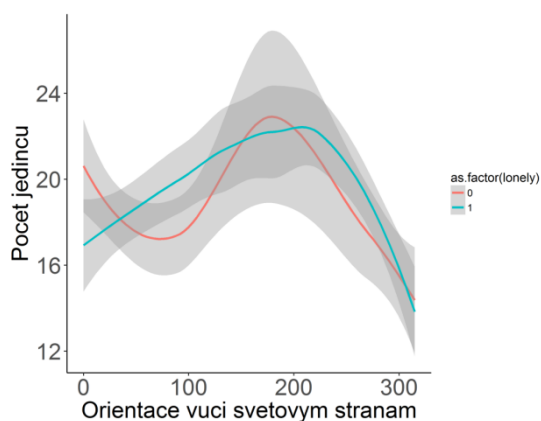


Obr. 6 - počet jedinců *F. lugubris* na návnadách v různých vzdálenostech od hnízda (3, 6 a 9 metrů)



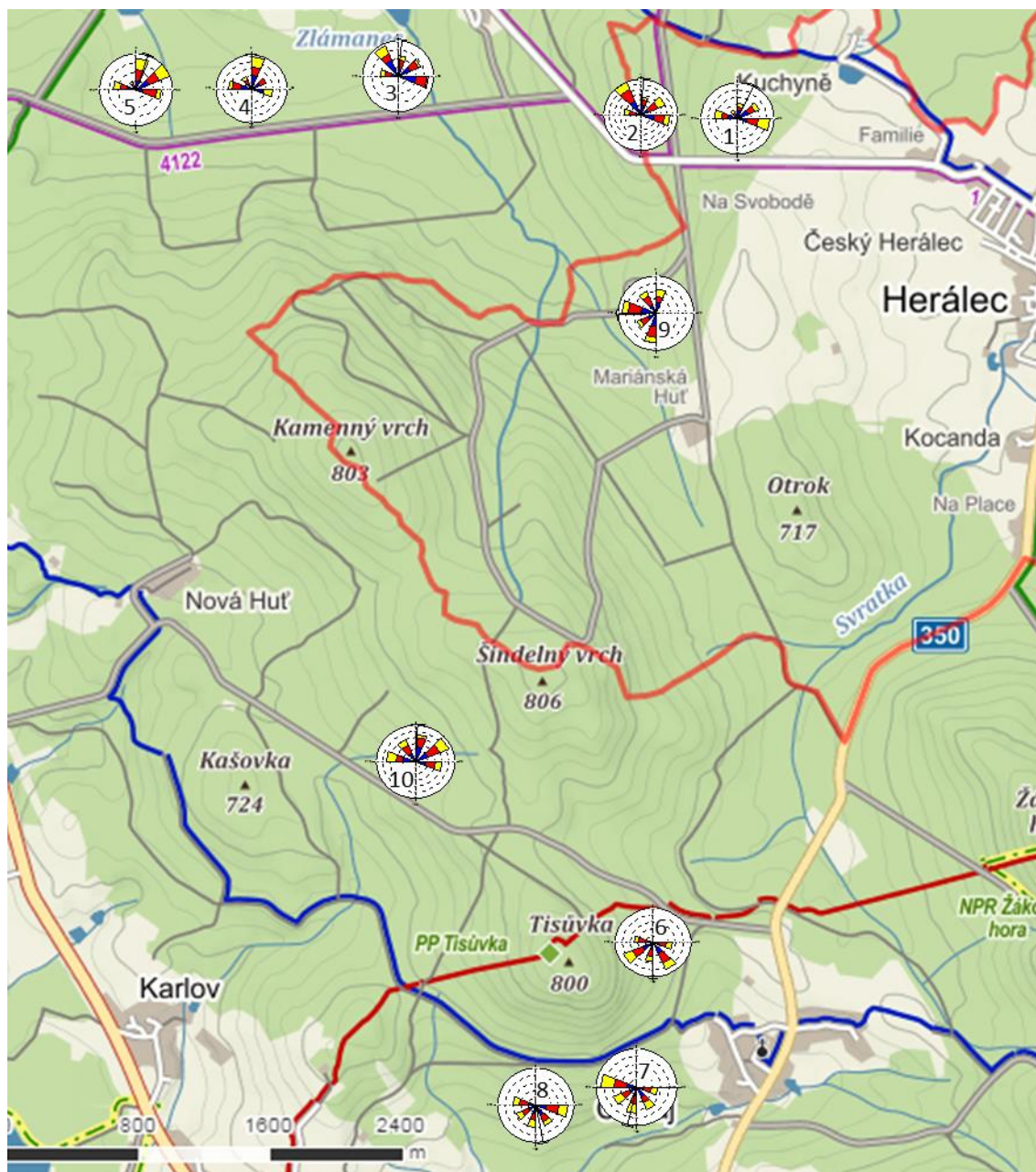
Obr. 7 - rozdíl počtu jedinců *F. lugubris* na návnadách u samostatných hnízd (1) a skupin hnízd (0) v různých vzdálenostech od hnízda (3, 6 a 9 metrů)

Tvar potravního areálu se průkazně lišil mezi samostatnými hnízdy a hnízdy, která byla v blízkosti jiného ( $F = 3,987$ ;  $p = 0,0462$ ; Obr. 8), přesto je z obou křivek patrné, že nejpreferovanější směr k hledání potravy byl orientován přibližně na jih až jihozápad. Jedinci ze samostatných hnízd navštěvovali všechny návnady nabídnutými směry od hnízda, naopak jedinci z hnízd, které bylo v blízkosti jiného, se vyhýbali směrem tzv. k sobě a vynahrazovali si to směrem na druhou stranu (Příloha 3).

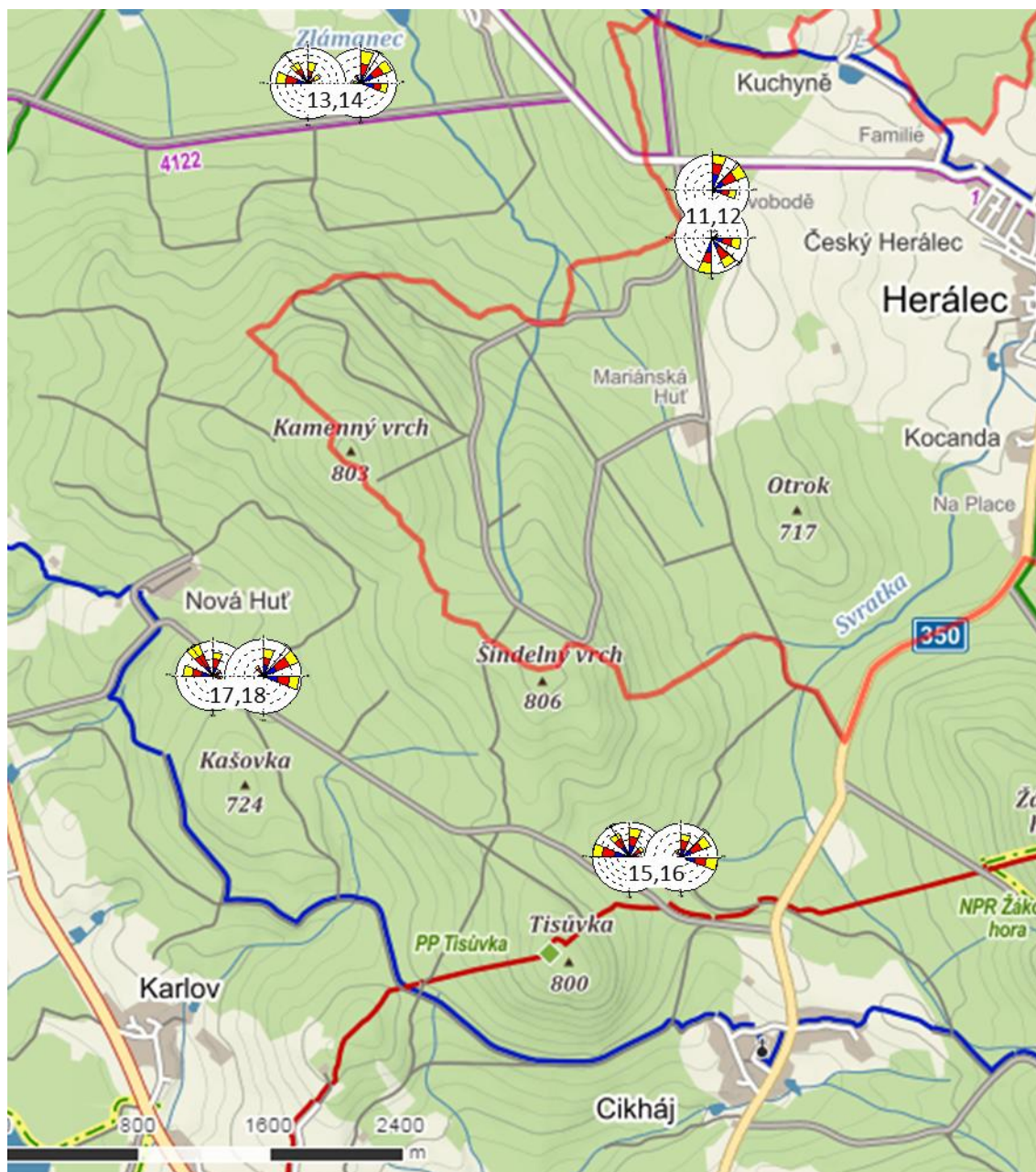


Obr. 8 - rozdíl počtu jedinců *F. lugubris* na návradách u samostatných hnízd (1) a u skupin hnízd (0) v různých směrech od hnízda (0 = sever)

Na obrázku 9 je mapka se zvýrazněnými samostatnými hnízdy a na obrázku 10 je mapka se zvýrazněnými hnízdy, které byly v blízkosti jiného konspecifického hnízda. Oba tyto obrázky jsou za období červen, kdy byly počty jedinců na návradách nejpočetnější. Z mapky je zřejmé, že mravenci přednostně navštěvovali návrady umístěné podél cesty.



Obr. 9 - mapka se zvýrazněnými směry hnízd jedinců *F. lugubris* u samostatných hnízd



Obr. 10 - mapa se zvýrazněnými směry hnízd jedinců *F. lugubris* u skupin hnízd

## Diskuze

Hlavním tématem mé práce bylo studium potravního chování u mravence *F. lugubris*. Pomocí experimentů založených na podávání návnad s bílkovinnou živočišnou složkou a cukernou rostlinnou složkou jsem se snažila zjistit, zda u populace žijící v CHKO Žďárské vrchy existují rozdíly v potravním chování v různých obdobích roku. Dále jsem srovnala potravní teritorium u hnízd osamocených a u hnízd situovaných v blízkosti cizích konspecifických hnízd.

Lesní mravenci jsou často považováni za klíčové druhy nejen v temperátních a boreálních lesích, zejména kvůli abundanci, vysoké metabolické aktivitě a rozdílných rolích ve společenstvech (Dlusskij 1967). V centrální části amazonského deštného pralesa tvoří mravenci až třetinu veškeré živočišné biomasy (Hölldobler, Wilson 1997). Mravenci jsou také považováni za ekosystémové inženýry – umějí pozměnit fyzikální vlastnosti půdy stavbou chodeb, čímž zvyšují pórovitost půdy, dále dokážou změnit pH a obsah živin v půdě a v neposlední řadě mísí a transportují obrovské množství půdy, jako např. *Formica cinerea* Mayr, 1853 (Frouz, Jilková 2008, Sanders, van Veen 2011). Je tedy důležité studovat jejich potravní strategie a vytváření potravních teritorií. Množství bojů k prosazení teritoriality se mezi druhy liší (Adams 2016). Druh *F. lugubris* patří k lesním mravencům známých svou teritorialitou (Savolainen a kol. 1989). Tento druh vytváří např. ve Velké Británii velké superkolonie a tam, kde se vyskytuje je považován za dominantního predátora bezobratlých (Robinson 2008). Hustota hnízd v některých lesích může dosáhnout až 12 hnízd na hektar (Domisch a kol. 2006, Risch a kol. 2005) a délka potravních cest může dosahovat až 100 m (Stradling 1978), proto mohou mít lesní mravenci silný vliv na rozsáhlé oblasti lesních ekosystémů a mohou tak zvyšovat jejich různorodost.

Výsledky mých experimentů jednoznačně ukazují, že mravenci druhu *F. lugubris* v CHKO Žďárské vrchy preferují ve sledovaném období živočišnou složku před složkou rostlinnou. To znamená, že byli podstatně více přitahováni k návnadám v podobě tuňáka, než k medovým návnadám. Robinson (2008) však uvádí, že u druhu *F. lugubris* pozoroval více sběr medovice, než predaci. Mé výsledky ukazují, že živočišná potrava může hrát významnou roli a bylo by dobré tuto problematiku dále studovat. Přestože Stébelská (2007) nesrovnávala potravní preference studovaných druhů mravenců a pouze počítala jedince na smíšených návnadách, je z její fotografické

dokumentace zřejmé, že blízce příbuzní mravenci trávni (*Formica pratensis* Retzius, 1783) na rozdíl například od mravenců *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846 jednoznačně preferovali živočišnou bílkovinnou návnadu (tuňák) před návnadou medovou. Z literatury je známo, že potravní preference se u mravenců mění během roku. Přestože dospělci využívají cukernou potravu (např. medovici), hlavním zdrojem potravy jejich larev je živočišná kořist (Iakovlev a kol. 2017). Navíc sběr tuňáka je energeticky méně náročný než lov, proto je v době krmení larev preference pro živočišnou návnadu pochopitelná.

Rozdíl ve tvaru potravního teritoria byl významný u samostatných hnízd a u hnízd, která byla v blízkosti jiného hnízda. Jedinci z osamocených hnízd vyhledávali potravu oběma směry podél cesty. Návnady jsem nekladla na cestu a za ni, jelikož mravenci zjevně cesty (v daném území výhradně asfaltové) nepřekračovali. Mravenci se pohybovali v okolí hnízda hlavně podél silnice, pravděpodobně kvůli dopadajícímu světlu. Sluneční záření je pro mravence důležité, protože jejich aktivita je závislá především na teplotě vzduchu. Začínají aktivovat, když teplota vzduchu přesáhne 6 °C (Hruška 1980). Zároveň i umístění hnízda ovlivňuje zatemnění porostu (Véle, Holuša 2008). Na studovaném území převažují primárně tmavé smrkové porosty, proto byla hnízda situována u cest, kde byl porost volnější a na mraveniště i jeho potravní teritorium dopadalo více slunečního záření.

K efektivnímu využití slunečního záření mívají hnízda lesních mravenců většinou jižní až východní expozici (Romey 2002, Horstmann, Schmid 1986, Hruška 1980). Kromě přímé absorpce slunečního záření hnízdní kupou může být dosaženo zvýšení teploty v hnízdě také tzv. sluněním. Hruška (1980) popisuje slunění jako děj, kdy dělnice brzy na jaře vylézají na povrch kupy, nechávají se nahřát sluncem a poté se vracejí do nitra kupy, kde předávají teplo mraveništi (*heat basking*). Slunění mravenců je běžným jevem a je popsáno mnoha autory nejen u lesních mravenců (např. Hruška 1980, Rosengren a kol. 1987, Barton a kol. 2002). Gösswald (1951 in Punttila a kol. 1994) potvrzuje, že na úspěchu kolonie se velkou měrou podílí teplota, a to zejména v době kladení vajíček. Z jeho výsledků vyplývá, že při vysoké teplotě bylo oplodněno větší množství vajíček. Banschbach a kol. (1997) zjistili, že ve slunných mikrohabitatech mají kolonie také výhodu ve zrychlení vývoje potomků. Mabelis (1984) ve své práci uvádí, že u druhu *F. polycтена* jsou sezónní cykly, kdy se hranice teritorií formují a pohybují podle teploty, když teplota stoupne, mravenci začnou lovit a

rozšiřovat své teritorium (prodlužovat své cestičky) dokud nenarazí na sousední kolonii. Tvar potravních teritorií, kopírující osluněnější okraje cest, tudíž mohl být adaptivní i z pohledu slunění lovicích mravenců. Mravenec, pohybující se v teplém prostředí může také předávat po návratu do hnízda své teplo kolonii.

Přestože se mravenci při sběru potravy pohybovali směrem od hnízda převážně podél silnice, jedinci z hnízd situovaných v blízkosti jiného konspecifického hnízda vyhledávali potravní zdroje ve směrech opačných, než bylo umístěno cizí hnízdo. Tímto způsobem se potravní teritoria sousedících hnízd nepřekrývaly. Plocha potravního areálu byla u osamocených hnízd a u hnízd situovaných v blízkosti jiného konspecifického hnízda přibližně stejná, ale jedinci si kompenzovali přítomnost cizího hnízda změnou tvaru potravního teritoria. Toto formování teritorií pod vlivem blízkosti jiných kolonií je u mravenců dobře doloženo (Adams 2016).

Pro zjištění nepříbuznosti hnízd, která byla v blízkosti jiného konspecifického hnízda, jsem provedla test agresivity, kterým jsem zjistila, že hnízda nejsou příbuzná, jelikož jedinci vykazovali agresivní chování výhradně vůči jedincům z druhého hnízda. To odpovídá výsledkům mé bakalářské práce, kde jsem zjistila, že vliv vzdálenosti hnízd na míru agrese není signifikantní, ale že mravenci jsou nejagresivnější na jedince z hnízd vzdálených kolem 0,5 km, a pak až kolem 3,5 km. To by mohlo znamenat, že obvyklá vzdálenost zakládání dceřiných kolonií je někde mezi 1,5 km – 2 km (Kuncová 2014).

Agrese vůči nepříbuzným druhům může během roku klesat a potravní teritoria se mohou překrývat (De Bruyn 1978, Mabelis 1979). Já jsem na rozdíl od nich žádné změny během sezóny ve tvaru teritoria jednotlivých hnízd nezaznamenala, nicméně jsem nesledovala přítomnost mravenců jiných druhů než rodu *Formica*. Stabilita potravních teritorií mohla být způsobena tím, že potravní zdroje jsou během celé sezóny stabilní. Nicméně pokud by mravenci v září zvětšili své potravní teritorium, tak bych to nemusela pomocí návnad umístěných tři, šest a devět metrů od hnízda zaznamenat – atraktivní návnady by stále lákaly obdobné množství mravenců. Také je však možné, že se potravní zdroje v průběhu roku vyčerpávaly, což však bylo kompenzováno menší velikostí kolonie (počtem mravenců na návnadách). Pomocí použitých metod nedokáži posoudit validitu jednotlivých vysvětlení.

Nároky na potravu se mohou v průběhu sezóny měnit (Iakovlev a kol. 2017), odrážejí mj. i aktivitu mravenců. Ve sledovaném období, tj. v červnu až září 2016,



jedinci plně aktivovali. Naproti tomu v roce 2013, kdy jsem prováděla pilotní průzkum a testování metodiky, byl nadprůměrně teplý červen a srpen a mravenci nejevili o cukernaté ani o živočišné návnady zájem. V červnu byla průměrná teplota 19,5 °C, což je o 2,8 °C tepleji, než dlouhodobý průměr a v srpnu byla průměrná teplota 17,7 °C, tedy o 1,5 °C tepleji, než je dlouhodobý průměr. Nezáměr o návnady mohl být způsobený tím, že u některých druhů klesá se stoupající teplotou aktivita. Např. Lopéz a kol. (1992) při svých výzkumech zjistili, že dělnice druhu *Messor barbarus* (Linnaeus, 1767) shání potravu v teplotním rozsahu od 3 do 36 °C, přičemž preferovaly chladnější teploty svého okolí a při vysokých teplotách se vracely do hnízda. Také z výzkumu Stébelské (2007) je zřejmé, že u většiny druhů byla vyšší aktivita na návnadách zaznamenána při teplotách v rozmezí 15-20 °C a se stoupající teplotou aktivita na návnadách u většiny druhů klesala. I Elmes a Wardlaw (1982) zjistili, že pro zakládání hnízd *M. ruginodis* vyhledával chladnější teploty. Potvrdili to i u druhu *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), který preferoval teplotu pohybující se kolem 20 °C a vyhýbal se teplotám přesahující 22 °C. Schejbal (2016) ve své práci uvádí, že druh *F. lugubris* má větší nároky na vlhkost a je odolnější vůči nižším teplotám. Lze tedy předpokládat, že druh *F. lugubris* má na studované lokalitě užší ekologickou valenci k teplotám.

## Závěr

V první části diplomové práce byly shrnuty obecné poznatky o potravní biologii lesních mravenců, dynamice početnosti a teritoriálnímu chování u mravenců. U lesních mravenců bylo pozorováno mnoho rozličných strategií sběru potravy. A to jak strategií individuálních, tak i kolektivních. Mravenci jsou obvykle polyfágové a konzumují různé typy potravy, od rostlinné přes živočišnou až po odumřelé zbytky.

V druhé části byl proveden výzkum, jehož hlavním cílem bylo prostudovat pomocí návnad (med, tuňák) potravní areál mravence *F. lugubris* na lokalitě Kamenný vrch (CHKO Žďárské vrchy, Kraj Vysočina), zjistit rozdíly v potravním chování v různých obdobích roku a srovnat velikost a tvar potravního teritoria u hnízd osamocených a u hnízd situovaných v blízkosti cizích konspecifických hnízd.

Tvar potravního teritoria závisel na tom, zda bylo hnízdo osamocené nebo jestli se nacházelo v blízkosti cizího konspecifického hnízda. Jedinci z osamocených hnízd vyhledávali potravu všemi směry (nejčastěji oběma směry podél silnice, jelikož hnízda jsou na lokalitě pouze v blízkosti cest), naopak jedinci z hnízd situovaných v blízkosti jiného konspecifického hnízda vyhledávali potravní zdroje ve směrech opačných, než bylo umístěno cizí hnízdo a obvykle nevstupovali za hranice cizího teritoria. Tvar potravního teritoria, tj. protáhlý podél silnice, byl zřejmě ovlivněn světelnými podmínkami. Mravenci se rádi pohybují i staví hnízda na prosvětlených místech.

Mravenci upřednostňovali ve sledovaném období živočišnou potravu před rostlinnou, což pravděpodobně vypovídá o významu proteinové složky v potravě *F. lugubris*. Během sezóny nebyly pozorovány změny v tvaru potravního areálu, pouze poklesl celkový počet mravenců na návnadách.

## Literatura

ADAMS E. S. 2016: Territoriality in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review *Myrmecol. News* 23: 101-118

ANDERSEN A. N., BLUM M. S., JONES T. H. 1991: Venom alkaloids in *Monomorium rothsteini* Forel repel other ants – is this the secret to success by *Monomorium* in Australian ant communities? *Oecologia* 88: 157–160

AOPK ČR. Správa CHKO Žďárské vrchy. AOPK ČR [online]. © 2017 [cit. 20. 4. 2017]. Dostupné z: <http://zdarskevrchy.ochranaprirody.cz/zakladni-udaje-o-chko/charakteristika-oblasti/>.

BANSCHBACH V. S., LEVIT N., HERBERS J. M., 1997: Nest temperatures and thermal preferences of a forest ant species: is seasonal polydomy a thermoregulatory mechanism. *Insectes Sociaux* 44: 109-122.

BARTON K. E., SANDERS N. J., GORDON D. M. 2002: The effect of proximity and colony age on interspecific competition between the desert ants *Pogonomyrmex barbatus* and *Aphaenogaster cockerelli*. *American Midland Naturalist* 148 s. 376-382

BEZDĚČKA P. 1982: Biologie lesních mravenců a inventarizace jejich hnízd. Metodická příručka Akce Formica č. 1, Příručka ochrany přírody: 31 s.

BEZDĚČKA P., BEZDĚČKOVÁ K. 2011: Rozšíření mravence *Formica lugubris* v České republice. Distribution of ant *Formica lugubris* in the Czech Republic. *Formica* 13: 9–12.

BLÜTHGEN N., FELDHAAR H. 2010: Food and Shelter: How Resources Influence Ant Ecology 115–136 str. In: LACH L., PARR C. L., ABBOTT K. L. (Eds): *Ant Ecology*. Oxford: Oxford university Press. 402 s.

BOLTON B. 2011: Family: Formicidae: Taxonomic history. – AntWeb. [www.antweb.org](http://www.antweb.org) [20. 11. 2011]

CARROLL C. R., JANZEN D. H. 1973: Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Systematics* 4: 231-257

CROWELL K. L. 1968: Rates of competitive exclusion by the Argentine ant in Bermuda. *Ecology* 49: 551-555

CULEK M., GRULICH V., LAŠTŮVKA Z., DIVÍŠEK; J. 2013: *Biogeografické regiony České republiky* [1 mapa]. 1. vyd. Brno: Masarykova univerzita. 447 s. ISBN 978-80-210-6693-9.

ČESKÁ GEOLOGICKÁ SLUŽBA. Mapové aplikace: Půdní mapa ČR 1 : 50 000. *Česká geologická služba* [online]. [cit. 20. 4. 2017]. Dostupné z: <http://mapy.geology.cz/pudy/>.

DE BRUYN G. J. 1978: Food territories in *Formica polyctena* FOERST. *Netherlands Journal of Zoology* 28: 55-61.

DE BRUYN G. J., MABELIS A. A. 1972: Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in *Formica*. *Ekol. Pol.* 20: 93-101

DLUSSKIJ G. M. 1967: Muravji roda *Formica*. Nauka, Moskva, 235 pp

DOMISCH T., FINER L., OHASHI M., RISCH, A. C., SUNDSTRÖM L., NIEMELÄ P., JURGENSEN M. F. 2006: Contribution of red wood ant mounds to forest floor CO<sub>2</sub> efflux in boreal coniferous forests. *Soil Biol. Biochem.* 38: 2425–2433

ELMES G. W., WARDLAW J. C., 1982: A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis* living at two sites in the south of England. II. Effect of above-nest vegetation. *Journal of Animal Ecology* 51: 665 – 680.

ELTON C. 1932: Territory among wood ants (*Formica rufa* L.) at Picket Hill. J Anim. Ecol. 1: 69-76

FELLERS J. H. 1987: Interference and exploitation in a guild of woodland ants. Ecology 68: 1466–78.

FISCHER R. C., RICHTER A., HADACEK F., MAYER V. 2008: Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. Oecologia 155: 539–47.

FROUZ J., JILKOVÁ V. 2008: The effects of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecological News. 11: 191–199.

GAMMANS N., BULLOCK J. M., SCHONROGGE K. 2005: Ant benefits in a seed dispersal mutualism. Oecologia 146: 43–9.

GORDON D. M., WAGNER D. 1997: Neighbourhood density and reproductive potential in harvester ants. Oecologia 109: 556–560.

HASKINS C. P., HASKINS E. F. 1965: *Pheidolemegacephala* vs. *Iridomyrmex humilis* in the Bahamas. Ecology 46: 736-740.

HÖLLDOBLER B., WILSON E. O. 1990: The ants. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, 732 pp

HÖLLDOBLER B., WILSON E. O. 1997: Cesta k mravencům. 1. vyd. Praha: Academia. 198 s. ISBN 80-200-0612-5.

HORSTMANN K., SCHMID H. 1986: Temperature regulation in nests of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). Entomologia Generalis 11, s. 229-236

HRUŠKA J. 1980: Lesní mravenci. Krajské středisko státní památkové péče a ochrany přírody, Ústí nad Labem. 34 str.

HRUŠKA J. 1982: Akce *Formica* – Metodická příručka č. 2. Ochrana a racionální využití mravenců rodu *Formica*. OV ČSOP, Prachatice, 38 str.

IAKOVLEV I. K., NOVGORODOVA T. A., TIUNOV A. V., REZNIKOVA, Z. I. 2017: Trophic position and seasonal changes in the diet of the red wood ant *Formica aquilonia* as indicated by stable isotope analysis. *Ecol Entomol* 42: 263–272.

KOVACH W. L. 2009: *Oriana – Circular Statistics for Windows, ver. 3*. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U. K.

KUNCOVÁ N. 2012: Lesní mravenci Kamenného vrchu (okr. Žďár nad Sázavou, kraj Vysočina). *Formica* 14: 20–21.

KUNCOVÁ N. 2014: Rozpoznávání příslušníků téhož hnízda u mravence *Formica lugubris*. Bakalářská práce, Katedra ekologie a životního prostředí, PřF UP, Olomouc, 20 s.

LACH L., PARR C. L., ABBOTT K. L. 2010: *Ant Ecology*. New York, Oxford University Press, 429 p

LEVINGS S. C., TRANIELLO J. F. A. 1981: Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche* 88: 265–319.

LOPÉZ F., SERRANO J. M., ACOSTA F. J., 1992: Temperature-vegetation structure interaction: the effect on the activity of the ant *Messor barbarus* (L.). *Vegetatio* 99-100: 119-128.

MABELIS A. 1979: Nest splitting by the red wood ant *Formica polyctena*. *Netherlands Journal of Zoology* 29: 109–126.

MABELIS A. 1984: Aggression in wood ants (*Formica polyctena* Foerst., Hymenoptera, Formicidae). *Aggr. Behav.*, 10: 47–53.

NATION J. L. 2002: *Insect Physiology and Biochemistry*. CRC Press, Boca Raton.

- NENADÁL S. 1995: Lesní mravenci s. str. *Formica* (Hymenoptera) *Formica* Linneaus, 1758 v CHKO Žďarské vrchy. Vlastivědný sborník Vysočiny, Oddíl věd přírodních 12:99–103.
- PARR C. L., GIBB H. 2010: Competition and the Role of Dominant Ants, 77–96 str. In: LACH L., PARR C. L., ABBOTT K. L. (Eds): *Ant Ecology*. Oxford: Oxford university Press. 402 s.
- PEREIRA H. M., BERGMAN A., ROUGHGARDEN J. 2003: Socially Stable Territories: The Negotiation of Space by Interacting Foragers. *American naturalist* 161: 143–152.
- RISCH A. C., JÜRGENSEN M. F., PAGE-DUMROESE D. S., SCHÜTZ M. 2005: The contribution of red wood ants to soil C and N pools and CO<sub>2</sub> emissions in subalpine forests. *Ecology* 86: 419–430.
- ROBINSON E. J. H., TOFILSKI A., RATNIEKS F. L. W. 2008: The use of native and non-native tree species for foraging and nesting habitat by the wood-ant *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 11, 1-7.
- ROMEY W. L. 2002: Does harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*, shape its mound to catch the morning sun? *The Southwestern Naturalist* 47, s. 175-181
- ROSENGREN R. 1971: Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica*. *Acta Zool Fennica* 133: 100-106
- ROSENGREN R., FORTELIUS W., LINDSTRÖM K., LUTHER A. 1987: Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 24, s. 147-155
- SANDERS D., VAN VEEN F. J. F. 2011: Ecosystem engineering and predation: the multitrophic impact of two ant species. *Journal of Animal Ecology*. 80: 569–576.

SAVOLAINEN R., VEPSÄLÄINEN K., WUORENRINNE H. 1989: Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oecologia* 81: 481–486.

SEIFERT B. 1996: Ameisen beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag, Augsburg 351 s.

SEIFERT B. 2000: A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* Müller, 1923 (Hymenoptera: Formicidae). *Zoosystema* 22: 517–568.

SEIFERT B. 2007: Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. Lutra Verlag- und Vertriebsgesellschaft, Tauer 368 s.

SCHEJBAL M. 2016: Distribuce hnízd mravenců rodu *Formica*. Bakalářská práce, Katedra botaniky PpF UP, Olomouc, 48 s.

STARÝ B. 1987: Užitečný hmyz v ochraně lesa. Státní zemědělské nakladatelství v Praze, Praha, 104s.

STÉBELSKÁ E. 2007: Vliv lesního hospodaření na společenstva mravenců ve smrkových monokulturách. Diplomová práce, Katedra ekologie a životního prostředí PpF UP, Olomouc 49 s.

STRADLING D. J. 1978: Food and feeding habits of ants. In M. V. Brian, ed. *Production Ecology of Ants and Termites*, str 81–106. Cambridge University Press, Cambridge.

VÉLE, A., HOLUŠA, J. 2008: Impact of vegetation removal on the temperature and moisture content of red wood ant nests. *Insectes Sociaux*, roč. 55, č. 4, s. 364-369. ISSN: 0020-1812.

WIERNASZ D. C., COLE B. J. 1995: Spatial-distribution of *Pogonomyrmex occidentalis* recruitment, mortality and overdispersion. *Journal of Animal Ecology* 64, 36, 519–527.



WILSON E. O. 1971: *The Insect Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

ZACHAROV A. A. 1984: *Sociální struktury mravenišť*. Český svaz ochránců přírody, Prachatice, 107s.

AntWeb [online]. USA: California, 2011. [cit. 6. 5. 2017]. Dostupné z URL: <http://www.antweb.org/>

## **Přílohy**

Příloha 1 - jedinci *F. lugubris* na návnadách

Příloha 2 - detail jedinců *F. lugubris* na bílkovinné návnadě

Příloha 3 - směry jedinců *F. lugubris* na návnadách u hnízd v různých obdobích roku



Příloha 1 - jedinci *F. lugubris* na návnadách



Příloha 2 - detail jedinců *F. lugubris* na bílkovinné návnadě

Příloha 3 - směry jedinců *F. lugubris* na návradách u hnízd v různých obdobích roku

