

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Vliv změn v lesních porostech na stav a vývoj populace
mravence *Formica aquilonia* na hoře Klet'**

Bakalářská práce

Josef Němec

Školitel: Mgr. Jiří Tůma

Školitel specialista, konzultant: RNDr. Petr Klimeš Ph.D

České Budějovice 2020

Bakalářská práce:

Němec, J., 2020: Vliv změn v lesních porostech na stav a vývoj populace mravence *Formica aquilonia* na hoře Klet'. (Impact of changes in forest environment on the state and development of population of *Formica aquilonia* ants on the Klet' mountain. Bc. Thesis, in Czech) – 30 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotation:

This thesis reviews the role of red wood ants (*Formica* s. str.) in forest ecosystems and the impact of changes in forest environment on their population. In the practical part, it investigates the impact wind-throw Kyrill and salvage logging on large nest complex of protected *Formica aquilonia* ants on the Klet' mountain. This is done by combining and evaluating historical data with currently collected data of the nests distribution and their characteristics. We showed that the wind throw and subsequential salvage logging decreased the number of nests only temporarily and the impacted clear-cuts were well recolonized by *F. aquilonia* after twelve years. Nevertheless, the nests were smaller and their future success is questionable due to still changing environmental conditions. Interestingly, a threatened xenobiont ant *Formicoxenus nitidulus* was found in 23 % of the *F. aquilonia* nest in 2019.

Prohlášení:

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 19. 5. 2020

Poděkování:

Děkuji svému školiteli Jiřímu Tůmovi za důležité připomínky, trpělivost a odborné vedení mé práce a stejně tak Petru Klimešovi za cenné rady v oblasti statistického vyhodnocení výsledků a jejich interpretace. Dále bych chtěl poděkovat Stanislavu Grillovi za pomoc s převedením dat v programu GIS a Aleně Vítové z CHKO Blanský les za veškeré poskytnuté materiály z předchozích mapování, bez kterých by nebylo možné tuto práci dokončit. V neposlední řadě pak své rodině a přátelům za podporu při studiu.

1. ÚVOD.....	1
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	2
2.1. CHARAKTERISTIKA MRAVENCŮ.....	2
2.2. XENOBIONTI A FORMICOXENUS NITIDULUS.....	3
2.3. ROD FORMICA.....	4
2.4. VÝZNAM MRAVENCŮ RODU FORMICA V LESNÍM EKOSYSTÉMU.....	5
2.4.1 Sběr potravy.....	5
2.4.2. Stavba hnízd a význam mikroorganismů.....	7
2.4.3 Vliv těžby dřeva na populace lesních mravenců	8
2.5 <i>FORMICA AQUILONIA</i> Yarrow, 1955	10
2.5.1 Rozšíření <i>F. aquilonia</i> ve světě a v Čechách.....	10
2.5.2 Předchozí výzkum populace mravenců rodu <i>Formica</i> na Kleti.....	11
3. METODIKA.....	12
4. VÝSLEDKY.....	15
5. DISKUSE	20
6. LITERATURA	23
7. PŘÍLOHY	26

1. ÚVOD

Studium mravenců, je velmi důležitou součástí poznávání funkce ekosystémů. Mravenci mají vliv na celou řadu procesů a najdeme u nich příklady mnoha různých životních strategií. Každá z těchto strategií ovlivňuje různým způsobem ostatní složky ekosystému. V našich podmínkách jsou mravenci takřka všudypřítomní. Plní úlohu predátorů, kořisti i býložravců, dále jsou důležití pro dekompozici organického materiálu a bioturbaci půdy. Tyto funkce v temperátních lesních ekosystémech plní zejména mravenci rodu *Formica*.

Mravenci tohoto rodu často tvoří soustavy hnízd, rozkládající se na poměrně velké ploše. Mezi největší na našem území patří populace vzácných mravenců boreálních *Formica aquilonia* (podč. Formicinae, podrod *Formica*) na jižním svahu hory Klet' v CHKO Blanský les. Tato populace byla v posledních letech ovlivněna orkámem Kyrill (2007) a zvláště pak následnou kalamitní těžbou, která na zasažených plochách poškodila tehdy přítomná hnízda. Přesný dopad kalamity však neznáme a není jasné, zda se hnízda stihla obnovit, neboť data za posledních 10 let chybí. Tato práce si tedy klade za cíl odhadnout vliv zásahu orkánu na mravence v oblasti Kletě, s využitím starších mapových a datových podkladů poskytnutých mapovateli CHKO Blanský les před (2003-2004) a po orkánu (2008) a nově sebraných vlastních dat v roce 2019.

Hnízda lesních mravenců rodu *Formica* jsou také prostředím pro výskyt některých inkvilinních a zvláště xenobiontních druhů mravenců, kteří s nimi hnízdo sdílí a přiživují se na jejich potravě. Takovým příživníkem může být například drobný mravenec *Formicoxenus nitidulus* (Härkönen a Sorvari, 2016).

Tato bakalářská práce si klade následující cíle:

- A) Vypracovat literární rešerši o ekologii temperátních mravenců rodu *Formica*, zejména druhů z podrodu *Formica* s. str., jejich ekologickou funkci v ekosystému lesů a dopady disturbancí na jejich populace.
- B) Zjistit současný stav a dlouhodobý vývoj populace (mezi lety 2003 – 2019) mravence *Formica aquilonia* na Kleti a odhadnout dopad orkánu Kyrill na jeho populaci.

Předpoklad – počty hnízd budou fluktuovat v čase, ale celkově budou na plochách zasažených orkámem a následnou těžbou nižší než na kontrolních plochách. Velikost hnízd bude rovněž negativně ovlivněna zásahem orkánu. Zastínění hnízd (ukazatel zapojenosti lesa) bude mít naopak pozitivní vliv na jejich velikost.

- C) Zjistit poměr hnízd mravence *Formica aquilonia* obsazených inkvilinním mravencem *Formicoxenus nitidulus* a porovnat, zda se jeho výskyt liší mezi hnízdy na plochách poškozených orkámem a na kontrolních plochách lesa.

Předpoklad – přítomnost mravence *Formicoxenus nitidulus* bude prokázána v 60 % hnízd hostitelského mravence *Formica aquilonia* na kontrolních plochách (podle Härkönen a Sorvari, 2016). Počet xenobiontů bude nižší v hnízdech zasažených orkámem.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1. CHARAKTERISTIKA MRAVENCŮ

Mravenci patří do řádu Hymenoptera a čeledi Formicidae. Společně například se včelami a termity patří mezi nejpokročilejší eusociální hmyz a jsou bezesporu velice úspěšnou a široce rozšířenou skupinou hmyzu. Oblast jejich rozšíření zahrnuje většinu povrchu Země s výjimkou nejchladnějších míst, jako Antarktida a arktické oblasti (Lach et al. 2009), nebo některé izolované ostrovy. Díky potravním a anatomickým specializacím obsadili širokou škálu různých prostředí, počínaje půdou přes opad a mrtvé dřevo, nejrůznější dutiny rostlin, až po koruny stromů (Wilson a Hölldobler, 1997). Na světě je v současné době popsáno kolem 16 200 druhů, z toho v Evropě kolem 600 druhů a na území České Republiky 117 druhů (Antweb.org).

Z fosilního záznamu víme, že první mravenci existovali už ve svrchní Křídě před více než 100 mil. lety. Na základě fosilií uchovaných v jantaru byli popsáni jako podčeleď Sphecomyrminae (Wilson a Hölldobler, 2005). Vzhledově se moc neliší od vos, i co se týče morfologie tykadel, která ještě nejsou tak výrazně lomená. Těmto „protomravencům“ jsou z dnes žijících druhů nejpříbuznější mravenci rodu *Nothomyrmecia* (*N. macrops*) popsaný roku 1934 z Austrálie. Tento druh má stále morfologii podobnou vosám s jednoduchou tělní stopkou a symetrickými, zubatými kusadly (Wilson a Hölldobler, 1995). Ovšem v poslední

době se jako fylogeneticky nejbazálnější uvádí jihoamerický půdní mravenec *Martialis heureka* popsáný v roce 2008 (Antwiki.org). Fylogeneticky jsou dnes mravenci řazeni do nadčeledi Vespoidea, jako sesterská skupina včel – Apoidea (Johnson et al. 2013).

Mravenci jsou charakterističtí eusociálním způsobem života a zvláště pak dělením na jednotlivé kasty v rámci jedné kolonie. Počet kast se může u různých druhů lišit, ale základem jsou pohlavní jedinci, tedy především královna kladoucí vajíčka a sterilní dělnice, které se starají o královnu, larvy a další potřeby kolonie. Z tohoto uspořádání plyne nesporná výhoda a produktivita mravenčí společnosti, která tkví v dělbě práce, tzv polyethismus, mezi jednotlivé specializované kasty (Wilson a Hölldobler, 1997).

Další předností sociálního uspořádání kolonie mravenců je altruistické chování dělnic vůči sobě a chemická komunikace prostřednictvím feromonů. Chemická komunikace sice není přítomna jen u mravenců, ale právě u nich je nejspíše nejvíce rozvinuta (Wilson a Hölldobler, 1990).

Po morfologické a anatomické stránce jsou mravenci charakterističtí několika znaky, jimž se v současnosti přikládá největší váha. Jsou to jednak lomená tykadla a na jedno či dvoučlenné stopce připojený zadeček. Tyto články se nazývají petiolus a postpetiolus. Takové uspořádání umožňuje mravencům vysokou pohyblivost zadečku a tudíž širší použití žihadla nebo acidoporu při rozprašování kyseliny nebo snazší zanechávání pachových stop na podkladu či šíření feromonů.

Ovšem nejcharakterističtějším znakem pro mravence, kterým se liší od dalších zástupců hmyzu, jsou metapleurální žlázy umístěné na hrudi. Tyto žlázy vylučují sekret, který má antimikrobiální a fungicidní účinky a mravenci jej používají k dezinfekci a potlačování růstu bakteriálních kolonií a hub uvnitř hnízda i na nich samotných (Yek a Muller, 2011). Metapleurální žlázy jsou tedy důležité zvláště pro mravence obývající podzemní prostory, které je třeba udržovat čisté, hlavně kvůli larvám a kuklám, které by jinak ve vlhkém prostředí mohly být snadno napadené plísněmi. Někteří stromoví mravenci však tyto žlázy druhotně ztratili (Pech, 2014).

2.2. XENOBIONTI A FORMICOXENUS NITIDULUS

Sociálně parazitické mravence lze rozdělit do několika skupin: xenobionti (soužití dvou druhů mravenců v jednom hnízdě), dočasní parazité (hnízdo zakládají paraziticky v hnízdech jiného druhu), permanentní parazité s otrokářským chováním a permanentní parazité bez otrokářského chování (inkvilinie). Mravenci z rodu *Formicoxenus*

(Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) se řadí ke xenobiontním druhům společně třeba s některými druhy rodu *Leptothorax*. Ke zvláštnostem mravenců rodu *Formicoxenus* patří především to, že se pohybují volně po hostitelském hnízdě a na rozdíl od dalších parazitických mravenců vychovávají vlastní potomstvo (Bushinger, 2009). Další zajímavostí těchto mravenců je jejich odlišná strategie ochrany před hostiteli. Zatímco mnoho parazitických druhů využívá tzv. chemické mimikry, kdy napodobují pach hostitelského hnízda, mravenci z rodu *Formicoxenus* využívají přesně opačný efekt, tedy odstrašující nebo odpudivé látky (Martin et al. 2007), díky kterým je ostatní mravenci ignorují a pokud se jim jinak drobné a rychlé parazity i přes to podaří chytit, ihned je upustí (Robinson, 2005, Martin et al. 2007). Tato metoda je zřejmě efektivní a tyto parazité ji využívají nejspíše proto, že na rozdíl od jiných parazitů nejsou hostitelsky tolik specifičtí, ale obývají hnízda minimálně devíti druhů mravenců rodu *Formica* (Busch, 2001, Czechowski, 2002).

V našich podmínkách se vyskytuje jen jediný druh rodu *Formicoxenus* a to *Formicoxenus nitidulus*. Tento druh je v databázích IUCN veden v kategorii ohrožených druhů (kategorie: Vulnerable, IUCN-2.3) a jeho případné nalezení v hnízdech mravenců rodu *Formica* je tedy poměrně zajímavým fenoménem s ohledem na již chráněné hostitelské mravence.

2.3. ROD FORMICA

Všechny druhy rodu *Formica* mají holoarktické rozšíření (Antwiki.org). Najdeme je v Severní Americe, Evropě, Asii a několik málo druhů v severní Africe (AntMaps.org).

Rod *Formica* patří do podčeledi *Formicinae* a čítá dnes okolo 280 druhů (AntWiki.org), z čehož 20 druhů žije na území České Republiky. Celý rod se dále dělí na několik podrodů, z nichž u nás jsou zastoupeny podrody *Serviformica*, *Raptiformica*, *Coptoformica* a *Formica* s.str.

Druhy podrodu *Serviformica* si nestaví kupovitá hnízda z rostlinného materiálu, ale vyhledávají pukliny v zemi nebo se usidlují pod kůrou stromů. Některé druhy staví hlinité, nízké zemní kupy. Podrod *Raptiformica* je u nás zastoupen pouze otrokářským druhem *Formica sanguinea*, který si taktéž většinou nevytváří rozsáhlé kupy, ale hnízda vytváří v pařezech, kolem nichž si mohou vytvářet kupy z dostupného rostlinného materiálu. Podrod *Coptoformica* si staví menší kupy z jemného rostlinného materiálu a často vytváří větší společenstva. Do podrodu *Formica* s. str. patří typicky lesní mravenci, budující si kupy z

lesního materiálu, což je jehličí, drobné úlomky větviček atd. (Bezděčka, 2000). Tato práce se bude dále zabývat pouze podrodem *Formica* s. str.

Podrod *Formica* s. str., tedy praví lesní mravenci, je charakteristický stavbou rozměrných kup (Soudek, 1922), a velikostí dělnic pohybující se v rozmezí 4-9 mm a relativně shodným hnědorezavým zbarvením s tmavými skvrnami. Jak ukazuje práce ruských autorů Gilev, Mershchiev a Malyshev (2015), může se toto zbarvení mezi populacemi lišit, například při porovnání zbarvení mravenců jednoho druhu v různých částech Evropy.

2.4. VÝZNAM MRAVENCŮ RODU FORMICA V LESNÍM EKOSYSTÉMU

Lesní mravenci jsou velmi důležitou složkou lesního ekosystému. Jejich význam je rozmanitý. Jsou predátory i býložravci prostřednictvím svého hmyzu, podílí se na rozkladu mrtvých těl jiných organismů (Wilson a Hölldobler, 1990). Mimo predaci a dekompozici mrtvého materiálu se u nich ukazuje řada pozitivních interakcí s mnoha organismy, například s lišejníky, cévnatými rostlinami, mikroorganismy, myrmekofilními členovci a houbami (Päivinen et al. 2002, 2004). V neposlední řadě jsou lesní mravenci důležití pro provzdušnění a transport živin v půdě (Frouz et al. 2008). Podle některých autorů (např. Lyford, 1963, Paton et al. 1995) jsou mravenci v tomto směru podobně důležití, jako žížaly a někteří obratlovci.

2.4.1 Sběr potravy

Velký vliv na prostředí okolo mravenčích hnízd má získávání potravy a její následný rozklad v prostředí hnízda. Hlavní složkou potravy lesních mravenců je medovice což je tekutá směs nestrávených cukerných zbytků, kterou produkují mšice a jiný savý hmyz. Medovice tvoří 62-94 % jejich jídelníčku a je složena z 15-20 % cukru, 70 % vody a z několika málo procent aminokyselin (Rosengren a Sundström, 1991). Medovice málokdy tvoří méně než dvě třetiny „energie“ dopravené do hnízda (Whittaker, 1991). Odhady množství medovice, která je dopravena do hnízda během jednoho roku se v literatuře velmi liší, nejspíše kvůli různým druhům studovaných mravenců, různým podmínkám a pravděpodobně i použitou metodou. Nicméně odhady se pohybují někde mezi 155 – 200 litry medovice dopravené do hnízda během roku (Horstmann, 1974, Okland, 1930). Zoebelein (1957) uvádí výpočet ročního přísunu medovice, který dosahuje rozmezí 290 – 500 kg medovice na jedno hnízdo *Formica pratensis*. Z těchto údajů je tedy možné

odhadnout, že množství čistých cukrů, dopravených do hnízda za jeden rok se podle podmínek pohybuje mezi 30 – 100 kg.

Novgorodova (2015) ve své práci ukazuje přísnou organizaci mravenců *Formica aquilonia* při sbírání medovice, ochraně mšic a dopravě medovice do hnízda. Jednotlivé skupiny mravenců mají tendenci se vracet k jedné a té samé kolonii mšic, přičemž se rozdělují podle různých úloh. Skupina *pastevců* sbírá medovici, kterou předává další skupině, která medovici dopravuje do hnízda. Skupina *strážných/vojáků* brání mšice před jinými predátory a skupina *průzkumníků* pátrá po nových koloniích mšic. Individuální mravenci v takovém týmu provádí tyto úkony každý den a nestřídají se.

Druhou významnou složkou potravy je živočišná kořist, převážně hmyz, který je zdrojem bílkovin hlavně pro vyvíjející se larvy a kladoucí královnu (Lange, 1960). Souhrn sušiny potravy, která byla přinesena do hnízda za jeden rok u mravenců druhu *Formica polyctena*, činí v průměru 13-16 kg medovice a 25 kg sušiny živočišné kořisti (Frouz et al. 1997).

Sběr medovice a lov bezobratlých má vliv i na okolní stromy. Mravenci sbírající medovici od svého hmyzu, žijícího v korunách okolních stromů, brání jej před predátory a tím zvyšují jeho početnost v rámci stromu (Styrsky a Eubanks, 2007). To znamená, že populace mravenců bude silně redukovat počty predátorů tohoto hmyzu, ale také herbivorního hmyzu, působícího stromu škody okusem fotosyntetizujících částí (Billick et al. 2007, Sipura, 2002). Naproti tomu bude vysoký počet mšic působit stromu škody ve formě odsávání mízy. Její spotřeba se bude zvyšovat s množstvím mšic na stromě a jejich množství zase bude zvyšovat počet a velikost (myšleno počet dělnic) hnízd mravenců užívající tento strom. Dalo by se tedy říci, že čím víc mravenců bude bránit mšice, tím více asimilátů bude stromu odebráno.

Jak ale ukazuje práce Frouze et al. (2007), stromy, které rostou nejbližší hnízdům, tedy 0-1 m rostou podstatně rychleji, než třeba stromy rostoucí ve vzdálenosti 3-5 m od hnízda. Podle této práce tedy nejrychleji rostou stromy rostoucí mimo dosah dělnic (200 m), které jimi už nejsou nijak ovlivňovány. Druhý nejrychlejší růst lze pozorovat u stromů nejbližší hnízdům. Z toho lze vyvodit, že větší množství mšic udržované na stromě mravenci relativně méně škodí stromům, které rostou bezprostředně u hnízda, protože jeho okolí je poměrně bohaté na živiny a stromy tedy ztrátu snadněji nahradí. Naproti tomu stromy rostoucí ve střední vzdálenosti (3-50 m), které jsou v aktivním dosahu mravenců, ale už svými kořeny tolik nedosáhnou do blízkosti hnízda, rostou relativně pomaleji v důsledku udržování vysoké populace mšic bez výrazné náhrady živin z okolí hnízda. Stromy rostoucí ve vzdálenosti 200

metrů od nejbližšího hnízda už nejsou mravenci nijak ovlivňovány. Můžeme tedy spekulovat, že stromy v blízkém okolí hnízd sice trpí velkým množstvím svého hmyzu, tuto nevýhodu ale kompenzují čerpáním živin z hnízda. Navíc jsou tyto stromy mravenci výrazně chráněni proti škůdcům, což může být komparativní výhodou například při přemnožení těchto škůdců.

2.4.2. Stavba hnízd a význam mikroorganismů

Dalším faktorem ovlivňující okolní ekosystém je stavba hnízd, což jsou útvary, které v krajině vytrvávají desetiletí. Nadzemní část hnízdní kupy je tvořena převážně jehličím, malými větvičkami a kousky pryskyřice. U Eurasijských lesních mravenců dosahují tyto kupy velikostí od 0,3 – 1 m³ (Dlusskij, 1967, Frouz a Jílková, 2008). Velikosti jednotlivých hnízd, v různých oblastech a v závislosti na stáří kolonií, se mohou značně lišit. Důvodem je hlavně množství stavebního materiálu dostupného pro jednu kolonii. Největší hnízdní kupy mohou dosahovat výšky i dvou metrů, což předpokládá několik desítek kilogramů materiálu, přineseného z nejbližšího okolí.

Podzemní část hnízd je tvořena chodbičkami propojenými komůrkami, které slouží k ukládání zásob potravy, jako prostor pro jednotlivá vývojová stadia mravenců atp. Počet komůrek a jejich vzájemné propojení je důležité pro provzdušnění komplexu hnízda (Dlusskij, 1967). Uspořádání podzemní poloviny hnízda také umožňuje vytvářet specifické teplotní a vlhkostní podmínky, potřebné pro správný vývin plodu. Frouz et al. (2005) ukazuje, že v centru hnízd a zvláště v centru jejich podzemních částí, je vyšší koncentrace fosforu a dalších biogenních prvků, než v okolní půdě. Toto zvýšení koncentrací živin, společně s vhodným pH, může příznivě ovlivňovat růst rostlin v okolí (Zacharov et al. 1981).

Tyto podmínky a pozměněné mikroklima uvnitř hnízd lesních mravenců poskytuje prostor pro život dalších organismů. Jedná se třeba o myrmekofilní druhy hmyzu, ale největší význam mají půdní mikroorganismy a houby, které se v prostředí hnízd podílejí na mineralizaci organické hmoty (Petal, 1998, Lenoir et al. 2001). Rozkladné procesy uvnitř hnízd lesních mravenců uvolňují energii ve formě tepla. Tato produkce tepla společně s metabolickou energií mravenců je základem pro vytápění hnízd v a po zimním období, přičemž mravenci podporují činnost mikroorganismů přísunem rostlinného materiálu, medovice a pryskyřic. Zatímco rostlinné zbytky a medovice jsou pro mikroorganismy snadno rozložitelné, s rozkladem pryskyřic pomáhají houby, které jsou hlavně na jaře

v hnízdech nejaktivnější (Frouz et al. 2005). Činnost mikroorganismů má za následek i vyšší produkci CO₂, která dosahuje maxima během července. Z hnízda se tak může uvolňovat i šestinásobek množství CO₂, než z okolní půdy (Jílková, 2019).

2.4.3 Vliv těžby dřeva na populace lesních mravenců

Hlavním vlivem, kterým se tato práce zabývá, je změna lesního porostu obývaného mravenci v důsledku působení orkánu a následné těžby kalamitního dřeva. Tyto dva faktory mohou mít poměrně značný vliv na kolonie mravenců, které se nacházejí v těchto plochách, protože dochází k vytváření mýtin, které mravence přímo ovlivňují zvláště nedostatkem potravy.

Vytvoření mýtiny předchází kácení nebo odklizení padlých stromů po kalamitě. Tato těžba může způsobovat asi největší destrukci hnízd na zasažených plochách v důsledku pohybu techniky a odklizení dřeva, což přinejmenším mechanicky poškodí kupy hnízd a mnoho z nich může nenávratně zničit (Rosengren a Pamilo, 1978). Zničení hnízdní kupy znamená zároveň likvidaci nevylíhnutého potomstva, které se v ní vyvíjí. Mimo vlastní destrukci hnízd má pak tato činnost a její důsledky vliv i na populaci mravenců na dané lokalitě. Mnoho mravenců rodu *Formica* má polygynní kolonie, tedy případ, kdy je v hnízdě více plodných samic současně. Jejich životnost se pohybuje kolem 5 let (Keller a Genoud, 1997) a proto je nezbytné, aby byly nahrazovány novými královnami, které budou hnízdo dále udržovat při životě. Kvůli nedostatku zdrojů, ve vykácené oblasti, však může dojít k omezení produkce pohlavních jedinců, což může dále negativně ovlivnit místní populaci (Sorvari a Haakarainen, 2005, 2007).

Vykácení části lesa obývané mravenci, kteří se živili medovicí ze svého hmyzu žijícího na stromech, také může vést ke zmenšování tukových zásob jednotlivých dělnic v závislosti na vzdálenosti od dalších dostupných stromů. Toto snížení zásob dělnic může v důsledku vést buď ke zmenšení samotných dělnic nebo k uhynutí celé kolonie během přezimování (Sorvari a Hakkarainen, 2009, Sorvari et al. 2011). Jak bylo uvedeno výše, hlavní potravou dělnic je právě medovice (až z 94%), a pokud tato není v dostatečném množství dostupná v aktivním dosahu hnízda, budou velké dělnice chřádnout a nahradí je dělnice menší. Ve své práci (Sorvari et al. 2011) autoři uvádějí výsledky experimentu, kdy nechali zimovat dělnice z mýtin s menšími tukovými zásobami a dělnice z neporušeného lesa. Výsledky ukázaly, že počet přeživších dělnic pocházejících z mýtin byl o 20% menší, než u dělnic pocházejících z lesa.

Za zmínku však také stojí fakt, že tento zvrat v tělesné velikosti neplatí pro mladé královny u kterých k tomu nedochází buď v důsledku silnějších genetických predispozic k velikosti, nebo kvůli tomu, že dělnice je upřednostňují v krmení, pokud je potravy nedostatek (Haatanen a Sorvari, 2013), takže mladé královny jsou vždy +/- stejně velké. Dá se také spekulovat o tom, že dělnice, které vyžadují hlavně energeticky bohatou potravu ve formě cukrů, nedostatkem medovice chřadnou a budou tudíž nutně menší. Zato královny jsou krmeny převážně živočišnou potravou (Lange, 1960), které se i na mýtině dá sehnat dostatečné množství. V souvislosti s počasím je možné uvést další problém, který mají kolonie na mýtinách a to zhoršení schopnosti termoregulace. Ve vzrostlém lese je obecně vyšší vlhkost a nižší teplota. Hnízdo s vlhkou vrchní vrstvou materiálu pomaleji ztrácí teplotu než hnízdo proschlé. Hnízda na mýtinách jsou vystavena většímu působení větru a slunečního záření a tudíž dochází k prosychání vrchní vrstvy a v denní a noční teplotě jsou daleko větší rozdíly, než u hnízd v lesním porostu (Sorvari a Haakarainen, 2009). Toto větší střídání teplot uvnitř hnízda může mít negativní dopad na vývoj plodu, byť mravenci mohou tyto výkyvy do jisté míry regulovat přenášením larev a kukel do jiných částí hnízda, ale to na druhou stranu stojí více energie, kterou je těžké získat v oblasti, kde došlo ke ztrátě populace mšic (Sorvari, 2016). Hnízda, která jsou blízko lesního okraje, přežívají a reprodukují se úspěšněji (Sorvari, 2013).

Dalšími důsledky kácení může být oslabení imunitních reakcí dělnic, zhoršování jejich zdravotního stavu a zvýšením agresivity vůči jedincům ze sousedních hnízd. V hnízdech *Formica aquilonia* pocházejících z mýtin bylo zaznamenáno zhoršení imunitních reakcí u dělnic starých 1 rok a více (Sorvari et al. 2008). V té samé studii se však uvádí, že u mladých královen z mýtin je imunitní reakce naopak silnější, než u královen z lesa, což může být způsobeno tím, že na mladých královnách leží reprodukční úspěch kolonie.

U stejného druhu bylo pozorováno zvýšení agresivního chování mezi sousedními koloniemi na mýtině, které se vůči sobě chovaly mnohem agresivněji, než kolonie v lese (Sorvari a Haakarainen, 2004). Sorvari et al. (2008) uvádí, že u těchto agresivnějších dělnic z mýtin byly laboratorně potvrzeny změny profilu kutikulárních uhlovodíků (CHC) v závislosti se změnou složení a hlavně množstvím potravy. Tato změna CHC tedy může být zodpovědná za zvýšení agresivity mezi blízkými koloniemi a opět vyžaduje energii navíc.

Dalším jevem, který může být zodpovědný za vytváření mýtin je oheň, i když v České Republice jde o poměrně vzácný jev, hlavně co se týče rozsáhlých lesních požárů. Jako dobrý příklad může posloužit zpráva z roku 2013, kdy bylo hlášeno 666 požárů o celkové ploše 92 ha (Vonášek a Lukeš, 2014). Podobně jako těžba může požár ovlivňovat

mravence několika způsoby, buď je přímo usmrtí nebo ovlivní okolní prostředí, které má pak přímý vliv na mravence. Eventuálního přežití mohou mravenci docílit buď včasnou migrací do podzemních částí hnízda, nebo dočasným opuštěním zasaženého území (Gongalska et al. 2012), přičemž abundance i diverzita mravenců se výrazně snižuje ihned po požáru (Doamba et al. 2014). Nicméně do takto disturbovaných oblastí se mravenci postupně znovu vracejí a již rok po požáru je lze na plochách ne zcela zničených ohněm (semidisturbovaných) najít (Véle et al. 2015).

Je tedy patrné, že tak zásadní změny v prostředí, jako těžba nebo požár, mají velký vliv na mravenčí kolonie a mohou značně ovlivnit, jejich další vývoj. Hlavní změnou, se kterou se kolonie v takové oblasti musí potýkat, je náhlý nedostatek potravy, který, pokud přetrvává, se může projevit na velikosti jednotlivých dělnic, jejich zdravotním stavu a chování, a také zmenšení tukových zásob, což může vést k uhynutí celé kolonie během přezimování. Výše popsané efekty, které má náhlý přechod z lesního prostředí na mýtinu, lze zřejmě obecně aplikovat na mravence z podrodu *Formica* s. str. v lesních ekosystémech mírného pásma. Další část této práce se bude zabývat čistě druhem *Formica aquilonia*.

2.5 FORMICA AQUILONIA Yarrow, 1955

Formica aquilonia (Yarrow, 1955) je Palearktický druh lesních mravenců, který si stejně jako naši běžní lesní mravenci, staví kupovitě hnízdo z lesního substrátu a plní stejné ekologické funkce. Podobně jako ostatní druhy lesních mravenců má rezavé zbarvení těla s tmavými skvrnami na hlavě a středohrudí. Velikost tmavých skvrn se může lišit velikostí i intenzitou vybarvení (Gilev et al. 2015). Základními znaky tohoto druhu tedy jsou řídké polovzpřímené až vzpřímené, relativně krátké chlupy po stranách týlu hlavy a řídké ochlupení středohrudí (Czechowski, 2002). Ochlupení se může podobně jako zbarvení lišit nebo úplně chybět (AntWiki.org). Dále Bezděčka (2000) u tohoto druhu poukazuje rovněž na silný mezihnízdni kolonialismus, jemnější substrát kupy a nejčastěji oblý až homolovitý tvar hnízda. Z pozorování bylo patrné, že dělnice jsou v průměru výrazně menší, než u ostatních druhů podrodu *Formica* s. str.

2.5.1 Rozšíření *F. aquilonia* ve světě a v Čechách

Formica aquilonia je běžným druhem v boreálních jehličnatých lesích Skandinávie a Ruska. Preferuje chladnější podnebí a v jiných částech Evropy jej lze nalézt pouze ve

vyšších polohách. Jednou z větších oblastí jeho výskytu jsou Alpy, kde se vyskytuje jako vyloženě horský druh ve výškách od 600-2500 m.n.m. Druhým centrem výskytu v Evropě je sever Velké Británie a Skandinávie (Gösswald, 1989). Pro nás jsou významné dvě lokality z Čech. Jedná se o lokalitu Kapelung v Novohradských horách (Daďourek, 1999) a jižní svah Kletě v CHKO Blanský les (inventarizace Miles, 2000, Miles a Nešpor, 2003).

V roce 2015 však vyšel článek (Velé et. al. 2015), který se zabývá sukcesí mravenců na spáleništích v Národním parku České Švýcarsko a ve kterém je *F. aquilonia* uvedena. Je tedy možné, že se tento druh vyskytuje i v dalších místech ČR, jen je dosud buď přehlížen nebo chybně určován jako některý běžnější druh.

2.5.2 Předchozí výzkum populace mravenců rodu *Formica* na Kleti

Jednu z prvních zpráv o výskytu *F. aquilonia* na Kleti podal Miles v roce 2000, kdy probíhala inventarizace navazující na předešlé výzkumy. Jejím cílem bylo zjištění četnosti a druhového složení lesních mravenců. Jeho původní odhad o počtu hnízd tohoto druhu mravence činil +/- 2 hnízda na hektar, tedy 2000 hnízd na rozloze 3 km². Další výzkumy Nešpora a Milese tento odhad měnily a upřesňovaly. Odhad se pohyboval mezi 3500 – 5000 hnízdy při odhadované hustotě 15-20 hnízd na hektar lesa a při velikosti lokality výskytu tohoto druhu, která činí přibližně 300 hektarů (Nešpor a Miles, 2003).

Na sledovaných lokalitách byly zjištěny i další druhy lesních mravenců. Počet kolonií mravenců druhů *Formica polyctena*, *F. rufa*, *F. lugubris*, *F. pratensis*, *F. sanguinea* a *F. exsecta* však byl ve srovnání s *F. aquilonia* minoritní a jednalo se spíše o ojedinělá hnízda, alespoň v mapované oblasti výskytu *F. aquilonia* (Miles, 2000). Předpokládá se tedy, že v této oblasti je druh *F. aquilonia* zastoupen s více než 90 % početností (Nešpor a Nešporová, 2004).

První průzkumy prováděl Miles a to v letech 2000, 2002 původně s cílem zjistit diverzitu lesních mravenců, přičemž potvrdil výskyt horského mravence *F. aquilonia* na jižním svahu Kletě. Další výzkumy, které vedl Miles a Nešpor, v letech 2002 a 2003 měli za cíl pokusit se spočítat hnízda tohoto druhu a pokusit se odhadnout jejich početnost v rámci celého svahu tj. 300 ha lesů a přilehlých luk. Následující výzkum v roce 2004 vedl k vyhodnocení a sečtení počtu hnízd v jednotlivých lokalitách, ve které bylo zaznamenáno 3567 hnízd, což potvrdilo původní odhad Nešpora a Milese z roku 2002 (Nešpor a Nešporová 2004). V těchto pracích figuruje zejména *F. aquilonia* a v daleko menší míře

další druhy rodu *Formica*. Tyto průzkumy nebyly zaměřeny na jiné druhy mimo tento rod a nezabývaly se ani xenobiontními druhy, které lze v hnízdech najít.

F. aquilonia je vzácný druh lesních mravenců (viz. výše), ale na Kleti tvoří nebývale hustou kolonii, a je zde proto předmětem ochrany. Avšak i navzdory vzácnosti tohoto druhu v našich podmínkách by bylo možné předpokládat, že se vyskytuje i na dalších místech ČR, zvláště ve vyšších polohách. I z tohoto důvodu je důležité tento druh mravence studovat.

Během února v roce 2007 udeřil na ČR orkán Kyrill, který způsobil značné škody v lesních porostech Šumavy, Krkonoš, Vysočiny a zasáhl i Blanský les. Celkové škody v ČR se pohybovaly kolem 10 milionů m³ dříví. Následně probíhala těžba, která měla za úkol co nejrychleji napravit škody vzniklé větrem (www.silvarium.cz).

Po orkánu Kyrill, prováděl Nešpor na Kleti výzkum jeho dopadu na populace mravenců, ze kterého je k dispozici pouze závěrečná zpráva a několik map s uvedenými polohami hnízd. Tato zpráva pracuje pouze s největšími polomovými plochami a uvádí tedy jen ty s rozlohou nad 0,5 ha. V součtu mají tyto plochy rozlohu 18.55 ha převážně smrkového lesa.

Známe tedy stav populace mravence *Formica aquilonia* před orkánem Kyrill, který ji zasáhl v roce 2007. Z literatury známe možný vliv, který podobné kalamity mají na populace mravenců. Nicméně zcela chybí statistické srovnání dlouhodobých trendů v populaci a za posledních 10 let nejsou žádná nová data. Tato práce si klade za cíl zjistit, jak se tato populace vyrovnala s následky orkánu po 12 letech a posoudit vliv, který měl orkán a lesnické zpracování kalamitního dřeva na tuto populaci chráněných mravenců. Proto byla provedena nová mapování hnízd a porovnání orkáнем a těžbou zasažených ploch s nezasaženým lesem (jako kontrolou). Výsledky porovnané s dřívějším mapováním by nám měly odpovědět na otázku, jaký vliv vlastně orkán na tuto populaci měl.

3. METODIKA

Při výběru vhodných metod bylo částečně využito již dříve zmíněných prací Milese a Nešpora (tj. mapovací podklady a data o hnízdech poskytnutá CHKO Blanský les z let 2003/4 a 2008, viz výše). Z map přiložených ke zprávám z dřívějších mapování byly vybrány lokality zasažené orkáнем Kyrill a ty pak promítnuty do současných map. Na těchto lokalitách byly pomocí souřadnicové sítě a generátoru náhodných čísel vybrány středy sedmi čtvercových ploch, na kterých následně probíhalo nové mapování v roce 2019. Plochy, které příliš zasahovaly do okolního nezasaženého lesa, tedy více jak 5 m, byly pro výběr

zamítnuty a výběr proběhl znovu. Délka strany čtvercové plochy byla zvolena na 50 metrů (0,25 ha), což vyznačuje dostatečně velkou plochu pro srovnávání výsledků a zároveň jde o plochu, která jde poměrně snadno projít a zmapovat jednou osobou. Stejným způsobem bylo vybráno sedm kontrolních ploch ve vzrostlém, nezasaženém lese. Tyto kontrolní plochy byly vybírány v místech se starými stromy na základě mapových podkladů a osobní prohlídky zkoumané oblasti, kde nebyl les významněji poškozen.

V terénu byla pak kolem známého středu čtverce vytyčena plocha o straně 50 metrů. Střed byl nalezen podle GPS souřadnic a čtverec okolo něj pak vyznačen čtyřmi tyčemi, mezi nimiž byl natažen provaz. V takto vyznačené ploše následně probíhalo mapování.

U nalezených hnízd byly zaznamenány tyto údaje:

Výška – pomocí metru změřena vzdálenost mezi zemí dřevěnou tyčí položenou horizontálně na vrchol hnízda.

Vrchní a spodní průměr kupy pro výpočet objemu hnízda – spodní průměr metrem položeným na zemi a měřena vzdálenost okrajů kupy, vrchní průměr zahrnuje vrchní, plošší, část hnízdní kupy.

Druhové složení dřevin kolem hnízda – v okruhu 3 m v okolí hnízda zaznamenány rostoucí dřeviny.

Expozice – kompasem, směr, kterým bylo hnízdo ve svahu natočeno.

Zastínění – měřené mobilní aplikací CanopyCapture (Google Commerce Ltd, verze 1.0.2) těsně nad vrcholem hnízda, aby aplikace zachytila veškeré stínící prvky.

Stav hnízda – zaznamenáno poškození hnízda ve stupních:

nepoškozeno – hnízdo bez poškození,

poškozeno – poškození malého rozsahu, pád malé větve atd.

silně poškozeno – rozsáhlé poškození kupy třeba po pádu velké větve, kmenu nebo po rozhrabání zvěří atd.

Dále byl zaznamenán odhad stáří hnízda, který byl odvozen z celkové velikosti kupy. Poloha hnízda byla zanesena do map v mobilní aplikaci Mapy.cz a z každého hnízda byl odebrán vzorek obsahující 8 dělnic pro pozdější determinaci. Vzorek byl uchován ve víálce s 70% ethanolom. Mimo odběr vzorku lesních mravenců byly také odebírány xenobiontní druhy mravenců, pokud byly přítomny. Tato práce se dále zabývá z výše popsaných údajů jen vlivem disturbance lesa na počty a velikosti (objem) hnízd a vliv zastínění.

Při determinaci bylo využito několika zdrojů, ať už klíčů, nebo internetových stránek (Vysoký a Šutera, 2001, Novák a Sadil, 1941, Czechowski et al. 2002, www.antwiki.org , www.antweb.org)

Srovnání výsledků probíhalo tak, že polohy hnízd na mapovaných plochách byly zaneseny do mapy a porovnány s výsledky dřívějších mapování. Tedy byl spočten počet hnízd na jednotlivých plochách v jednotlivých letech, kdy probíhala mapování (2003/2004, 2008 a 2019) a tyto počty byly pak statisticky analyzovány (viz. níže). Data o velikosti jednotlivých hnízd z předchozích výzkumů (roky 2003/4) byla získána z datových tabulek získaných od CHKO Blanský les a podařilo se je spárovat s GIS mapou, kde byla jednotlivá hnízda vyznačena. Z bodů na mapě bylo možno vyčíst, jak velká hnízda byla v každé ploše. Nicméně z datových podkladů nebylo možné vyčíst historii konkrétních hnízd (změny ve velikosti, zániky a nová založení). Proto jsou hnízda uvažována v analýzách jako nezávislé vzorky, zatímco plochy jako závislá pozorování (stejně plochy lesa pozorované v čase). Pro snazší představu o velikostech hnízd byly objemy z obou mapování (2003/4 a 2019) převedeny na litry. Jelikož z mapování CHKO po zásahu orkáнем Kyrill (rok 2008) byly k dispozici pouze počty hnízd a jen ze zasažených ploch, srovnání počtů mezi třemi časovými úseky bylo provedeno párovým t-testem a pouze na zasažených plochách. Cílem bylo srovnat, zdali se počty hnízd na těchto plochách v průměru měnily před poškozením lesa orkáнем (2003/4) a v různých časech po orkánu (2008, 2019). Statistické porovnání počtů i velikostí hnízd v čase bylo dále provedeno s pomocí dvoucestné analýzy variance opakovaných měření, kdy bylo možné otestovat vliv času, zásahu orkáнем a jejich interakce, mezi lety 2003/4 a novým mapováním v roce 2019, a to již pro obě tyto proměnné, a zasažené i kontrolní plochy. Jednotkou pozorování v těchto analýzách byly plochy (N = 14 v jednom časovém úseku) a vstupní data byla průměrný počet a průměrná velikost hnízd v každé z těchto ploch. Dále bylo provedeno statistické zhodnocení rozdílů v procentuálním zastínění hnízd mezi kontrolními a zasaženými plochami, a vlivu zastínění na jejich velikost s pomocí jednocestné ANOVY. V těchto analýzách byla uvažována jednotlivá hnízda jako pozorování (N = 107), jelikož zastínění bylo měřeno jako lokální proměnná u každého jednotlivého hnízda (viz. výše). Dále bylo testováno, zda velikost hnízd má souvislost se zastíněním, tedy jestli na plochách více zastíněných jsou větší a tedy starší hnízda za pomoci lineární regrese. Statistické analýzy byly prováděny s pomocí programu RStudio v.3.6.3 mimo dvoucestné ANOVY, které byly provedeny v programu Statistica v.12.

4. VÝSLEDKY

Během mapování bylo celkem zaznamenáno a změřeno 107 hnízd z toho 47 hnízd na zasažených plochách (v průměru tedy hustota 27 hnízd na hektar) a 60 hnízd na kontrolních plochách (34 hnízd na hektar). Všechny hnízdní kupy náležely k druhu *Formica aquilonia* a bylo nalezeno i několik hnízd mravenců *Camponotus ligniperda*, *Formica fusca*, *Lasius niger* a *Lasius fuliginosus* která však nebyla zahrnuta do zde prezentovaných dat.

Zasažené plochy byly mimo porost mladých smrků a náletových dřevin často porostlé vysokou travou, kapradinami nebo keři maliníků a ostružiníků. Časté byly pařezy a větve zbylé po těžbě kalamitního dřeva, které mravenci využívali ke stavbě hnízd a obecně se jednalo o mladá hnízda. Kontrolní plochy s převahou vzrostlých smrků obsahovaly spíše stará hnízda a podrost tvořil nejčastěji mech.

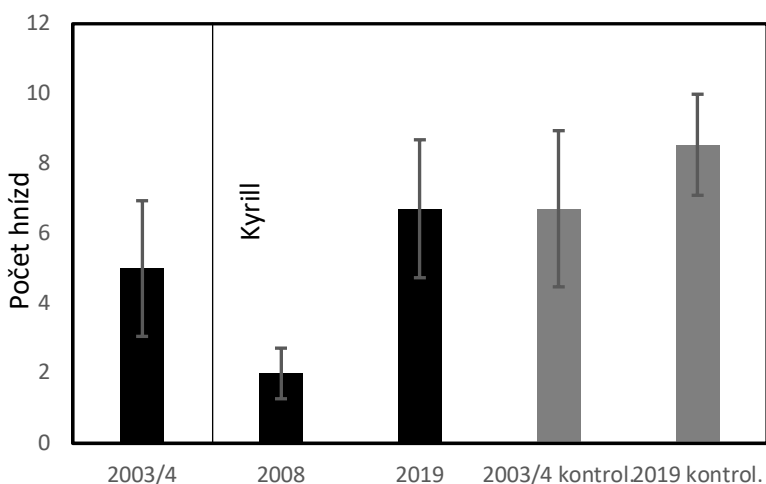
Párovým t-testem bylo prokázáno, že se počet hnízd mravenců v kontrolních plochách v průměru výrazně neliší od počtu v letech před orkánem (2003/4) a v současnosti ($t = 1,3358$, $df = 6$, $p = 0,229$). Při porovnávání jednotlivých let, kdy probíhala mapování v zasažených oblastech v roce 2008 párové t-testy taktéž neprokázaly žádné statisticky významné rozdíly. Mezi lety 2003/4 a 2008 ($t = 2,0725$, $df = 6$, $p = 0,083$) a mezi 2008 a 2019 ($t = 2,4046$, $df = 6$, $p = 0,053$). Nicméně se rozdíly blížily v obou případech statisticky významnému poklesu v početnosti hnízd po orkánu v roce 2008 (Obr. 1). ANOVA opakovaných měření neukázala žádné statisticky významné rozdíly mezi lety 2003/4 a 2019 v počtech hnízd a ve sledovaných efektech čas, zásah a jejich interakce (Tabulka 1, Obr. 2).

Porovnání průměrných velikostí hnízd v plochách dvoucestnou ANOVOU opakovaných měření neprokázalo žádné statisticky významné rozdíly v žádném ze sledovaných efektů (čas, zásah, interakce) (Obr. 3, Obr. 4, Tabulka 2). Zastínění hnízd bylo signifikantně menší v zasažených plochách než v kontrolních v roce 2019 (jednocestná ANOVA, $F = 31,23$, $df = 105$, $p < 0,001$) (Obr. 5). Velikost hnízd byla pak v průměru signifikantně menší v zasažených plochách než v kontrolních (jednocestná ANOVA, $F = 11,22$, $df = 105$, $p = 0,001$) (Obr. 5).

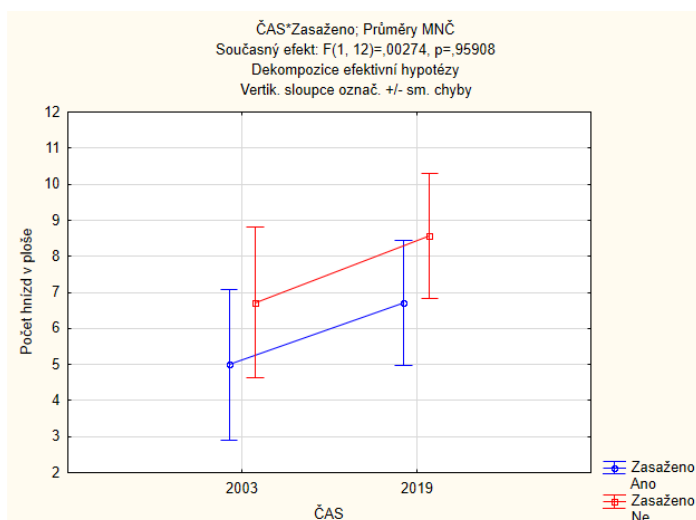
Regresní závislost velikosti hnízd na jejich procentuálním zastínění nebyla signifikantní (kompletní data, $N = 107$ hnízd ze zasažených i kontrolních ploch: $F = 1,745$, $df = 105$, $p = 0,1894$). Pro zasažené plochy ($N = 47$) taktéž neukázala lineární regrese žádné signifikantní výsledky ($F = 0,3496$, $df = 45$, $p = 0,5573$) a pro kontrolní ($N = 60$) rovněž ne ($F = 1,378$, $df = 58$, $p = 0,2453$). Korelační koeficient byl v případě zasažených ploch 0,0878

a v případě kontrolních ploch -0,1523. Celkově přes všechna hnízda byla pozorována slabě pozitivní korelace velikosti hnízd s jejich zastíněním (Obr. 6).

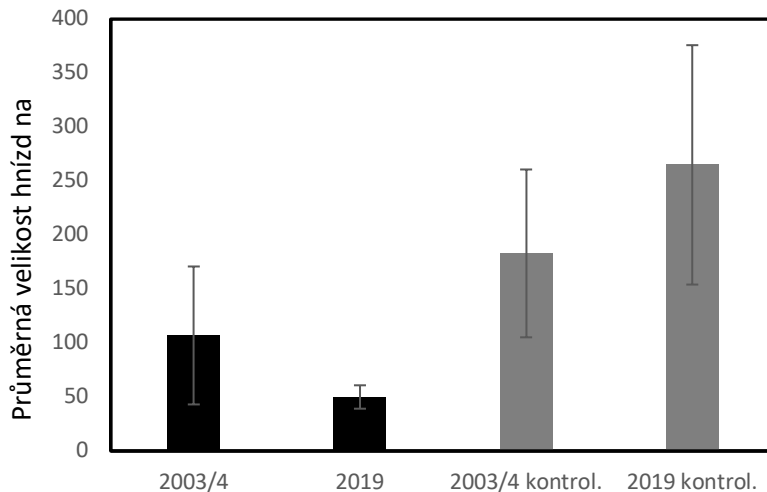
Z celkového počtu 107 hnízd zmapovaných v roce 2019 byla ve 23,3 % z nich prokázána přítomnost inkvilinního mravence *Formicoxenus nitidulus* a ve dvou hnízdech *Leptothorax sp.* Z tohoto počtu obsazených hnízd bylo 14 hnízd (tj. 23 %) na kontrolních plochách a 11 hnízd (23 %) na zasažených plochách.



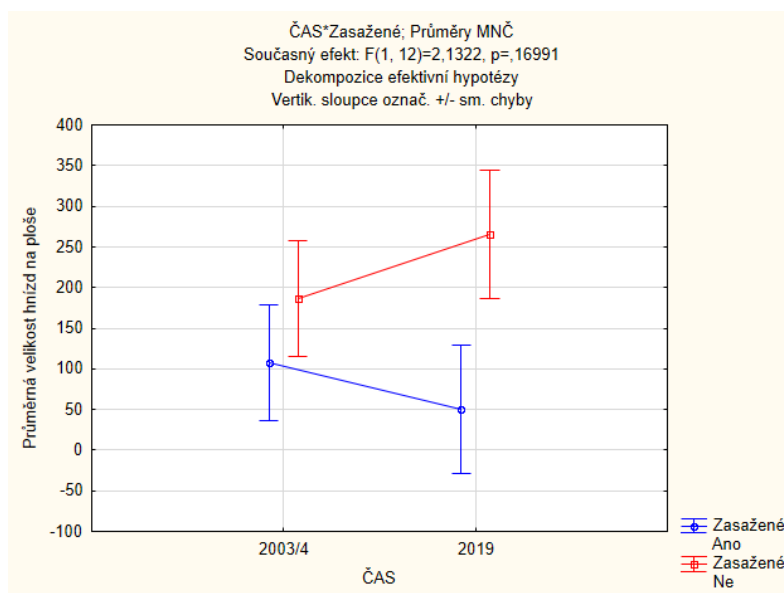
Obr. 1. – Průměrné počty hnízd mravence *Formica aquilonia* na plochách smrkového lesa během jednotlivých let, kdy probíhala mapování. Svislá příčka v grafu označuje zásah orkánu Kyrill v roce 2007. Chybové úsečky označují střední chybu průměru a vyjadřují variabilitu počtu hnízd na mapovaných plochách. V roce 2008 byly mapovány jen plochy zasažené orkánem.



Obr. 2. – Interakce efektů času a zásahu orkánem na průměrné počty hnízd v plochách lesa obývaném mravencem *Formica aquilonia*. Analyzovaná byla data na zasažených a kontrolních plochách mezi jednotlivými roky před Kyrillem (2003/4) a v současnosti (2019), viz. metody a Tabulka 1 pro všechny testované efekty.



Obr. 3. – Průměrné velikosti hnízd mravence *Formica aquilonia* uvedené v litrech na plochách před a po zasažení orkáнем Kyrill a na kontrolních plochách bez vlivu orkánu. Chybové úsečky vyjadřují střední chybu průměru.



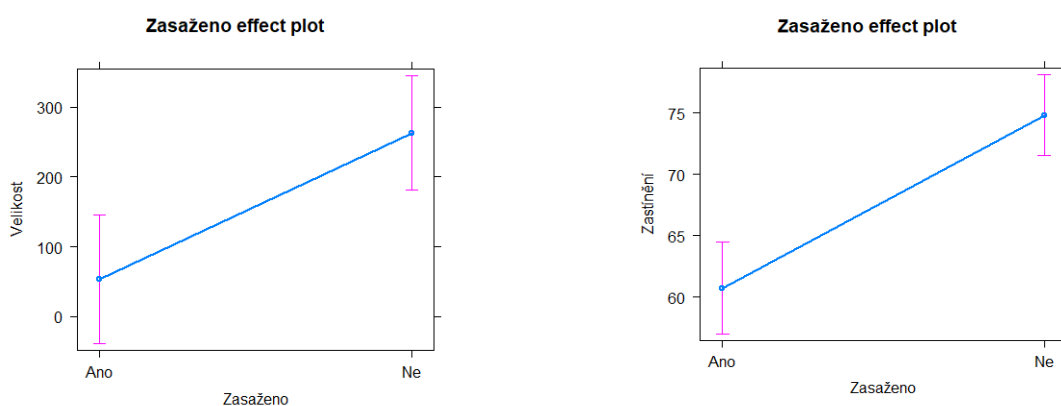
Obr. 4. – Interakce efektů času a zásahu orkáнем na průměrné velikosti hnízd (v litrech) mravence *Formica aquilonia* ve zkoumaných plochách lesa. Analyzovaná byla data na zasažených a kontrolních plochách mezi jednotlivými roky před Kyrillem (2003/4) a v současnosti (2019), viz. metody a Tabulka 2 pro všechny testované efekty.

Tabulka 1. – Výsledky efektů času a zásahu orkáнем na průměrné počty hnízd v plochách z dvoucestné ANOVY opakovaných měření.

Efekt	ANOVA při opakovaných měřeních (Data-pocty-ANOVA)				
	SČ	Stupně (volnosti)	PČ	F	p
Abs. člen	1275,75	1	1275,75	33,106	0,000
Zasaženo	22,32	1	22,32	0,579	0,461
Chyba	462,43	12	38,54		
ČAS	22,32	1	22,32	1,715	0,215
ČAS*Zasaženo	0,04	1	0,04	0,003	0,959
Chyba	156,14	12	13,01		

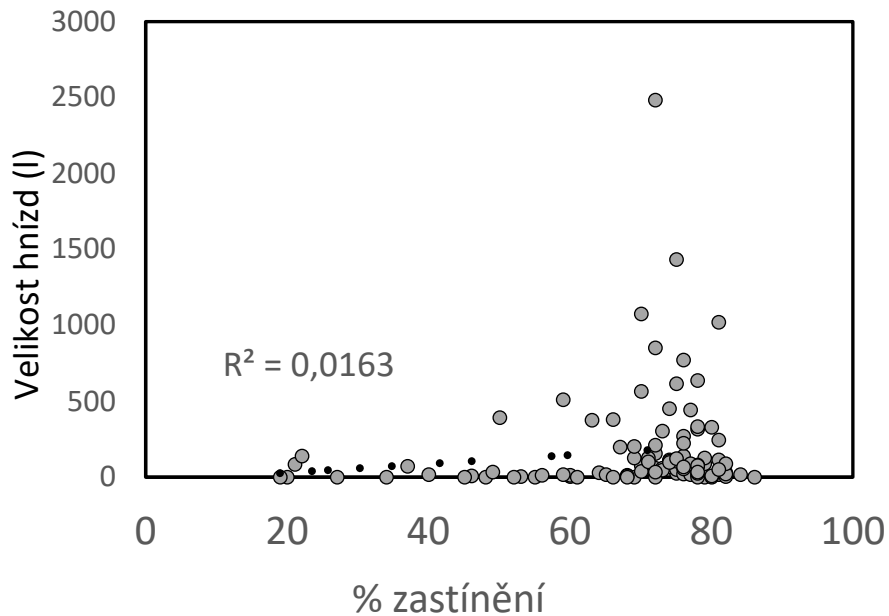
Tabulka 2. – Výsledky efektů času a zásahu orkáнем na průměrnou velikost hnízd v plochách lesa z dvoucestné ANOVY opakovaných měření.

Efekt	ANOVA při opakovaných měřeních (Data-velikost-ANOVA)				
	SČ	Stupně (volnosti)	PČ	F	p
Abs. člen	650565,14	1	650565,14	10,18	0,008
Zasažené	151263,00	1	151263,00	2,37	0,150
Chyba	766620,86	12	63885,07		
ČAS	761,29	1	761,29	0,05	0,826
ČAS*Zasažené	32096,57	1	32096,57	2,13	0,170
Chyba	180637,14	12	15053,10		

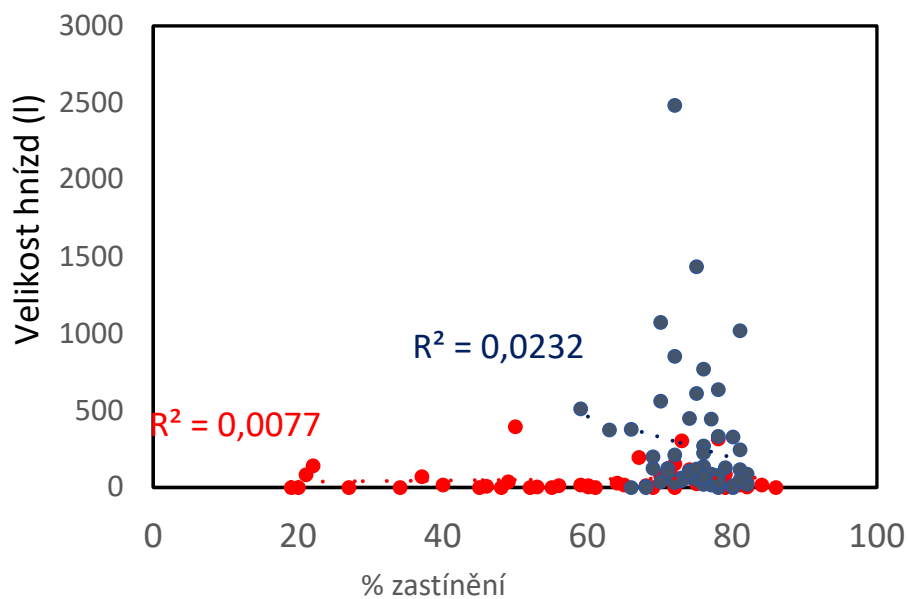


Obr. 5. – Porovnání průměrných velikostí hnízd a zastínění na zasažených a nezasažených plochách v roce 2019 (průměr z 47mi a 60ti hnízd a 95% konfidenční intervaly).

A)



B)



Obr. 6. – Regresní závislost velikosti hnízd mravence *Formica aquilonia* na jejich procentuálním zastínění korunovým patrem lesa mapovaných v roce 2019. A) Vztah přes všechna mapovaná hnízda (N = 107) a B) Vztah zvláště pro hnízda v plochách zasažených orkáнем Kyrill v roce 2007 (červené) a kontrolních plochách (modře). R2 = determinační koeficient (pro plné statistické výstupy viz. výsledky).

5. DISKUSE

Tato práce se zabývala srovnáním populace mravence *Formica aquilonia* na jižním svahu Kletě mezi roky 2003/4 a 2019 a byl zjišťován dopad orkánu Kyrill na počet hnízd srovnáním historických dat se současnými, nově získanými.

Z výsledků je patrné, že se populace po 10 letech co do počtu hnízd vrací tam, kde byla před orkámem a oproti původnímu předpokladu počty hnízd mírně narůstají na zasažených i kontrolních plochách. Mírný nárůst na kontrolních lze vyložit tak, že populace mravence *F. aquilonia* je stabilní a roste. Na plochách zasažených v roce 2007 orkámem Kyrill počet hnízd výrazně poklesl a to nejen v důsledku samotné kalamity, ale zvláště následnou kalamitní těžbou. Jak Sorvari a Hakkarainen (2005), tak Domisch et al. (2005) shodně uvádějí, ve vykácených oblastech lesa mravenčí kolonie ztrácejí vitalitu a opouštějí hnízdní kupu, což by mimo vlastní zničení hnízd mohlo vysvětlit náhlý úbytek hnízd na plochách zasažených orkámem.

V současné době, kdy se opět zlepšily podmínky pro život mravenčích kolonií (tj. dostatek vegetace pro rozvoj savého hmyzu, zastínění hnízd atd.) lze v souladu s původním předpokladem prokázat vyšší počet menších a tedy mladších hnízd, než před orkámem.

Uvolněná plocha po kalamitní těžbě tedy poskytla prostor pro kolonizaci mladým královnám nebo expandujícím starším koloniím z okolního lesa. *F. aquilonia* je v tomto území evidentně dominantním druhem. Ačkoli se v okolí několik hnízd jiného druhu lesních mravenců vyskytovalo, polomové plochy byly obsazeny jen tímto druhem. *F. aquilonia* má také poměrně časnou dobu rojení, která začíná ze začátku června (Bezděčka, 2012). Nejspíš i proto dokázala *F. aquilonia* kolonizovat tyto uvolněné plochy rychleji než ostatní, méně početné druhy. Mimo to, pokud na zasaženém místě některá kolonie polydomních mravenců s velkou populací dělnic (kterým *F. aquilonia* bezesporu je) přežije, dokáže do jisté míry zabránit ostatním druhům v kolonizaci oblasti (Punntila et al. 1996). Navíc, dělnice *F. aquilonia* přeživší na disturbovaných plochách vykazují vyšší agresivitu vůči ostatním druhům (Sorvari a Haakarainen, 2004).

Kolonizace zasažených ploch však zřejmě byla částečně blokována, což je vidět z dat ukazujících vliv zastínění na velikosti hnízd. Toto zastínění na zasažených plochách v podstatě odráží množství vegetace v okolí a především stromů, které potřebuje savý hmyz k tomu, aby se zde mohl znovu rozšířit a mravenci jej mohli využívat jako zdroj potravy.

Domnívám se, že právě to je důvodem, proč jsou hnízda na zasažených plochách tak výrazně menší. Tyto kolonie jsou mladé a teprve se vyvíjejí na místech s nedostatkem potravy a s horšími podmínkami pro regulaci teploty v hnízdě (horko a sucho). S postupujícím časem, až se prostředí ustálí a hnízda budou větší, se pravděpodobně ve větší míře projeví konkurence sousedních hnízd. Některá zaniknou a zůstane zde stálejší počet velkých hnízd.

Zajímavým zjištěním z hlediska ochrany přírody je nález xenobiontního druhu *Formicoxenus nitidulus*. Dělnice nebo pohlavní jedinci byli nalezeni ve 23 % z mapovaných hnízd, což sice neodpovídá původnímu předpokladu vycházejícímu z práce Sorvariho a Härkönen (2016), kteří našli tohoto mravence v 60% hnízd *F. aquilonia* ve Finsku, nicméně je to důležité zjištění z hlediska ekologie tohoto druhu. Zjištěné počty tohoto druhu mohly být navíc do jisté míry ovlivněny denní dobou ve které mapování probíhalo. Zatímco v poledních hodinách byly nálezy tohoto xenobionta na povrchu hostitelských hnízd poměrně časté, v ranních a večerních hodinách se jednalo spíše o ojedinělé nálezy. Z toho by se dalo usuzovat, že na jejich aktivní pohyb po povrchu hnízda má vliv teplota a že skutečné obsazení hnízd by mohlo být vyšší, což by mělo být předmětem dalšího výzkumu. Nicméně předpoklad, že počet obsazených hnízd bude nižší v plochách zasažených orkánelem, kde jsou hnízda v průměru menší, se nepotvrdil.

Ze současných dat se tedy zdá, že orkán ani následná těžba populaci ve větší míře neuškodil a na poškozených plochách se znovu dostává do původního stavu, nicméně je třeba tento trend sledovat v delším časovém období. Na obnovujících se plochách jsou především mladší a čerstvě založená hnízda, u kterých zatím není jisté, že se vůbec uchytí. Bylo by dobré sledovat jejich vývoj hlavně v době, kdy vysázené stromy budou starší, zastínění na celých plochách bude vyšší a začne se tím více projevovat konkurence mezi sousedními hnízdy o potravní zdroje, která dosud při malé velikosti hnízd a teritorií nebude tolik patrná.

V případných dalších etapách mapování vývoje této populace by bylo třeba zmapovat větší plochy nebo více stejně velkých ploch, aby se eliminovaly případné výkyvy ve výsledcích spojené s velkou variabilitou sebraných dat. Nicméně pro tuto práci založené trvalé plochy mohou sloužit k dlouhodobému sledování vývoje *F. aquilonia*. Tento dlouhodobý monitoring bude ještě více důležitý v situaci probíhající klimatické změny a s ní spojených vlivů, jako je sucho či gradace lýkožrouta smrkového a změny v lesních porostech s nimi spojené.

Pokud by se v budoucnu opakovaly události po orkánu Kyrill nebo podobného plošného polomu, bylo by vhodné využít šetrnější způsoby odstranění napadaného dřeva, které by nepoškodily zbytek podrostu a přítomná hnízda, například omezení použití těžké techniky a využití alternativních, popřípadě šetrných způsobů zpracování polomu. Za zvážení by možná stálo i ponechání poškozených ploch samovolné obnově.

Tato práce přispěla k poznání ekologie chráněného mravence *F. aquilonia*, zvláště pak k jeho reakci na změny v lesním porostu a lesnickým zásahům. Vytvoření trvalých mapovacích ploch umožní sledovat dlouhodobý vývoj populace tohoto mravence, jako předmětu ochrany na Kleti. Tento výzkum ukázal, že populace *F. aquilonia* na Kleti je v dobrém stavu a dlouhodobě roste. Následky orkánu Kyrill mravenci přežili bez větší újmy a v současné době znovu obsazují plochy uvolněné orkánem a těžbou. Tento vývoj bude důležité nadále sledovat, zvláště v tomto období probíhajících klimatických změn. V neposlední řadě bude zajímavé sledovat další vývoj v obsazování hnízd xenobiontními druhy mravenců. Populace mravence *F. aquilonia* na Kleti je jednou z mála ve střední Evropě, a také proto bychom ji, i jako předmět ochrany přírody, měli co nejlépe poznat a chránit, aby tato populace byla nadále udržitelná.

6. LITERATURA

1. Bezděčka, P. 2000. Naši mravenci rodu *Formica*. – Zpravodaj FORMICA, 3: (19-24).
2. Bezděčka, P., Bezděčková, K. 2012. Aktualizovaný seznam mravenců České republiky. Updated list of the ants of the Czech Republic. – Sborník abstraktů z konference Blanokřídílí v českých zemích a na Slovensku 8. setkání, Chaloupky – Třebíčsko 1.–3. června 2012, 7–12.
3. Billick, I., Hammer, S., Reithel, J. S., Abbot, P. 2007. Ant-aphid interaction: are ants friends, enemies or both? – *Annals of Entomological Society of America*, 100: (887-892).
4. Bolton, B. 1994. Identification guide to the ant genera of the world. – Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
5. Bushinger, A. 2009. Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News*. 12: (219-235).
6. Czechowski, W., Radchenko, A., Czechowska, W. 2002. The Ants of Poland. – Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa 2002.
7. Daďourek, M. 1999. Návrh záchranného programu mravenců v České Republice. – Zpravodaj FORMICA, 2: (5-26).
8. Dlusskij, G. M. 1967. Muravji rodu *Formica*. – Moscow: Nauka.
9. Doamba, S.W.M.F., Savadogo, P., Nacro, H.B. 2014. Effects of burning on soil macrofauna in a savanna-woodland under different experimental fuel load treatments. *Applied Soil Ecology*, 81: (37–44).
10. Domisch, T., Finér, L., Jurgensen, M., F. 2005. Red wood ant mound densities in managed boreal forests. *Annales Zoologici Fennici* 42, (277–282).
11. Frouz, J., Jílková, V. 2008. The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). – *Myrmecological News*, 1: (191-199).
12. Frouz, J., Šantrůčková, H., Kalčík, J. 1997. The effect of wood ant (*Formica polyctena*) on transformation of phosphorus in spruce plantation. – *Pedobiologia*, 41: (437- 447).
13. Frouz, J., Kalčík, J., Cudlín, P. 2005. Accumulation of phosphorus in nest of red wood ants *Formica* s. str. – *Annales Zoologici Fennici*, 42: (269-275).
14. Frouz, J., Kalčík, J., Cudlín, P., Chmelíková, E. 2008. Influence of the wood ants *Formica polyctena*, on soil nutrient and the spruce tree growth. – *Journal of Applied Entomology*, 132: (281-284).
15. Gilev, A. V., Mershchiev, A. V., Malyshev, D. S. 2015. Interpretation of Postglacial Recolonization of *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) in Fenoscandia According to workers' color variation. – *Entomological Review*, 8: (941-946).
16. Gongalskya, K.B., Malmströmb, A., Zaitseva, A.S., Shakhaba, S.V., Bengtsson, J., Persson, T. 2012. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape. *Applied Soil Ecology*, 59: (73–86).
17. Gösswald, K. 1989. Die Waldameise. Band I. Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. – Aula Verlag Wiesbaden, 660 str.
18. Haatanen, M., K., Sorvari, J. 2013. Similarity of body size in queens of the wood ant *Formica aquilonia* from optimal and sub-optimal habitats indicates a strong heritable component. *Journal of Insect Science* 13: article 115.
19. Horstmann, K. 1974. Investigations on food consumption of red wood ants (*Formica polyctena*) in an oak forest. 3. annual turnover. *Oecologia* 15: (187-204).

20. Johnson, B. R., Borowiec, M. L., Chiu, J. C., Lee, E. K., Atallah, J., Ward, P. S., 2013. Phylogenomic resolves evolutionary relationships among ants, bees and wasps. *Current Biology* 23, (2058-2062).
21. Jílková, V. 2019. Mravenci inženýři. *Vesmír*, 98: (238-240).
22. Keller, L., Genoud, M. 1997. Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. *Nature*, 389: (958-960).
23. Lange, R. 1960. Über die Futterweitengabe zwischen Angehörigen verschiedener Waldameisen. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 17: (389-401).
24. Lenior, L., Persson, T., Bengtsson, J. 2001. Wood ant nest as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralism. *Biol Fert Soil*. 34: (235-240).
25. Lyford, W. H. 1963. Importance of ants to brown podzolic soil genezis in New England. – *Harvard Forestry*, 7: (1-10).
26. Martin, S. J., Jenner, E. A., Drijfhout, F. P. 2007. Chemical detergent enables a social parasitic ant to invade multiple hosts. *Proc R Soc Lond B* 274: (2717-2722).
27. Miles, P. 2000. Vzácní lesní mravenci v CHKO Blanský les. – *Zpravodaj FORMICA*, 3: (34-40).
28. Nešpor, J., Miles, P. 2003. Inventarizace a mapování mravenišť v Blanském lese (jižní Čechy). – *Zpravodaj FORMICA*, 6: (37-42).
29. Nešpor, J., Nešporová, M. 2004. Základní mapování oblasti s výskytem druhu *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 v Blanském lese. – *Zpavodaj FORMICA*, 7: (33-42).
30. Novák, V., Sadil, J. 1941. Klíč k určování mravenců střední Evropy se zvláštním zřetelem k mravenčí zvířeně Čech a Moravy. – *Entomologické listy (Folia entomologica)*, IV. 1941.
31. Okland, F. 1930. Wieviel ‚Blattlauszucker‘ verbraucht die rote Waldameise (*Formica rufa*)? *Biologisches Zentralblatt* 50: (449-459).
32. Paton, T. R., Humphreys, G. S., Mitchell, P B. 1995. *Soils: A New Global View*. – UCL Press, London.
33. Päivinen, J., Ahlroth, P., Kaitala, V. 2002. Ant-associated beetles of Fennoscandia and Denmark. – *Entomologica Fennica*, 13: (20-40).
34. Päivinen, J., Ahlroth, P., Kaitala, V., Suhonen, J. 2004. Species richness, abundance and distribution of myrmecophilous beetles in nest of *Formica aquilonia* ants. – *Annales Zoologici Fennici*, 41: (447-454).
35. Pech, P. 2014. Úvod do fylogeneze a evoluce mravenců. – *Živa, Academia AV ČR*, 6: (291-295).
36. Petal, J. 1998. The influence of ants on carbon and nitrogen mineralization in drained fen soils. – *Applied Soil Ecology*, 9: (271-275).
37. Punttila, P. 1996. Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos* 75: (291–298).
38. Robinson, N. A. 2005. The „Uninvited Guest Ant“ *Formicoxenus nitidulus* (Nylander) in North West England. *Bull Amat Entomol Soc*, 64: (126-128).
39. Rosengren, R., Pamilo, P. 1978. Effect of winter timber felling on behaviour of foraging wood ants (*Formica rufa* group) in early spring. *Memorabilia Zoologica*, 29: (143-155).
40. Rosengren, R., Sundström, L. 1991. The interaction between red wood ants, *Cinara* aphids and pines. A ghost of mutualism past? – *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, PP. (80-91).
41. Sipura, M. 2002. Contrasting effects of ants on the herbivory and growth of two willow species – *Ecology*, 83: (2680-2690).

42. Sorvari, J. 2013. Proximity to the forest edge affects the production of sexual offspring and colony survival in the red wood ant *Formica aquilonia* in forest clear-cuts. *Scandinavian Journal of forest Research* 28: (451-455).
43. Sorvari, J., Haakarainen, H. 2007. The role of food and colony size in sexual offspring production in social insect: an experiment. *Ecological Entomology* 32: (11-14).
44. Sorvari, J., Hakkarainen, H. 2009. Forest clear-cutting causes small workers in the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Zoologici Fennici*, 46: (409-416).
45. Sorvari, J., Hakkarainen, H., Rantala, M. J. 2008. Immune defense of ant sis associated with changes in habitat characteristic. *Environmental Entomology* 37: (51-56).
46. Sorvari, J., Haatanen, M. K., Vesterlund, S. R. 2011. Combined effect of overwintering temperature and habitat degradation on the survival of boreal wood ant. *Journal of Insect Conservation*, 15: (727-731).
47. Soudek, Š. 1922. Mravenci. – Česká společnost entomologická, Praha, 1922.
48. Styrsky, J. D., Eubanks, M. D. 2007. Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: (151-164).
49. Thunes, K. H., Gjerde, I., Skartveit, J. 2018. The red wood ant *Formica aquilonia* may affect both local species richness and composition at multiple trophic levels in a boreal forest ecosystem. – *Annales Zoologici Fennici*, 55: (159-172).
50. Vélé, A., Holuša, J., Tragnerová, J. 2015. Sukcese mravenců na spáleníšti v lesnaté krajině: Případová studie z Národního parku České Švýcarsko. – *Zprávy lesnického výzkumu*, 60: (47-52).
51. Vysoký, V., Šutera, V. 2001. Mravenci Severozápadních Čech. – Albis International, Ústí nad Labem, 2001.
52. Whittaker, J. B. 1991. Effect of ants on temperate woodland trees. – *Ant- Plant Interaction*. Oxford University Press, pp. (67-79).
53. Wilson, E. O., Hölldobler, B. 1990. *The Ants*. – Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
54. Wilson, E. O., Hölldobler, B. 1995. *Cesta k mravencům*. – Press, Cambridge, Massachusetts.
55. Yek, S. H., Muller, U. G. 2011. The metapleural gland of ants. *Biological Review*, 86: (774-791).
56. Zacharov, A. A., Ivanickaja, E. F., Maksimova, A. E. 1981. Nakoplenie elementov v gnezdach ryzich lesnych muravev. – *Pedobiologia*, 21: (36-45).
57. Zoebelein, G. 1957. Die Role des Waldhonigtaus im Nahrungshaushalt forslich nutzlicher Insekten. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 76: (24-34).

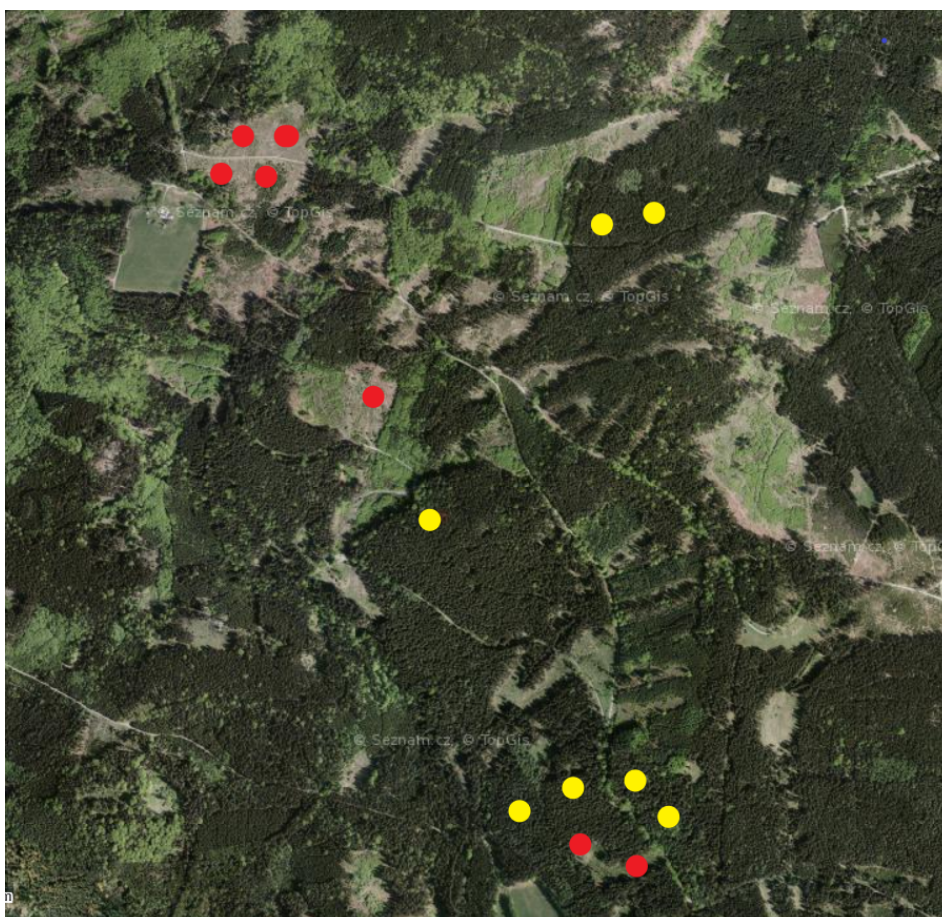
Determinační klíče

1. Vysoký, V., Šutera, V. 2001. Mravenci Severozápadních Čech. – Albis International, Ústí nad Labem, 2001.
2. Novák, V., Sadil, J. 1941. Klíč k určování mravenců střední Evropy se zvláštním zřetelem k mravenčí zvířeně Čech a Moravy. – *Entomologické listy (Folia entomologica)*, IV. 1941.
3. Czechowski, W., Radchenko, A., Czechowska, W. 2002. *The Ants of Poland*. – Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa 2002.

Internetové zdroje

1. www.antwiki.org (datum posledního shlédnutí: 21.5.2020)
2. www.antmaps.org (datum posledního shlédnutí: 13.2.2019)
3. www.antweb.org (datum posledního shlédnutí: 21.5.2020)
4. www.silvarium.cz (datum posledního shlédnutí: 4.9.2019)

7. PŘÍLOHY



Příloha 1. – Polohy jednotlivých mapovaných ploch na Kleti. Červeně jsou znázorněny plochy zasažené orkánem Kyrill a žlutě kontrolní plochy.



Příloha 2. – Jedna ze zasažených ploch s příkladem vyznačené mapované plochy (červeně). První snímek vlevo nahoře zachycuje podobu plochy v roce 2006, snímek vpravo nahoře z roku 2008, snímek vlevo dole zachycuje současnou podobu plochy z let 2018/19 s polohami hnízd (žlutě) a poslední snímek zachycuje současnou podobu plochy s vyznačenými polohami hnízd z předchozích etap mapování (2003/4). Červený čtverec označuje vždy tutéž plochu, která byla mapovaná v roce 2019.



Příloha 3. – *Formicoxenus nitidulus* (foto. April Nobile, CASENT0173159, z www.antwiki.org).



Příloha 4. – Jedno z mapovaných hnízd mravence *Formica aquilonia* z léta 2019 (foto. Josef Němec).



Příloha 5. – *Formica aquilonia* (foto. April Nobile, CASENT017315, z www.antweb.org).