

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Distribuce hnízd mravenců rodu *Formica* s ohledem na jejich vzdálenosti

Diplomová práce

Bc. Miroslav Schejbal

Studijní program: Biologie, Studijní obor: Učitelství biologie a geografie pro SŠ

Forma studia: prezenční

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

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

Olomouc 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením doc. Tufa, a že jsem citoval veškerou použitou literaturu.

V Olomouci dne:

Poděkování:

Tímto bych chtěl přednostně poděkovat mému vedoucímu diplomové práce, doc. Tufovi, za jeho cenné rady, věnovaný čas a pomoc se statistickým hodnocením výsledků. Velké poděkování také patří manželům Bezděčkovým za jejich ochotu a pomoc s determinací vzorků lesních mravenců.

Nemohu zapomenout ani na celou mou rodinu, která mě plně podporovala během celého období studia.

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení autora: Bc. Miroslav Schejbal

Název práce: Distribuce hnízd mravenců rodu *Formica* s ohledem na jejich vzdálenosti

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra botaniky PřF UP

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

Rok obhajoby práce: 2019

Abstrakt: Mravenci podrodu *Formica* jsou klíčovými druhy lesních ekosystémů. Jsou to bezkonkurenční predátoři bezobratlých, ochranou mšic ovlivňují distribuci dřevin, šíří semena rostlin, jsou bioindikátory těžkých kovů a dovedou měnit vlastnosti půdy prostřednictvím tvorby chodbiček, kumulací minerálních látek a změnou pH. Mechanismy a limitující faktory jejich šíření jsou neustále předmětem zájmu vědců. V této práci byla zmapována stanoviště s výskytem *Formica* s. str. v CHKO Žďárské vrchy. Dohromady bylo nalezeno 220 aktivních kup náležící druhům *Formica polycтена*, *F. lugubris*, *F. rufa* a *F. truncorum*. Cílem bylo vysvětlit prostorovou distribuci kup pomocí zaznamenaných parametrů hnízd a prostředí s důrazem na mezidruhové odlišnosti. Některá data byla získána pomocí programu QGIS, závislost environmentálních a druhových proměnných byla vyhodnocena v programu CANOCO. Ostatní parametry byly spočítány běžnými matematickými postupy. Celková průměrná hustota hnízd byla velmi nízká (0,05 hnízda/hektar), největší koncentrace představovaly kolonie *F. polycтена*, jehož distribuce na rankerech a ve vyšších nadmořských výškách byla ve srovnání s ostatními druhy překvapivá, navíc byla nejčetnější v nefragmentovaných částech lesa. Hnízda *Formica lugubris* byla situována nejen na jižních, ale i SV svazích spíše mladších lesů, což dokazuje dobrou snášenlivost vůči chladu a zastínění. Průměrně nejdelsí vzdálenosti mezi vlastními hnízdy (223 m) poukazují na výborné schopnosti disperze a vysokou konkurenceschopnost. *Formica rufa* se vyskytovala v nižších polohách starších lesů, na J až JZ svazích a jeho hnízda byla nejméně zastíněna, což potvrdilo zvýšené nároky druhu na sluneční záření a teplo. Tato práce by mohla být podkladem výběru a ochrany vhodných biotopů pro výskyt lesních mravenců *Formica* s. str.

Klíčová slova: lesní mravenci, distribuce, *Formica polyctena*, *Formica lugubris*, *Formica rufa*, hnízdo

Počet stran: 74

Počet stran příloh: 10

Jazyk: Čeština

Bibliographical identification:

Author's first name and surname: Bc. Miroslav Schejbal

Title: Distribution of anthills with respect to their distances

Type of thesis: Diploma thesis

Department: Department of Botany, Faculty of Science, Palacký University Olomouc

Supervisor: Ivan Hadrián Tuf, Ph.D.

The year of presentation: 2019

Abstract: The ants of *Formica* subgenus are key species of the forest ecosystems. They are predators of invertebrates, they effect a distribution of woody plants by protecting of aphids, then they spread the seeds of plants, they are bioindicators of heavy metals, and they are able to change soil properties by tunnels creating, mineral substances accumulation and pH modifying. The mechanisms and limiting factors of their spreading has been constantly studied. In this study the habitats with *Formica* s. str. occurrence were mapped in a protected landscape area the Zdarske vrchy hills. Overall there were found 220 active ant mounds belonging to species of *Formica polyctena*, *F. lugubris*, *F. rufa* and *F. truncorum*. The object of this study was to clarify spatial distribution of the ant mounds using recorded nest and surroundings parameters with emphasis on interspecific differences. Some data were reached by QGIS program, the dependencies of environmental and species variables were evaluated by CANOCO program. The total nest density was very low (0,05 nest per hectare), the high concentrations of *F. polyctena* nests on rankers in the higher altitudes were suprising comparing to other species. Moreover, the nests were more frequent in the closed forest. The nests of *Formica lugubris* were situated both on the south slopes and on the NE slopes of younger forests showing cold and shadow tolerance. The distances between own nests, on average 223 m, refers to perfect dispersal and competitiveness abilities of the species. *Formica rufa* occurred in lower elevations of older forests on the S and SW slopes and its nests are least shaded that confirmed the hypotheses of higher claims on insolation and warm. This study could be a basis for choosing and protecting of suitable biotopes for the occurrence of wood ants *Formica* s. str.

Keywords: wood ants, distribution, *Formica polyctena*, *Formica lugubris*, *Formica rufa*, nest

Number of pages: 74

Number of appendice pages: 10

Language: Czech

OBSAH

ÚVOD A CÍLE PRÁCE	7
1 TEORETICKÁ ČÁST.....	10
1.1 Teritoriální chování lesních mravenců.....	10
1.2 Strategie zakládání hnízd u mravenců.....	13
1.3 Vliv fragmentace lesních porostů na šíření mravenců	16
1.4 Mravenci rodu <i>Formica</i> s. str.....	19
<i>Formica rufa</i> Linnaeus, 1761	19
<i>Formica truncorum</i> Fabricius, 1804.....	20
<i>Formica polyctena</i> Foerster, 1850.....	20
<i>Formica lugubris</i> Zetterstedt, 1838	21
1.5 CHKO Žďárské vrchy	22
2 MATERIÁL A METODY.....	25
2.1 Evidence hnízd a zájmové lokality	25
2.2 Měřené parametry hnízd a prostředí	26
2.3 Statistická analýza dat	28
3 PRAKTICKÁ ČÁST S VÝSLEDKY	29
3.1 Množství evidovaných hnízd na jednotlivých lokalitách.....	29
3.2 Měřené charakteristiky hnízd a jejich distribuce	33
3.3 Statistické analýzy distribuce hnízd	38
4 DIDAKTICKÁ ANALÝZA ODBORNÉHO TÉMATU	43
4.1 Zařazení tématu „mravenci“ do výuky	43
4.2 Příklad vyučovací hodiny s využitím mravenců	44
5 DISKUZE	49
5.1 Distribuce hnízd podle nadmořské výšky	49
5.2 Hustota hnízd a množství opuštěných kup	50

5.3	Nejbližší vzdálenosti hnízd vlastního i cizího druhu	51
5.4	Distribuce hnízd v závislosti na půdních typech.....	53
5.5	Četnost hnízd podle stáří lesa.....	53
5.6	Distribuce hnízd v závislosti na jejich zastínění a fragmentaci lesa	54
5.7	Distribuce hnízd podle expozice svahu.....	56
5.8	Vliv vegetace na prosperitu hnízd.....	57
5.9	Vyhodnocené stanovištní nároky každého druhu	57
6	ZÁVĚR	59
7	LITERATURA.....	61
8	PŘÍLOHY	75

ÚVOD A CÍLE PRÁCE

Mravenci jsou fascinující skupinou hmyzu, která obsadila téměř veškeré prostředí souše na Zemi. Typicky si svá hnízda staví v menších hloubkách pod zemí velmi hojný druh mravence *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) (Grüter et al. 2011). Naopak v tropických korunách stromů lze spatřit tzv. krejčíky *Oecophylla smaragdina* (Fabricius 1775), kteří zde doslova sešívají listy, ze kterých si tak budují své hnízdo (Bochynek & Robson 2014). V lesích mírného až subarktického pásu ční nad zemský povrch kupy mravenců rodu *Formica* (Punttila 1996), zatímco druhy jako *Monomorium pharaonis* (Linnaeus, 1758) pocházející z tropů jsou celosvětově rozšířenými invazivními škůdci lidských obydlí (Wetterer 2010) a ohniví mravenci *Solenopsis invicta* Buren, 1972, jsou dokonce schopni přečkat i potopu vystavením voru z jejich těl a přemístit tak celou kolonii do bezpečí. Navíc během této plavby produkují mnohem více jedu než obvykle (Haight 2006). Podobně se dokáže přes vodní plochu dostat i *Dorylus wilverthi* Emery, 1899, známý jako nájezdný kočovně žijící druh mravence s vysokou predací bezobratlých (Peters et al. 2011).

Jinou strategii volí mravenci rodu *Atta*, kteří pomocí kusadel stříhají kousky listů, které odnáší do podzemního hnízda a zde na nich pěstují houby, kterými se dále živí (Garrett et al. 2016) nebo lesní mravenci rodu *Formica*, jejichž stravu tvoří z 90 % medovice mšic (Ellis et al. 2015). Vysoká míra adaptability je jedním z klíčových faktorů úspěšnosti mravenců a jejich obývání všech biotopů (Hölldobler & Wilson 1997), s mravenci se proto setkáváme na všech kontinentech kromě Antarktidy (Žďárek 2013).

Za svůj úspěch však mravenci nevděčí pouze přizpůsobování. Svou převahu na pevnině dosáhli i díky vysoce sociálnímu způsobu chování, které je založeno na obětování jednotlivce na úkor blaha kolonie. Navíc mravenci v hnízdě jsou rozdělení na kasty, což zajišťuje velmi efektivní dělbu práce (Hölldobler & Wilson 1997). Aby byla činnost statisíců až milionů mravenců hnízda koordinovaná, rozvinuly se u mravenců různé způsoby komunikace. Mezi ty patří vylučování chemických látek zvaných feromony, ale třeba také dotyk tykadel a vydávání zvuků (Jackson & Ratnieks 2006; Schönrogge et al. 2017).

Tato práce je zaměřena na skupinu lesních mravenců podrodu *Formica*, proto jejich obrovský ekologický význam bude demonstrován právě na nich. Lesní mravenci jsou dominantními predátory bezobratlých (Laakso & Setälä 2000), ovlivňují hned

několik ekosystémových úrovní zahrnující členovce (Punntila et al. 2004), stejně tak jako obratlovce (Rolstad et al. 2000). Kromě toho, jejich způsob výživy závislý z velké části na mšicích, může také významně nepřímo ovlivnit distribuci dřevin na dané lokalitě (Wimp & Whitham 2001). Samotné hnízdo se může stát útočištěm mnoha dalších živočichů, například žížal, stonožek, pavouků a roztočů (Robinson & Robinson 2013). Dále lze mravence považovat za tzv. ekosystémové inženýry schopné ovlivňovat fyzické, chemické i biologické vlastnosti půdy. Mezi činnosti mravenců, podílející se na těchto procesech, patří mimo jiné budování podzemních chodbiček, změna pH půdy k neutrálním hodnotám, zvyšování množství dusíku a fosforu v hnízdech vlivem hromadění potravy a podobně (Frouz & Jílková 2008). V neposlední řadě pomáhají lesní mravenci v rámci symbiózy s rostlinami šířit jejich semena, tzv. myrmekochorie (Englický & Šera 2018).

Již pro svůj význam v ekosystému jsou lesní mravenci předmětem ochrany. Podle Červeného seznamu IUCN (2019) jsou mravenci rodu *Formica* na globální úrovni téměř ohrožení, zatímco v České republice jsou všechny druhy lesních mravenců klasifikované jako ohrožené (MŽP 2019). Jedná se o *Formica aquilonia* Yarrow, 1955, *Formica lugubris* Zetterstedt, 1838, *Formica pratensis* Retzius, 1783, *Formica truncorum* Fabricius, 1804, *Formica polyctena* Foerster, 1850 a *Formica rufa* Linnaeus, 1761 (Bezděčka 2000b).

Na zakládání hnízd lesních mravenců má velký vliv gynie. Monogynní druhy mají v hnízdě jedinou královnu, která se na danou lokalitu mohla dostat i na relativně delší vzdálenost díky shazování křídel až po kopulaci se samečkem. Oproti tomu polygynní jsou takové druhy, jež mívají královen více, což je dáno odlamováním křídel často ještě před samotnou kopulací, královny se tak šíří na krátké vzdálenosti nebo zůstávají v mateřském hnízdě (Punntila 1996; Žďárek 2013). Na gynii navazuje domie, neboli počet hnízd, které zabírá jedna kolonie mravenců. Pokud osidluje jediné hnízdo, jedná se o monodomii. Většina hnízd však bývá polydomních, tzn. že kolonie zároveň obsazuje více hnízd (Ellis et al. 2017).

Gynie a domie mají zásadní roli při distribuci hnízd mravenců, stejně tak jako stárí lesa a s tím související fragmentace lesního porostu (Punntila 1996; Sorvari & Hakkarainen 2007a; Kilpeläinen et al. 2008). Na našem území je velmi málo studií, které se podrobně zabývají distribucí hnízd mravenců v závislosti na těchto proměnných, nicméně zdá se, že pro správné pochopení šíření lesních mravenců a jejich efektivní ochrany je toto nezbytné.

Cílem této práce proto bude zmapovat lokality s výskytem lesních mravenců podrodu *Formica* s tím, že budou zaznamenávané parametry hnízd i prostředí. Dále se pokusit vyhodnotit stanovištní nároky jednotlivých druhů lesních mravenců, parametry prostorové distribuce hnízd s ohledem na biologii zmíněných druhů a přítomnost ostatních mravenišť.

1 TEORETICKÁ ČÁST

1.1 Teritoriální chování lesních mravenců

Jedním ze základních aspektů, který má vliv na distribuci hnízd lesních mravenců, je jejich teritorialita (Hölldobler & Wilson 1990). To je způsob chování živočichů, kterým si brání konkrétní, poměrně stálý, prostor proti jeho obsazení nebo využití jiným členem téhož druhu, případně druhu jiného (Ardrey 1997). Pojem teritorium je obecně vymezovaný jako území, které daný druh výhradně užívá a v případě potřeby brání před interdruhovými nebo i intradruhovými vetřelci; teritoriální chování a s ním spojené teritoriální strategie patří mezi základní oblasti studia chování živočichů (Hölldobler 1978). Bezděčka (1982) definuje teritorium lesních mravenců jako území kolem hnízda, které všichni příslušníci daného roje považují za vlastní, a podle toho teritorium využívají a také chrání. Do území teritoria zařazuje povrch hnízda i s jeho nejbližším okolím a navíc všechny navštěvované zdroje potravy a území nacházející se mezi nimi a hnízdem.

Velikost i tvar teritoria se mění v čase, nejvíce v závislosti na potravní nabídce. Například pokud se v lesním ekosystému přemnoží nějaký druh, mravenci mu velmi rychle přizpůsobí svůj jídelníček, čímž se mění územní vymezení teritoria a navíc se tím mravenci velmi významně podílí na udržování rovnováhy – mravenčí teritoria se proto nikdy nemohou stát ohnisky masového šíření bezobratlých lesních škůdců.

Teritoriální strategie je velmi dobře propracovaná u sociálního hmyzu, kam mravenci patří (Hölldobler 1978). Všechny druhy lesních mravenců mají teritoriální instinkt silně vyvinutý (Bezděčka 1982). Aby mohl být druh nazván sociálním (eusociálním), musí se dospělí starat o potomky; v jednom hnízdě žijí dvě nebo více generací dospělých a příslušníci každé kolonie se dělí na kasty – rozmnožující se královnu (královny) a pracující dělnice (Hölldobler & Wilson 1997).

Kolonie mravenců je soubor hnízd blízké příbuzných. Mezi těmito hnízdy vedou komunikační trasy, na kterých probíhá nepřetržitá výměna potravy, plodů i dospělých jedinců (Hölldobler & Lumsden 1980). Základem kolonie je mateřské a jedno dceřiné hnízdo, dalším štěpením se kolonie rozrůstá. Kolonie nesmí být zaměňována s komplexem hnízd, což je pouze seskupení hnízd stejného druhu na určité lokalitě. Všechna hnízda v komplexu si nemusejí být příbuzná a často si vzájemně konkurují (Bezděčka 2000a). Komplex hnízd může čítat desítky i stovky hnízd, například

v Jeseníkách na ploše 540 ha byl nalezen komplex o počtu více než 1200 hnízd (Bezděčka 1999). Koloniální způsob života se na Zemi objevil asi před 100 miliony lety a rozšířeným v říši hmyzu se stal před 50 miliony lety, dodnes je obrovskou konkurenční výhodou (Hölldobler & Wilson 1997).

Základním důvodem vzniku teritoriálního chování mravenců je bezpochyby potřeba zajištění dostatku potravy, jedná se o využívání potravního teritoria (Levings & Traniello 1981). Bruyn (1978) určuje jako potravní teritorium mravenců území, kde výskyt dělnic z jednoho hnízda shánějící potravu silně redukuje přítomnost dělnic ostatních hnízd. Svůj lovecký revír kolonie si mravenci vyznačují tzv. teritoriálním feromonem, který je vyměšován z několika zadečkových žláz. Někdy tuto látku obsahuje i mravenčí trus (Žďárek 2013). Jiné feromony jsou používány při nalezení nového zdroje potravy, kdy průzkumný mravenec nejprve nalezne zdroj, sám se nakrmí a cestou zpět do hnízda zanechává chemickou stopu, kterou zachytávají ostatní dělnice hnízda, jež se následně po chemické stezce vydávají až k nalezené potravě. Pokud je zdroj vyčerpán, chemická stopa dělnic slábne, až se vytratí úplně (Jackson & Ratnieks 2006; Morgan 2009; Czaczkes et al. 2013). Na vlastním území se dělnice chová velmi jistě, pokud se zde objeví vetřelec, přivolává posily pomocí poplašného feromonu. Někdy může jako poplašný feromon fungovat i kyselina mravenčí, kterou mravenci vystřikují žlázami ze zadečku (Žďárek 2013).

Velikost potravního teritoria se liší jak u jednotlivých druhů, tak i kolonií a v závislosti na čase. Například Czechowski & Vepsäläinen (2009) studovali velikost potravního teritoria u *Formica polyctena* na izolovaném ostrově a zjistili, že tato kolonie využívá i po 22 letech své existence překvapivě pouze jednu pětinu celé rozlohy ostrova. Pokud se však na daném území vyskytne více druhů mravenců nebo více kolonií, často se začnou jejich potravní teritoria překrývat a nastává mezi nimi konkurence. Hnízdo a jeho teritorium chrání před vetřelci sterilní dělnice, někdy se zvětšenými kusadly, zvané vojáci. Jejich zásadní role je bránění teritoria po celé období potravní aktivity použitím agresivity, agresivních gest a signálů k vyhnutí se hnízdu (Hölldobler 1981).

Tradičně jsou rozlišované dva typy konkurence – vykořisťování a interference. Vykořisťování je schopnost druhu najít a využívat potenciálně limitující zdroje; je typické pro druhy, které dokážou vyhledat zdroje rychle. Interference je schopnost druhu zabránit ostatním využívat tyto zdroje buď přímou agresí, nebo nepřímo teritorialitou; interferenci využívají druhy vykazující agresí či použití jedů (Fellers

1987; Savolainen & Vepsäläinen 1988). Jednotlivá mraveniště prosazují své zájmy na úkor susedů, čímž narůstá počet hraničních konfliktů (Žďárek 2013). Nejvyšší agresivitu mezi hnízdy mravenců lze zaznamenat časně z jara, což souvisí s vyšší potřebou bílkovin pro výživu královny a následně vývoj larev. Boje mohou vést až k úplnému zániku některého z hnízd, přičemž oběti jsou snášeny vítězi do hnízd, kde slouží právě jako potrava (Mabelis 1984).

Jak je již zmíněno výše, všechny druhy lesních mravenců rodu *Formica* jsou vysoce teritoriální. Jedním z nich je *F. polyctena*, jehož distribuci v závislosti na výskytu jiných druhů zkoumali Savolainen & Vepsäläinen (1988). Zjistili, že jiné teritoriální druhy, jako např. *Formica exsecta* Nylander, 1846 nebo *Formica truncorum* měli hnízda nejméně ve vzdálenosti 65 metrů od hnízd *F. polyctena*. Naopak submisivní druhy mravenců, jako *Formica fusca* Linnaeus, 1758 či *Leptothorax* spp. Mayr, 1855, svá hnízda vystavěly i ve vzdálenosti 20 metrů. *Formica polyctena* však své teritorium nebrání pouze proti cizím druhům mravenců, byl zaznamenán například úbytek brouků čeledi *Carabidae* ve vymezeném území teritoria těchto mravenců (Reznikova & Dorosheva 2004). Super-kolonie *Formica lugubris* ve Švýcarsku pro změnu v rámci svého teritoria snížila četnost pavouků (Cherix & Bourne 1980). Podobně tak *Formica aquilonia* omezila výskyt pavoukovic a sekáčů na svém bráněném území. Experimentální studium rozdílu mezi predací a interferenční konkurencí je však velmi náročné, protože eliminace pavouků na daném území nemusí být způsobena konkurencí, ale tím, že se stanou mravenčí kořistí. Na druhou stranu se poblíž hnízd zvýšil počet žížal (Laakso 1999).

Výjimkou však nejsou ani války mezi koloniemi stejného druhu teritoriálních mravenců tak, jako je tomu například u *F. polyctena*. Všechny války mezi mravenci jsou způsobené kompeticí o území a potravu (Hölldobler & Wilson 1997). Tento fenomén tzv. kanibalských válek je možné nejčastěji pozorovat v jarních měsících, kdy se zvyšují nároky mravenců na příjem potravy. Podobný jev lze sledovat taktéž u druhů *Formica lugubris* či *Formica rufa* (Driessen et al. 1984).

Teritoriální chování mravenců nemusí být vždy pro všechny strany jen škodlivé. Již mnohokrát bylo dokázáno, že ochrana teritoria *F. rufa* proti nájezdníkům *Formica sanguinea* Latreille, 1798 měla kladný vliv na distribuci tzv. otrokářských mravenců *Formica fusca*. Jde o jakýsi způsob symbiózy, kdy *F. rufa* pomáhá bránit i teritorium *F. fusca* a právě s pomocí jejich hnízd zakládá některá svá nová hnízda, když se jedinci *F. fusca* starají o královnu *F. rufa* (Czechowski & Vepsäläinen 2001). Stejně tak byl tento

vztah zaznamenan u *F. polycтена*, která taktéž chránila *F. fusca* ve svůj prospěch (Czechowski & Bálint 2006; Väänänen et al. 2010).

1.2 Strategie zakládání hnízd u mravenců

Na teritoriální chování mravenců má také značný vliv mimo jiné způsob zakládání hnízd a s tím úzce související počet královen v hnízdě. Některé druhy mravenců mají striktně jednu jedinou královnu, v hnízdech jiných druhů je královen hned několik a jsou i takové druhy, u nichž se v určitých hnízdech nachází jedna královna a v dalších hnízdech je jich více. Rozdílný počet jedinců královské kasty je běžný u většiny sociálního hmyzu, včetně mravenců a způsobuje velké ekologické rozdíly (Hölldobler & Wilson 1977).

Zakládání nových hnízd a kolonií začíná vždy od královen, které se spolu se samečkou (trubci) rojí každý rok. Rojení mravenců stejného druhu má přesné načasování, obvykle probíhá v určitý den i hodinu tak, aby byla šance na oplození královen, a tedy šíření genů daného hnízda, co největší. Nejčastější doba pro rojení většiny druhů mravenců je na začátku léta, u některých až na podzim (Kaspari et al. 2001; Dunn et al. 2007). Proto jsou tzv. svatební lety nejvýznamnější událostí v rámci hnízd. Velké množství okřídlených mravenců vzlétá, aby našlo své protějšky a spářílo se. Během vábení jedince druhého pohlaví jsou využívány různé strategie, například samičky *F. lugubris* se sdružují na loukách, kde lákají samce pomocí uvolňování pohlavního feromonu (Cherix et al. 1991). Cesta mladých neoplozených královen přitom není vůbec jednoduchá, většina z nich se stává obětí predátorů, utopí se ve vodě nebo zkrátka zabloudí a umírá (Kenne & Dejean 1998). Jestliže královna přijme ejakulát od samečka, uloží si ho do speciálního váčku lokalizovaného na konci abdomenu. V tomto orgánu, zvaném spermatéka, mohou spermie vydržet i roky, než je samička postupně využije ve zplození potomků (Hölldobler & Wilson 1997). Po spáření se samečkou se královna snáší k zemi, odlamuje si křídla a buduje nové hnízdo, což je neméně riskantní krok (Peeters & Ito 2001). Snese vajíčka, ze kterých vychová první generaci dělnic, která jí pomáhá s péčí o další snůšky. Po několika týdnech až měsících se situace obrátí a o hnízdo se začnou starat už pouze dělnice (Hölldobler & Wilson 1997).

Hnízda druhů obsahující pouze jednu královnu se nazývají monogynní, často bývají tato hnízda solitérní. Samičky monogynních druhů odlamují svá křídla až po nalezení lokality pro založení nového hnízda, díky čemuž se mohou od svého

mateřského hnízda šířit i na velké vzdálenosti (Žďárek 2013). K zakládání hnízd mohou využívat hnízda *F. fusca* a dočasně tak hnízdně parazitovat (Punntila 1996). Keller (1991) ve své publikaci dokazuje, že 12 ze 13 monogynních druhů mravenců zakládá svá hnízda nezávisle na potřebě pomoci dělnic. Monogynní královny ve své blízkosti netolerují žádné cizí, stejně tak dělnice takového hnízda jsou vysoce teritoriální a na příslušníky ostatních hnízd reagují agresivním chováním (Hölldobler 1978). Mezi monogynní druhy patří například *F. exsecta*, *F. pratensis* (Pamilo et al. 1994) a *F. rufa* (Chapuisat et al. 1997). Hnízda *F. lugubris* byla popsána v některých zemích světa jako monogynní, v jiných jako polygynní (Goropashnaya et al. 2004).

Polygynní, nebo taktéž polykalické, jsou druhy, jejichž hnízda obsahují více královen (Žďárek 2013). Samičky se zbavují křídel velmi brzy, není výjimkou, že odlomí křídla ještě před samotnou kopulací přímo na mateřském hnízdě. Tím pádem nedokážou migrovat na větší vzdálenosti, někdy zůstávají přímo v mateřském hnízdě (Punntila 1996). Opakovaným množením se v takových hnízdech může vyskytovat relativně vyšší míra inbreedingu, jedinci si tedy jsou příbuznější (Hölldobler 1978). Proto tyto druhy běžně vytváří velké kolonie (Žďárek 2013). Dělnice polygynních druhů bývají méně agresivní než dělnice z monogynních hnízd (Punntila 1996). Typickými polygynními zástupci jsou *F. aquilonia*, *F. polycтена* a *F. truncorum* (Pamilo et al. 1994). Chapuisat et al. (1997) do této skupiny zařazují též *Formica paralugubris* Seifert, 1999.

S počtem královen v hnízdě velice úzce souvisí tzv. domie. Pokud kolonie mravenců zabírá jediné hnízdo, jedná se o monodomii. V případě obsazení více hnízd prostorově odlišených, ale společensky propojených, hovoříme o polydomii (Hölldobler & Wilson 1977; Ellis et al. 2017). Důvod vzniku polydomie může být spojený s faktem, že dělnice v hnízdech jsou neokřídlené, tudíž veškerá komunikace a sociální vazby s ostatními hnízdy jsou takto mnohem jednodušší (Bulmer et al. 2001). Polydomie se prokazatelně v evoluci vyvinula již několikrát a je známá u všech významných podčeledí mravenců napříč všemi kontinenty (Debout et al. 2007). Polydomní druhy jsou často ekologicky velmi úspěšné s rozsáhlými ekosystémovými dopady, v některých případech se druhy dokonce stávají invazivními (Hoffmann 2014).

Značnou výhodou polydomie je snížení rizika predace během zakládání nových hnízd a šíření královen, jelikož se pohybují jen na malé vzdálenosti. Pro polygynní mravence spočívá další přínos v jednodušší výměně pohlavních jedinců a možnosti založení zcela nových kolonií odtržením se od té původní (Robinson 2014). Kratší

vzdálenosti mezi hnízdy také umožňují výměnu dělnic, stavebního materiálu či potravy na delší vzdálenosti. Gordon et al. (1992) zjistili, že potravní zdroje mají velký vliv na zakládání a vývoj hnízd, zvláště lesní mravenci jsou velmi pečliví v dodržování potravních stezek a bránění svého potravního teritoria. V případě ohrožení samotného hnízda je pak jednodušší svolání obrany. Rozšiřování kolonií a teritoria probíhá také lépe. Naopak rizikem polydomní společnosti je rychlejší šíření infekcí v rámci kolonie, navíc transport jídla a dělnic vyžaduje energii a v neposlední řadě v nedaleko vzdálených hnízdech může docházet k inbreedingu, čímž se snižuje genetická variabilita populace (Robinson 2014).

Monodomie dává prostor pro vznik velkých osamocených hnízd, ve kterých podporuje homeostázu a zvyšuje šance na přežití. Zvýšená koncentrace populace poskytuje efektivnější a rychlejší komunikaci, což může být užitečné pro rychlou mobilizaci obrany. Mezi nevýhody lze zařadit vyšší přitažlivost predátorů vůči soliterním hnízdům, limitaci růstu hnízda, omezenou vzdálenost potravních stezek či menší produktivitu než ve větších hnízdech polydomních druhů (Ellis & Robinson 2014). Zároveň je však nutné dodat, že monodominní druhy mají sice menší efektivitu v objevování nových zdrojů potravy, nicméně jsou mnohem efektivnější a agresivnější ve vykořisťování (Cook et al. 2013).

Rozdělení monodomie a polydomie v rámci druhů není asi žádným překvapením. U některých druhů lesních mravenců ovšem existují rozdíly i v rámci jednoho druhu, v závislosti na geografickém rozšíření. Jako striktně monodominní se jeví druhy *F. rufa* (Camlitepe & Stradling 1998) a *F. pratensis* (Rosengren & Pamilo 1983). Naopak čistě polydomní je podle Bernasconiho et al. (2006) *F. paralugubris*. Schopnost vytvářet polydomní i monodominní hnízda v různých geografických oblastech byla zaznamenána u druhů *F. polycтена* (Mabelis 1979; Rosengren & Pamilo 1983), *F. lugubris* (Bernasconi et al. 2005) a stejně tak u *F. aquilonia* (Sorvari et al. 2008a; Buhl et al. 2009).

1.3 Vliv fragmentace lesních porostů na šíření mravenců

Šíření mravenců je silně ovlivněno také fragmentací lesních porostů a s tím souvisejícím umístěním mraveniště v rámci lesa, například na jeho okraji, v hloubi lesních porostů či na vykácené mýtině. Fragmentace je narušení původně souvislého zalesněného stanoviště, což je faktor vedoucí ke změně biotických i abiotických faktorů prostředí, což může způsobit úbytek populace mnoha druhů živočichů, včetně mravenců (Vasconcelos et al. 2006).

Obhospodařování lesů, zvláště jejich kácení, má dalekosáhlé dopady na distribuci mravenčích hnízd. Odstranění stromů způsobuje vysychání povrchové vrstvy kupy a tím snižuje tepelnou kapacitu hnízda. Na mýtinách má vliv i sklon kupy – čím strmější, tím rychleji horní vrstva vysychá. Samotná teplota se však u hnízd na mýtinách a v lesích nikterak neliší. Pro vysoká hnízda je tedy rizikové, pokud dojde náhle k vykácení stromů, protože vysychají rychleji a mohou vyschnout úplně, takže na holosečích lze nacházet už jen opuštěné kupy. Počet aktivních kup bývá na mýtinách vždy menší, než v lesích. Na druhou stranu, pokud hnízda přežijí první roky po kácení, většinou se jejich vlhkost začne opět zvyšovat díky zarůstání okolí bylinami, které stíní a udržují vláhu (Sorvari et al. 2016). O důležitosti zastínění hnízd píše ve své studii také Véle et al. (2011).

Ztráta vlhkosti z povrchu hnízda a tepelné kapacity může mít negativní důsledek také na reprodukci, růst potomků a celkově přežití hnízd, jak uvádějí Sorvari & Hakkarainen (2005). Produkce sexuálního potomstva je prokazatelně vyšší ve větších hnízdech, jenže na mýtinách hnízda mívají menší rozměry. Nižší teplota a vlhkost hnízd ovlivňuje kromě mravenců samotných také další bezobratlé, kteří zde žijí. Jedincům většinou neuškodí, ale vzhledem k jejich ektotermii může pozdržet životní cyklus, s čímž může být spojený následný pokles populace daného druhu (Laakso & Setälä 1997).

Těžba dřeva má i přímé účinky na biotické faktory ovlivňující prosperitu mravenců, například na potravní nabídku. Největší část potravy mravenců podrodu *Formica* tvoří medovice, kterou produkují mšice žijící na dřevinách (Ellis et al. 2015). V korunách stromů mají útočiště i další bezobratlí, kteří jsou další potenciální potravou pro mravence (Punttila et al. 2004; Véle & Modlinger 2016). Medovice je zdrojem sacharidů, které přijímají hlavně dělnice. Pokud nemají dělnice dostatečný příjem cukrů, může populace hnízda klesnout až o 60 %. Ulovení bezobratlí poskytují zásobu

bílkovin, které jsou třeba zejména pro královnu a krmení larev (Porter 1989; Véle & Modlinger 2016). Sorvari & Hakkarainen (2009) dokazují, že nedostatek potravy je příčinou menší velikosti těla dělnic. Prokázalo to i menší množství tuků v jejich tělech, přičemž rozhodující by měl být příjem potravy v larválním stadiu. Pokud je jí v toto období nedostatek, dělnice dorůstají menších rozměrů. Velikost dělnic také roste s velikostí hnízd v lesních porostech, zatímco na mýtinách jsou dělnice menší.

Kromě velikosti mravenců je kácením lesů ovlivněna i jejich početnost. Sorvari & Hakkarainen (2007a) zaznamenali v odlesněných oblastech 39 % opuštěných hnízd, která se na zkoumané lokalitě vyskytovala ještě před deforestací, a dále 73 % mladých opuštěných kup do 4–5 let po odlesnění. Výsledky tak demonstrují fakt, že i přes moderní techniky, díky nimž je ničení hnízd redukováno, je míra opuštění hnízd stále vysoká a odlesnění je zodpovědné za pokles populací lesních mravenců. Naopak Véle et al. (2016) ukazují, že na větších vykácených plochách se objevuje více druhů i celkově více mravenců než uvnitř lesa nebo v malých těžných územích.

Otázkou zůstává, zda je možné šíření mravenců i přes holoseče dále a zakládání nových kolonií. Je více než pravděpodobné, že existuje hierarchie mezi druhy mravenců, kteří osidlují různá stadia sukcese. Zdá se, že teritoriální mravenci *Formica* s. str. jsou na vrcholu této pyramidy, protože pro zakládání svých hnízd využívají jiné druhy mravenců (Punttila et al. 1991). Co se týká samotného šíření v prostoru, Punttila et al. (1994) uvádějí, že polydomní *F. aquilonia* měla mnohem větší problémy než monodominní *F. lugubris*. Snadnější a efektivnější šíření monogynních druhů mravenců ve fragmentovaných lesích potvrzují i Rosengren & Pamilo (1983). Taktéž Sorvari et al. (2013) po vyhodnocení čtyřletého experimentu souhlasí, že *F. aquilonia* je náchylnější na vykácení území. Punttila (1996) dodává, že *F. lugubris* si svá hnízda staví častěji na okraji lesů, zatímco *F. aquilonia* bývá uvnitř lesa.

S kácením a šířením lesních mravenců souvisí také stáří lesních porostů. I v tomto ohledu bylo provedeno mnoho studií. Kilpeläinen et al. (2008) uvádějí značně vyšší přítomnost *F. aquilonia* v lesích starších 60 let, zatímco *F. polycтена* byla četnější v lesích do 30 let stáří. Punttila (1996) potvrzuje výskyt *F. aquilonia* ve starších lesích, naopak v mladších lesích zaznamenává *F. lugubris* a upozorňuje, že počet opuštěných hnízd bylo více v mladších lesích.

Mezi další důsledky odlesnění patří určitá míra ovlivnění pohlaví v návaznosti na změnu teplotních poměrů stanoviště (Sorvari & Hakkarainen 2007b), dále může zvýšit agresivitu mezi koloniemi stejného druhu (Sorvari & Hakkarainen 2004)

a v neposlední řadě může kácení přispět ke snížení imunity mravenců (Sorvari et al. 2008b).

1.4 Mravenci rodu *Formica* s. str.

Na světě je nyní 16 221 popsanych druhů mravenců, odhady reálného počtu jsou však až trojnásobné (AntWeb 2019). Rod *Formica* Linnaeus, 1758 zahrnuje aktuálně 178 žijících a 59 vyhynulých druhů (Bolton 2019) spadajících do čtyř podrodů: *Coptoformica* Müller, 1923; *Formica* Linnaeus, 1758; *Raptiformica* Forel, 1913 a *Serviformica* Forel, 1913 (BioLib 2019). Za lesní mravence v užším slova smyslu je považován pouze podrod *Formica*, jehož druhy si vytváří nadzemní kupy. Patří sem *F. aquilonia*, *F. lugubris*, *F. pratensis*, *F. truncorum*, *F. polycytena*, *F. rufa* a poměrně nedávno determinovaný *F. paralugubris*. V České republice byly nalezené všechny tyto druhy kromě posledního jmenovaného. (Bezděčka 2000b; Goropashnaya et al. 2004).

Lesní mravenci rodu *Formica* se běžně vyskytují v jehličnatých, smíšených i listnatých lesích tzv. Palearktické zóny (Sondej et al. 2018). Tahle skupina mravenců je rozšířena od Severní a Střední Ameriky, přes celou Evropu a severní Afriku až po nejbližší oblasti Asie (Ant genera of the world 2019).

Hnízda těchto mravenců vytváří typické kupy a jsou vystavěna z organických zbytků, jako je jehličí, větvičky či zbytky rostlin nebo zde mohou být i částice půdy (Wuorenrinne H. 1994). V hnízdech lesních mravenců je udržováno víceméně stabilní klima. Během období aktivity mravenců, tj. v dubnu až srpnu, je mravenci prokazatelně ovlivňovaná teplota hnízda tak, že je o několik stupňů vyšší než teplota okolí. Na podzim mravenci ve všech aktivitách ustávají a termoregulace hnízda je řízena pasivně (Kadochová & Frouz 2014). S teplotou v kupách je také úzce spjata vlhkost. Na povrchu bývá hnízdo poměrně vlhké, naopak v jeho středu téměř suché, přičemž u hnízd s nižší vlhkostí kolísá denní teplota výrazněji než u těch vlhčích (Frouz & Finer 2007). Obecně vysoká vlhkost, teplota a organický materiál hnízd poskytují ideální podmínky pro rozkladné procesy, díky kterým je přítomno mnoho bezobratlých a rozvíjí se potravní sítě (Jílková & Frouz 2014). Hnízda v zastíněných oblastech jsou zpravidla mohutnější než hnízda exponované slunci (Sorvari & Hakkarainen 2005; Chen & Robinson 2014).

***Formica rufa* Linnaeus, 1761**

Český ekvivalent pro název tohoto druhu zní mravenec lesní, je to pravděpodobně nejznámější druh lesních mravenců u nás, jenž dorůstá délky 6–9 mm (Sadil 1955;

Křístek & Urban 2013). Čelo, temeno i zadeček jsou zbarveny tmavohnědě až černě; stopka, hrud' a zbytek hlavy je více do červena až červenohnědé. Jeho hnízda dosahují výšky přibližně jednoho metru, přičemž základem bývá starý pařez (Macek et al. 2010) a materiál je hrubší než u hnízd jeho příbuzných druhů (Bezděčka 2000b). V jeho koloniích žije 100 000–500 000 mravenců, dělnice shání potravu ve vzdálenosti až 200 m od hnízda. Odhaduje se, že jediná kolonie denně uloví 2000–100 000 kusů hmyzu (Křístek & Urban 2013).

Upřednostňuje spíše světlá a osluněná stanoviště na okraji lesů, podél lesních cest, výjimečně i na zastíněných místech. Kolonie bývají typicky monogynní, k zakládání hnízd využívá paraziticky druhy *F. fusca* či *Formica lemani* Bondroit, 1917. Rojení probíhá obvykle v květnu až červnu (Macek et al. 2010).

Je to eurosibiřský druh (Sadil 1955), jeho výskyt ve světě je doložen například z Polska (Sondej et al. 2018), Rakouska (Glaser 2006) či Finska (Punntila & Kilpeläinen 2009).

***Formica truncorum* Fabricius, 1804**

Formica truncorum, neboli mravenec pařezový, si již podle názvu zakládá svá hnízda uvnitř starých suchých pařezů, někdy i na okrajích polí v hromadě kamenů. Tato hnízda postupně vystavuje v klasické oblé kupy z jehličí a podobného materiálu. Jednoznačně převažují osamocená hnízda, popřípadě menší kolonie, větší shluky hnízd jsou velmi vzácné (Bezděčka 2000b).

U nás obývá jak nížiny, tak podhorské a horské oblasti, nelimituje ho ani bezlesí. Mravence pařezového lze nalézt na různých lokalitách v celé České republice, avšak jeho výskyt je mnohem vzácnější než u ostatních druhů podrodu *Formica* (Bezděčka 2000b). V zahraničí se vyskytuje ve Skandinávii, Německu, Rakousku, Bělorusku, Nizozemsku, Rumunsko a v dalších zemích (Mabelis & Korczyńska 2001).

***Formica polyctena* Foerster, 1850**

Jestliže *F. rufa* je náš nejznámější mravenec, *F. polyctena* je jednoznačně nejrozšířenější a nejpočetnější (Křístek & Urban 2013). České názvosloví pro tento druh není úplně ustálené, můžeme se setkat hned se třemi synonymy – mravenec pospolitý, mravenec lesní menší a mravenec množivý, zřejmě nejpoužívanější název.

Dělnice dorůstají velikosti 4–5 mm, královny až 10 mm (Zahradník 2011). Hnízda často dosahují značných rozměrů – výšky až dvou metrů a průměru základny i pěti metrů (Křístek & Urban 2013) a v porovnání s příbuznými druhy lesních mravenců patří tato hnízda mezi ty nejobjemnější (Punntila & Kilpeläinen 2009). Řadí se mezi druhy spíše stínomilné (Macek et al. 2010). Kolonie mravence množivého jsou většinou polygynní a mohou tvořit rozsáhlé komplexy hnízd. Jen výjimečně je zakládá s pomocí cizích druhů jako je *F. fusca* (Zahradník 2011). Rojení pohlavně zralých jedinců nastává od dubna do konce května (Macek et al. 2010).

V České republice se vyskytuje v suchých borových lesích na Břeclavsku, stejně tak v horských smrčínách na Šumavě, v Krkonoších, Železných horách a Žďárských vrších. Jeho přítomnost není výjimkou ani v listnatých lesích (Bezděčka 2000b). Miles (2004) našel kolonie *F. polycytena* také v CHKO Broumovsko. Budeme-li hledat tento druh v rámci Evropy dále, ve Švýcarsku se *F. polycytena* nachází po celé zemi (Vandegheuchte et al. 2017), kolonie jsou zaznamenány i v Rakousku (Glaser 2006), Polsku (Sondej et al. 2018) a velké komplexy hnízd jsou zmapované ve Finsku (Pamilo et al. 1992; Elo et al. 2018).

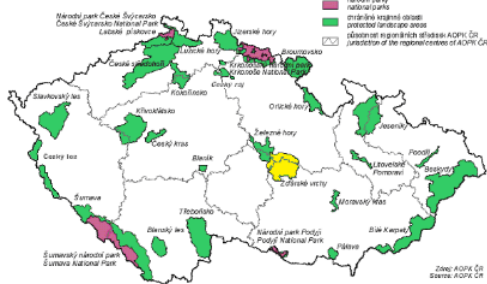
***Formica lugubris* Zetterstedt, 1838**

Někdy zvaný jako mravenec podhorní, ale tento název zatím není ustálený, a proto je lepší se držet odborného pojmenování. *Formica lugubris* je charakteristický výskytem v horských oblastech. Hojně se vyskytuje v blízkosti mokřadů, což může naznačovat jeho vyšší nároky na vlhkost a nižší teplotu stanoviště (Bezděčka & Bezděčková 2011). Poměrně spolehlivým determinačním znakem je přítomnost pryskyřice uvnitř hnízd, kousky jsou i na jeho povrchu (Härkönen 2017).

V naší republice jsou četná hnízda v pohraničí na jihu a jihozápadě Čech, dále v Brdech, na Českomoravské vrchovině a v Jeseníkách (Bezděčka 1999; Bezděčka 2000b). V horských oblastech se nachází ve Švýcarsku (Vandegheuchte et al. 2017) a Rakousku (Glaser 2006), dále pak ve Velké Británii (Sudd et al. 1977), Finsku (Pamilo et al. 1992; Punntila & Kilpeläinen 2009) či v Kanadě (Finnegan 1975).

1.5 CHKO Žďárské vrchy

Výzkum této práce probíhal na území Chráněné krajinné oblasti Žďárské vrchy. Tato oblast se rozkládá v okresech Žďár nad Sázavou, Svitavy, Chrudim a Havlíčkův Brod. Ochrana nad tímto územím, čítající rozlohu 70 940 ha, byla vyhlášena v roce 1970 (AOPK ČR 2019). Předmětem prohlášení území za CHKO je zachování harmonie kulturní krajiny, významné zastoupení přirozených ekosystémů a péče o vodní zdroje, jelikož je to pramenná oblast řek (Svratka, Sázava či Chrudimka aj.) a území je hlavní evropskou hranicí úmoří Severního a Černého moře (Vacek et al. 2012). Konkrétně jsou zde 4 NPR, 10 PR a 37 PP. Nejnižše položený bod je Sazomín (490 m n. m.), nejvyšší vrchol Devět skal dosahuje výšky 836 m n. m (Vacek et al. 2012).



Obr. 1 Poloha CHKO Žďárské vrchy v rámci ČR – vyznačeno žlutě (upraveno podle: AOPK ČR 2019).



Obr. 2 Hranice CHKO Žďárské vrchy (zdroj: mapy.cz).

Z hlediska geomorfologie leží CHKO Žďárské vrchy v Českomoravské vrchovině, celku Hornosvratecká vrchovina. Větší část CHKO patří do geomorfologického podcelku Žďárské vrchy, pro který jsou typická hluboká a široce rozevřená údolí lemovaná hřbety, jedná se o tzv. žďárský typ reliéfu. Území je pokryto hlavně rulami, pararulami, migmatity, svory, granodiority a amfibolity. Charakteristickým rysem povrchu jsou mohutné kryogenní útvary, například mrazové sruby, tory, skalní hradby a kamenná moře. Často tyto části bývají tématem ochrany přírody, je to třeba PP Devět skal, PP Malinská skála nebo PP Drátenická skála (Bína & Demek 2012).

Podnebí Žďárských vrchů patří k chladnějším, vlhčím a poměrně větrným. Průměrné roční teploty kolísají mezi 5–6,8 °C, úhrn srážek se může lišit v rozpětí 650–880 mm za rok, v polohách nad 800 m n. m. i 1100 mm. V zimních měsících se na lesních porostech může tvořit námraza, která je poškozující. Sněhová pokrývka se tu objevuje mezi listopadem a začátkem dubna (AOPK ČR 2019).

Dodnes si CHKO zachovala ráz poměrně zachovalé kulturní krajiny. Přibližně 46 % z toho tvoří lesy, 44 % zaujímá zemědělský půdní fond, necelé 2 % vodní plochy a zbytek zastavěné a ostatní plochy. Ještě v 19. století se zde přirozeně nacházely jedlobukové lesy (obsahovaly 65 % dřevin), které byly z velké části nahrazeny smrkovými monokulturami, jež dnes tvoří 85 % dřevin v CHKO. Oblast se v rámci České republiky řadí mezi nadprůměrně lesnaté, lesy zabírají téměř 34 000 ha (cca 50 % území). Především ve vyšších polohách převažují souvislé lesní porosty, ale i roztroušené menší lesy a vytváří typický ráz krajiny CHKO. Charakteristickým typem lesní vegetace jsou z velké části acidofilní smrkové bučiny, bikové bučiny, květnaté bučiny a podmáčené bučiny. Mezi cenné fragmenty CHKO Žďárských vrchů patří rašeliniště a mokřadní společenstva, např. u Velkého Dárka (Vacek et al. 2012).

CHKO patří do hercynské biogeografické podprovincie, z hlediska fyto geografického členění spadá do fyto geografického obvodu České oreofytikum. Květena je poměrně rozmanitá, zaměříme se pouze na lesní rostlinná společenstva. Dominantní je smrk ztepilý (*Abies picea* H. Karst.), dále buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.), borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) či borovice černá (*Pinus nigra* J. F. Arnold). Na rašelinných společenstvech roste například klikva bahenní (*Vaccinium oxycoccos* L.), suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum* L.) či rašelíník (*Sphagnum* L.), ploník tuhý (*Polytrichum strictum* Menz. Ex Brid.) a mnoho jiných mechů. V lesním podrostu jsou čteně zastoupeny druhy čeledi *Poaceae* Barnhart, brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus* L.), ostružiníky (*Rubus* L.), přeslička lesní (*Equisetum sylvatica* L.), kapraď samec (*Dryopteris fylax-mas* Schott.), sasanka hajní (*Anemone nemorosa* L.) a mnoho dalších.

Na území žije taktéž celá řada živočichů, příkladem jsou jelen evropský *Cervus elaphus* L., 1758, ježek západní *Erinaceus europaeus* L., 1758, hraboš mokřadní *Microtus agrestis* (Linnaeus, 1761), rejsek horský *Sorex alpinus* Schinz, 1837, netopýr severní *Eptesicus nilssonii* (Keyserling & Balasius, 1839), datel černý *Dryocopus martius* (Linnaeus, 1758), slepýš křehký *Anguis fragilis* L., 1758, ještěrky *Lacerta* L., 1758, dále mnoho pavoukoviců Arachnida, 1812, brouků Coleoptera, 1758, motýlů

Lepidoptera, 1758 a v neposlední řadě podstatné zastoupení mravenců Formicidae, 1809 (AOPK ČR 2019, BioLib 2019).

Lesní mravenci *Formica* s. str. jsou podstatnou součástí lesního ekosystému Žďárských vrchů. Dosud zde bylo potvrzeno a nalezeno 5 druhů těchto mravenců, a to *F. polycтена*, *F. rufa*, *F. lugubris*, *F. truncorum* a *F. pratensis*, který je početně nejméně zastoupeným druhem (Nenadál 1995; Bezděčka & Bezděčková 2011; Schejbal 2016; Kuncová 2017).

2 MATERIÁL A METODY

2.1 Evidence hnízd a zájmové lokality

Veškerý výzkum probíhal v CHKO Žďárské vrchy v kraji Vysočina (viz kapitola 1). Sběr dat probíhal během září až října v letech 2017 a 2018.

Vzhledem k tomu, že tato studie navazuje na bakalářskou práci (Schejbal 2016), byla zde použita data z dřívějšího mapování hnízd s tím, že byla provedena kompletní inventarizace již dříve nalezených hnízd. To zahrnovalo opětovné zmapování všech vyhledaných hnízd, korekci případně změněných parametrů prostředí a zaznamenání nově vybudovaných hnízd či opuštěných kup (probíhalo roku 2018). Mezi tyto zájmové lokality patřily (všechny spadají do okresu Žďáru nad Sázavou):

1) *Kopec U Osla* – nachází se v katastrálním území obce Svratka, nejnižší bod leží ve výšce 619 m n. m., vrchol měří 709 m n. m. a jeho souřadnice jsou N 49° 42,06' a E 16° 02,72'. Zkoumané území dosahovalo po inventarizaci 280 ha.

2) *Kopec Kamenný vrch* – se rozprostírá na katastrálních územích obcí Herálec, Vojnův Městec a Vortová. Úpatí kopce začíná přibližně v nadmořské výšce 701 m, vrchol leží ve výšce 803 m n. m. a je určen souřadnicemi N 49° 40,73' a E 15° 55,91'. Po zopakovaném zaznamenávání hnízd mravenců bylo prozkoumáno území o velikosti 540 ha.

3) *PR Čtyři palice* – se nachází na území obce České Milovy. Vrchol s dominantním skalním útvarem ční do výše 732 m n. m. a jeho souřadnice jsou N 49° 41,13', E 16° 05,61', nejnižší bod leží na úrovni 653 m n. m. Zmapováno zde bylo 190 ha (Mapy.cz 2019).

Druhá část terénních prací spočívala v hledání a mapování zcela nových hnízd mravenců na jiných lokalitách zahrnující širší okolí CHKO. Každé hnízdo bylo označeno číslem a byly zaznamenávány přesné souřadnice hnízd pomocí přístroje GPS Garmin eTrex Legend (přesnost podle výrobce s maximální odchylkou 7 metrů). Dále byly zjišťovány parametry prostředí a hnízd (viz kapitola 2.2). Nakonec bylo z každého hnízda odebráno 5 dospělých dělnic sloužící k determinaci jednotlivých druhů lesních mravenců. Druhy mravenců byly určeny za pomoci standardní entomologické lupy podle klíče v publikaci Sadila (1955) a revidovány manželky Bezděčkovými. Mezi nově mapované lokality patřily (všechny v okrese Žďár nad Sázavou):

1) *Území mezi obcemi Žďár nad Sázavou, Velká Losenice, Matějov a Budeč* – s pomyslným středem v lese Babín o souřadnicích N 49° 32,91' a E 15° 53,39'. Bylo zkoumáno území o rozloze 2400 ha, největší mapované území této práce. Průměrná nadmořská výška je zde přibližně 570 m n. m. Výběr této lokality nebyl nahodilý, již dříve zde provedl rozsáhlé mapování hnízd lesních mravenců například Nenadál (1995).

2) *Kopec Vápenice* – se nachází v katastrálním celku obce Račín, nejvyšší bod leží ve výšce 628 m n. m. a přesně se nachází na souřadnicích N 49° 36,13' a E 15° 51,68'. Zkoumána byla celkově plocha 195 ha.

3) *Okolí Velkého Dářka* – Velké Dářko (N 49° 38,08' a E 15° 53,88'; 614 m n. m.) je rybník, proto se jedná zpravidla o podmáčené oblasti. Zkoumána byla západní až jihovýchodní část pevniny směrem od rybníku čítající 780 ha, přičemž toto území je rozděleno mezi obce Polnička a Radostín.

4) *Západní část katastrálního území obce Radostín* – zde byl zmapovaný prostor o velikosti necelých 390 ha. Výskyt hnízd byl evidovaný zejména podél asfaltové cesty vedoucí z Radostína do obce Vepřová (přibližně v místech N 49° 38,01' a E 15° 51,05'; 639 m n. m.) a také podél cesty přes Synkův kopec (N 49° 38,73' a E 15° 49,91'; 622 m n. m.) (Mapy.cz 2019).

2.2 Měřené parametry hnízd a prostředí

Při mapování a evidenci kup lesních mravenců byly zaznamenávány parametry každého hnízda a parametry prostředí. U hnízd mapovaných již v rámci bakalářské práce (Schejbal 2016) byla provedena kontrola pouze těch parametrů, které budou použity dále v této studii. Metodické postupy jsou prováděny podle doporučení Bezděčky (2000c) a Daďourka (2008), také bylo čerpáno od Punttily (1996). Registrované byly následující parametry:

Poloha a nadmořská výška hnízda – obojí je určováno jakýmkoliv přístrojem s GPS navigací s přesností alespoň do 10 metrů, v tomto případě GPS Garmin eTrex Legend. Přibližnou nadmořskou výšku lze také vyčíst z běžných turistických map 1: 50 000.

Zastínění hnízda – je to způsobilý odhad zakrytí oblohy porostem z pohledu mraveniště. Je vyjádřeno v procentech a pro tuto práci bylo definováno 5 stupňů zastínění hnízda – 0, 25, 50, 75 a 100 %, kde 0 % je zcela osluněná kupa bez porostu a 100 % znamená úplné zapojení porostu nad hnízdem. Na hranici lesa či okraji cest tak bývá zastínění nejčastěji 50 %.

Expozice svahu – jedná se o umístění hnízd na svahu, přičemž každý svah je exponován, tedy vystaven na určitou světovou stranu. Pro přesnější určení zde byly použity nejen hlavní, ale i vedlejší světové strany. Expozice tak byla zahrnuta do jedné z osmi kategorií – J, JV, V, SV, S, SZ, Z, či JZ. Dá se určit v programu QGIS verze 3.2.1. Nejprve je nutné sepsat GPS souřadnice do MS Office Excel 2010, poté se na Google mapách soubor vloží a všechny body se ukážou v mapě. Následně se vyexportuje vrstva KML, kterou vložíme do QGIS. Dále je vložena vrstva WMS, například mapa ZM 1 : 25 000. Hnízda se zobrazí v mapě a pomocí směrovky a vrstevnic je možné expozici určit.

Vegetace – zapisují se hojně vyskytující se dřeviny a byliny rostoucí poblíž hnízda v okruhu do 8 metrů.

Půdní typ – určí se opět nejlépe pomocí programu QGIS, vložením vrstvy KML a přidáním WMS vrstvy, tentokrát však půdní mapy 1 : 50 000.

Vzdálenost vlastních hnízd – určíme v QGIS, jako WMS vrstvu lze použít opět třeba ZM 1 : 25 000. Potom zvolíme nástroj *Měřítko* → *Měřit linii* a proměříme vzdálenosti hnízd, zaznamenáváme pouze nejkratší vzdušnou vzdálenost k hnízdu stejného druhu. Jako jednotky byly zvoleny metry.

Vzdálenost od hnízd cizího druhu – postup je obdobný jako u předchozího parametru, měří se však nejbližší vzdálenost k jakémukoliv kupě jiného druhu lesních mravenců, opět v metrech.

Rozloha dané lokality – určena podobně, pomocí nástroje *Měřítko* → *Měřit plochu*, jako vhodné jednotky byly zvoleny hektary.

Hustota hnízd – se spočte jednoduše jako podíl počtu hnízd na jednotku plochy, výsledek je tedy počet hnízd na 1 ha.

Fragmentace lesního porostu – data byla zaznamenávána přímo v terénu. Jde o pozici hnízd vzhledem k tomu, kde byl lesní porost jakkoliv přerušen. Pro tyto účely byly definovány následující skupiny: okraj lesa, okraj lesní cesty a průseky, okraj silnice, mýtina a (bez fragmentace) hnízda uvnitř lesa.

Stáří lesa – ideální by bylo použití QGIS nebo ArcMap a vložit porostní mapy ČR. Ta však ještě stále není zdaleka kompletní, a proto byla využita mapa *Potenciál ohrožení lesa* (ÚHÚL 2019). Po vložení jednotlivých GPS souřadnic hnízd do této mapy bylo postupně získáno stáří lesa u každého hnízda. Kategorie stáří lesa byly ponechány stejně jako z originální mapy, tedy 1–20, 21–40, 41–60, 61–80, 81–100, 101–120, 121–140 a 141–160 let.

2.3 Statistická analýza dat

Datová analýza byla provedena v programu CANOCO for Windows 4.5. za použití gradientové analýzy. Vzhledem k účelu a charakteru dat byly použity přímé ordinační techniky, které jsou výhodné pro analýzu změn druhového složení podle známého a předem stanoveného jednoho či několika gradientů prostředí, a tedy pro vykreslení závislostí jednotlivých parametrů hnízd a prostředí.

Pro ověřování významu vztahů mezi druhovými proměnnými a faktory prostředí byl udělán permutační test ($P = 0,002$). Protože gradienty byly krátké, byl v tomto případě zvolen lineární model a byla provedena tzv. redundantní analýza (RDA), která byla následně logaritmicky transformovaná. Výsledkem redundantní analýzy je ordinační diagram, ze kterého lze vyčíst jednotlivé závislosti proměnných. Směr největší variability zachycuje 1. osa diagramu, další směr variability je zachycen 2. kanonickou osou, která ale nekoreluje s 1. osou. Šipky v diagramu znázorňují kvantitativní charakteristiky, délka šipky narůstá s její hodnotou.

Pro vyjádření vztahu mezi nejbližšími vzdálenostmi hnízd cizích druhů byla použita analýza rozptylu, tzv. ANOVA test, taktéž v balíku CANOCO. Hodnocení závislosti mezi nejbližšími hnízdy téhož druhu bylo taktéž signifikantní, byť v menší míře.

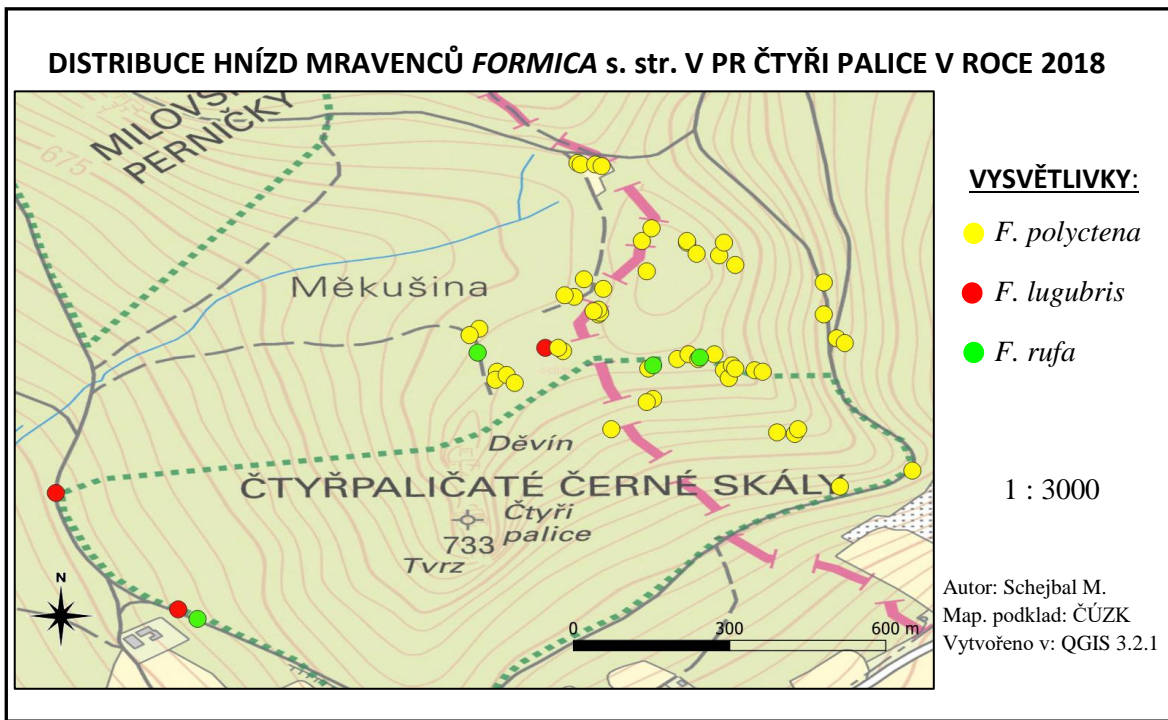
3 PRAKTICKÁ ČÁST S VÝSLEDKY

3.1 Množství evidovaných hnízd na jednotlivých lokalitách

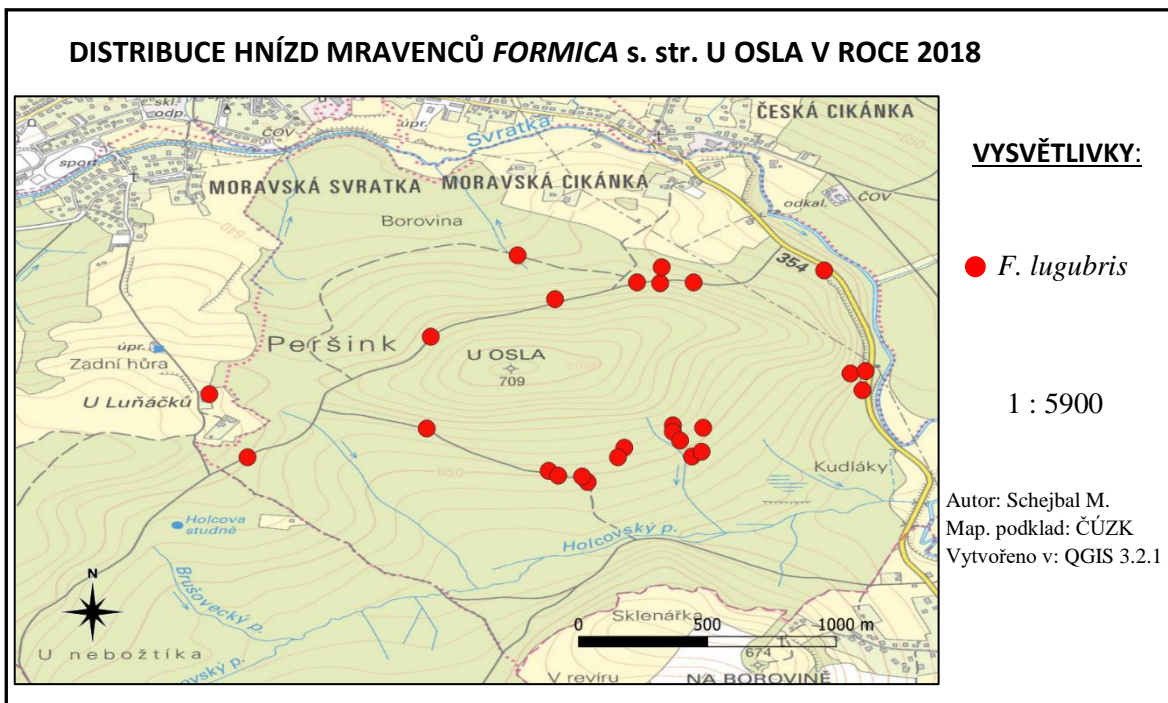
Počty nalezených hnízd na každé lokalitě shrnuje Tabulka 1, distribuci pak názorně demonstrují Obr. 3–9. Nejvíce zaznamenaných hnízd bylo v PR Čtyři palice. Ze 71 kup jich 61 vykazovalo aktivitu (14 % hnízd opuštěných), přičemž 54 z nich patřila druhu *F. polyctena*, 4 *F. rufa* a 3 *F. lugubris*. Nejvyšších hodnot zde jednoznačně dosahovala i hustota hnízd, a sice téměř 0,4 hnízda na hektar. Druhý největší počet hnízd byl nalezen na území mezi obcemi Žďár nad Sázavou, Velká Losenice, Matějov a Budeč, celkem 66 kup, z nichž 7 (tj. 11 %) bylo opuštěných. Dominovaly zde kolonie *F. rufa* čítající 35 kup, zastoupeny byli také *F. lugubris* 15 hnízdy a *F. polyctena* 9 hnízdy. Vzhledem k velké rozloze (2400 ha) ale hustota hnízd dosáhla pouze 0,03 hnízd na hektar, tedy nejméně ze všech lokalit. *Formica rufa* také byla nejvíce zastoupena, i když jen 7 kupami, na kopci Vápenice. Oproti tomu, na Kamenném vrchu a kopci U Osla převládá výskyt *F. lugubris*. Na druhé zmíněné lokalitě byl tento druh dokonce osamoceným s počtem 27 aktivních kup a vysokou hustotou 0,1 hnízd na 1 ha. V západní části katastrálního území Radostína byly zaznamenány dokonce 4 druhy lesních mravenců, z toho *F. polyctena*, *F. lugubris* a *F. rufa* byly zastoupeny prakticky rovnocenně.

Tab. 1 Počty nalezených kup náležející mravencům *Formica* s. str. na jednotlivých lokalitách a jejich součty; *F. pol.* – počet hnízd *Formica polyctena*; *F. lug.* – počet hnízd *Formica lugubris*, *F. rufa* – počet hnízd *Formica rufa*, *F. trun.* – počet hnízd *Formica truncorum*, *OH* – počet opuštěných hnízd, *OH [%]* – počet opuštěných hnízd v , $\sum HL$ – celkový počet hnízd na dané lokalitě.

Lokalita	<i>F. pol.</i>	<i>F. lug.</i>	<i>F. rufa</i>	<i>F. trun.</i>	OH	OH [%]	$\sum HL$
U Osla	0	27	0	0	7	20,6	34
Kamenný vrch	0	18	1	0	4	17,4	23
Čtyři palice	54	3	4	0	10	14,1	71
Žďár n/S, Velká Losenice, Matějov, Budeč	9	15	35	0	7	10,6	66
Vápenice	0	1	7	1	2	18,2	11
Velké Dářko	5	12	2	0	4	17,4	23
Radostín	9	7	9	1	5	16,1	31
\sum hnízd každého druhu	77	83	58	2	39	–	259
Zastoupení v %	29,7	32,0	22,4	0,8	–	15,1	100,0

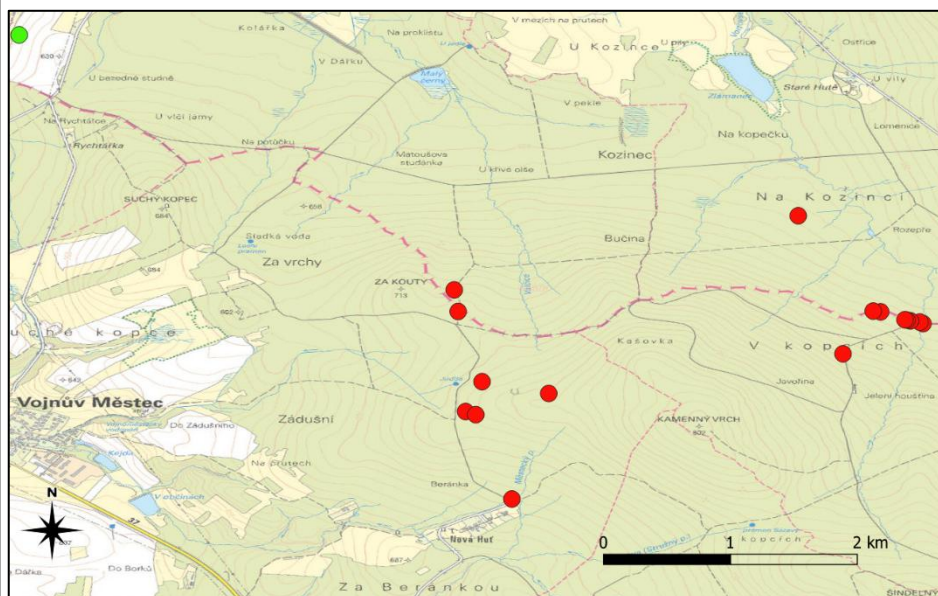


Obr. 3 Výřez mapy zachycující polohu hnízd na lokalitě PR Čtyři palice.



Obr. 4 Výřez mapy zachycující polohu hnízd na lokalitě U Osla.

**DISTRIBUCE HNÍZD MRAVENCŮ *FORMICA* s. str. NA KAMENNÉM VRCHU
V ROCE 2018**



VYSVĚTLIVKY:

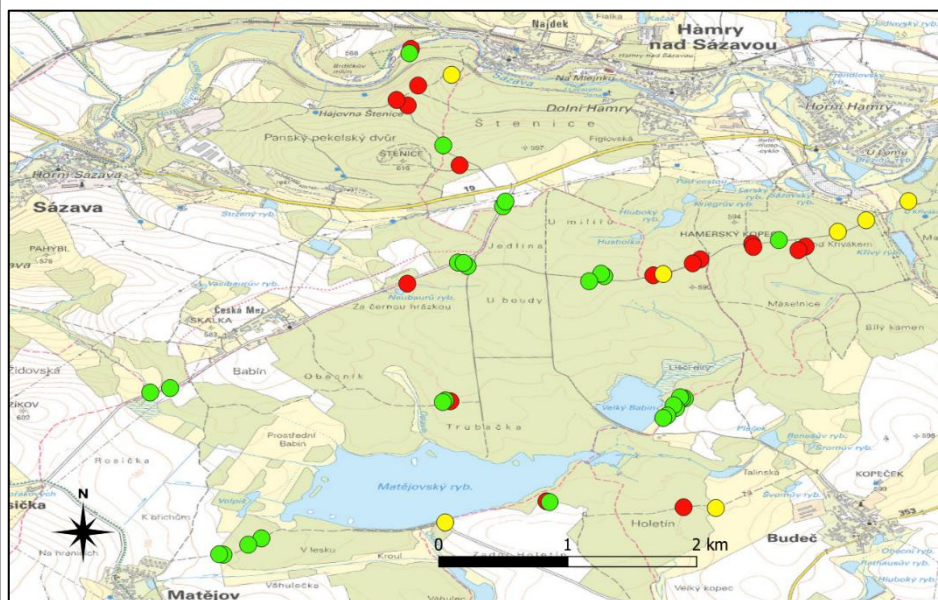
- *F. lugubris*
- *F. rufa*

1 : 11 800

Autor: Schejbal M.
Map. podklad: ČÚZK
Vytvořeno v: QGIS 3.2.1

Obr. 5 Výřez mapy zachycující polohu hnízd na lokalitě Kamenný vrch.

**DISTRIBUCE HNÍZD MRAVENCŮ *FORMICA* s. str. U ŽĎÁRU NAD SÁZAVOU,
MATĚJOVA A BUDEČE V ROCE 2018**



VYSVĚTLIVKY:

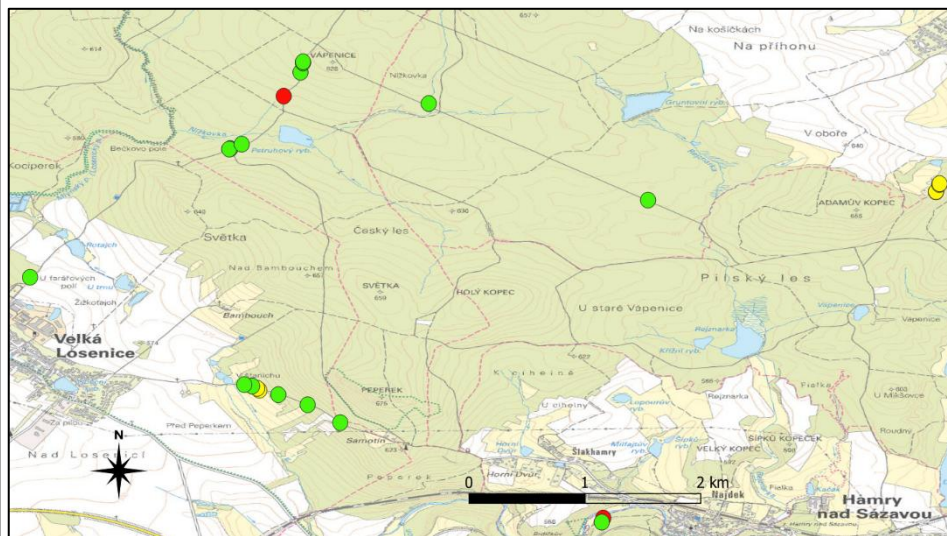
- *F. polyctena*
- *F. lugubris*
- *F. rufa*

1 : 11 900

Autor: Schejbal M.
Map. podklad: ČÚZK
Vytvořeno v: QGIS 3.2.1

Obr. 6 Výřez mapy zachycující polohu hnízd na lokalitách Žďár nad Sázavou, Matějov a Budeč.

DISTRIBUCE HNÍZD MRAVENCŮ *FORMICA* s. str. U VELKÉ LOSENICE A NA KOPCI VÁPENICE V ROCE 2018



VYSVĚTLIVKY:

- *F. polyctena*
- *F. lugubris*
- *F. rufa*

1 : 11 900

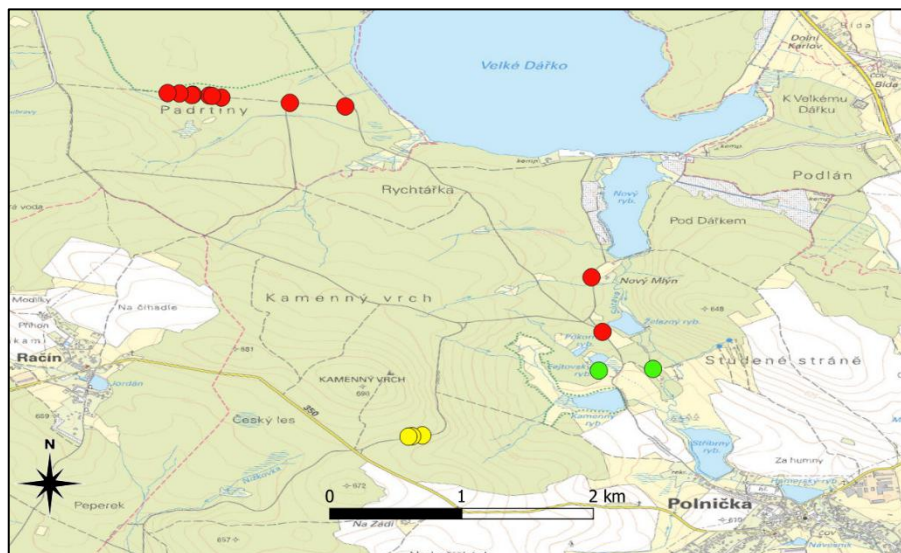
Autor: Schejbal M.

Map. podklad: ČÚZK

Vytvořeno v: QGIS 3.2.1

Obr. 7 Výřez mapy zachycující polohu hnízd na lokalitách Velká Losenice a Vápenice.

DISTRIBUCE HNÍZD MRAVENCŮ *FORMICA* s. str. U VELKÉHO DÁŘKA V ROCE 2018



VYSVĚTLIVKY:

- *F. polyctena*
- *F. lugubris*
- *F. rufa*

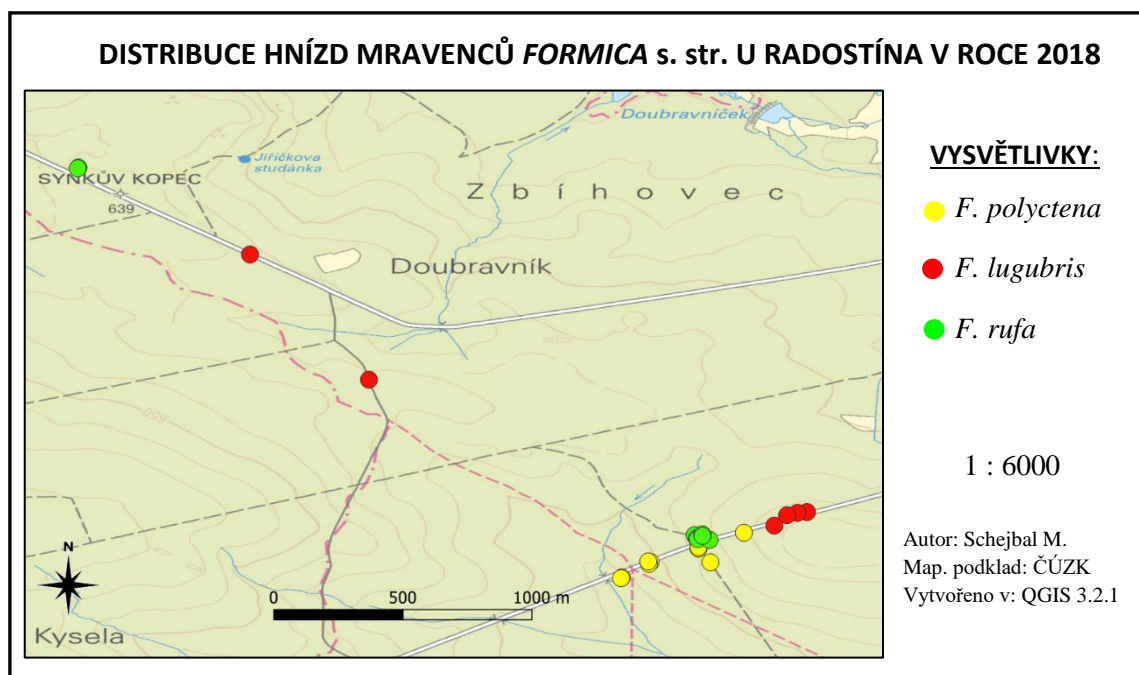
1 : 11 900

Autor: Schejbal M.

Map. podklad: ČÚZK

Vytvořeno v: QGIS 3.2.1

Obr. 8 Výřez mapy zachycující polohu hnízd na lokalitě u Velkého Dářka.

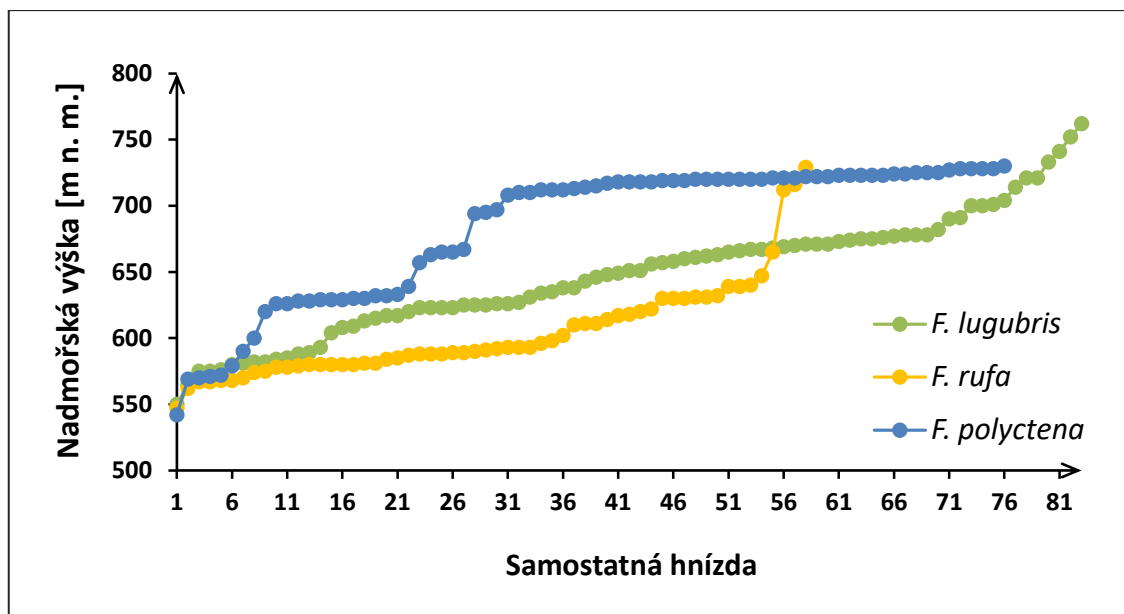


Obr. 9 Výřez mapy zachycující polohu hnízd na lokalitě Radostín.

Celkově tak v rámci této práce bylo zmapováno 7 lokalit, na kterých bylo nalezeno 259 kup lesních mravenců, z toho 39 bylo opuštěných (15 %). Ze zbylých 220 aktivních kup nejvíce náleželo *F. lugubris* – 83 hnízd, dále 77 hnízd *F. polyctena* a 58 hnízd *F. rufa*. Pouze 2 hnízda patřila *F. truncorum*, pro nedostatek dalších dat tohoto druhu nebyla hnízda do dalších analýz použita.

3.2 Měřené charakteristiky hnízd a jejich distribuce

Všechny zaznamenané parametry jsou v Tab. 6–8. Z grafu (Obr. 10) je patrné, že v nejvyšších polohách se nacházela téměř všechna hnízda *F. polyctena*, v průměrné nadmořské výšce 684 m n. m. Nejnižše položené hnízdo bylo nalezeno v 542 metrech, většina hnízd však přesahovala 700 metrů a nejvýše bylo situováno hnízdo v 732 m n. m. Hnízda *F. lugubris* se nacházela v průměrné nadmořské výšce 647 m n. m., celkově v rozmezí 550–762 m n. m. Nejnižše byla průměrně vystavěna hnízda mravenců *F. rufa*, ve výškách 604 m n. m. Nejnižše bylo lokalizováno hnízdo v 547 m n. m., ve vyšších polohách se hnízda tohoto druhu vyskytovala zřídka, nicméně polohou v 729 m n. m. se vyrovnalo i hnízdům *F. polyctena*.



Obr. 10 Graf distribuce kup zaznamenaných druhů lesních mravenců z hlediska nadmořské výšky.

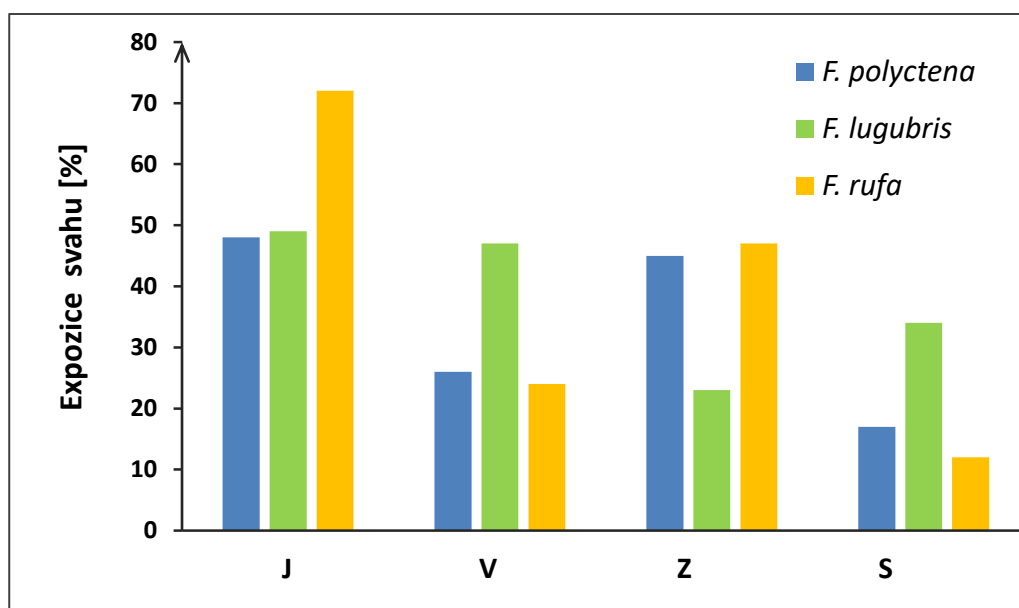
Dominantní místo porostů v blízkosti hnízd *F. polyctena* zaujal smrk ztepilý *Picea abies* (L.) H. Karst., který byl přítomný u 94 % hnízd. Velmi časté byly také traviny Poaceae, které rostly v blízkosti 65 % hnízd. Mezi ostatní přítomné rostliny patřily brusnice borůvka *Vaccinium myrtillus* L. (u 10 % hnízd), buk lesní *Fagus sylvatica* L., dub *Quercus* L., přeslička *Equisetum* L. či ostružiník *Rubus* L. V nejbližším okolí hnízd *F. lugubris* taktéž převládaly porosty smrku (nalezeny u 98 % hnízd) a Poaceae u 67 % kup. Opět zde byly v menší míře zaznamenány brusnice borůvka, buk lesní, dále také bříza bělokora *Betula pendula* Roth a borovice lesní *Pinus sylvestris* L. Obdobně tomu bylo u kup *F. rufa*, v jejichž okolí byl zaznamenán z 87 % výskyt smrku ztepilého, velmi hojně se vyskytovaly opět Poaceae, bezmála u 66 % hnízd a brusnice borůvka v přítomnosti 26 % hnízd. Také zde byly zaznamenány buk, borovice, bříza, ostružiník či přeslička.

Zastínění kup vegetací bylo u všech tří zkoumaných druhů mravenců velmi podobné. Hnízda *F. polyctena* byla zastíněna průměrně z 49 %, hnízda *F. lugubris* z 48 % a nepatrně více byla osluněna hnízda *F. rufa*, jejich zastínění činilo 41 %.

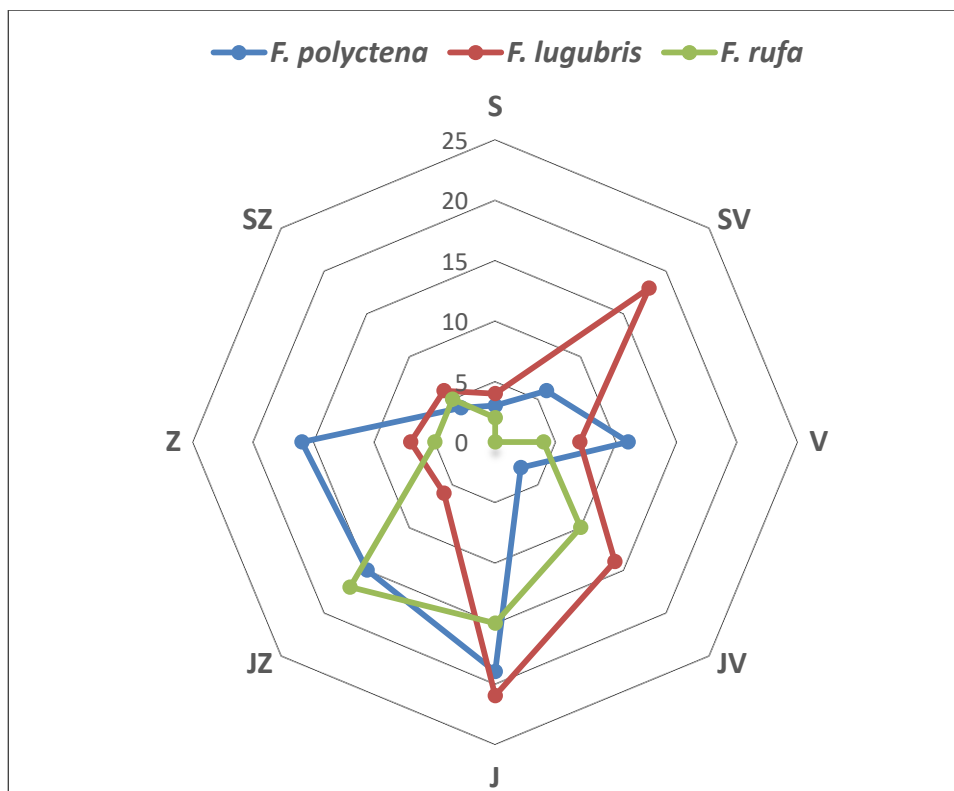
Rozdíly však byly patrné v umístění hnízd na svazích různě exponovaných světových stran. Pomocí programu QGIS bylo určováno 8 vedlejších světových stran. Pro relativní vyjádření četností v procentech byly tyto kategorie omezeny pouze na 4 hlavní světové strany (S, V, J, Z). Hodnocení následně proběhlo tak, že pokud bylo

hnízdo umístěno třeba na jihovýchodním svahu, bylo z hlediska četnosti zahrnuto pro J i V. Proto je součet procent u každého druhu vyšší než 100 % (Obr. 11). Absolutní počet a přesnější distribuci hnízd podle orientace světových stran zachycuje Obr. 12.

Formica polyctena očividně preferovala jižní až západní svahy, naopak pouze 17 % hnízd bylo vybudováno na severních svazích. *Formica lugubris* téměř polovinu svých hnízd taktéž vystavěla alespoň částečně na jižně orientovaných stráních, podobnou závislost vykazuje ale také na východních svazích. Ze všech druhů má nejvíce hnízd alespoň z části na severním svahu, 34 %, nejméně na západní straně. Nejvíce vybudovaných hnízd alespoň partikulárně na jižně exponovaných svazích vykazovala *F. rufa*, jednalo se o 72 % hnízd. Dále, přes 47 % hnízd se nacházelo na svazích zcela či částečně orientovaných na západ. Minimum hnízd *F. rufa* (12 %) bylo exponováno na sever.



Obr. 11 Graf relativní distribuce hnízd v závislosti na expozici svahu vyjádřena v procentech. J = jih, V = východ, Z = západ, S = sever.



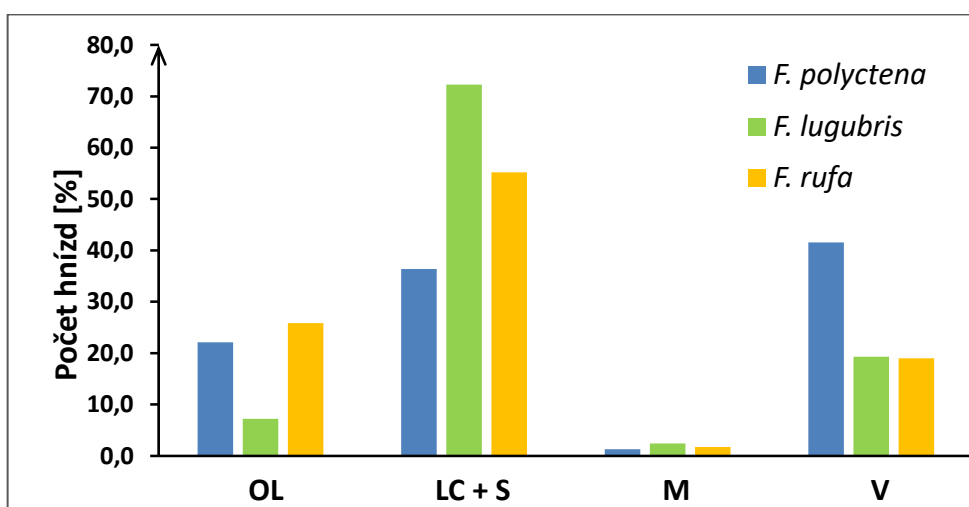
Obr. 12 Graf absolutní distribuce hnízd v závislosti na expozici svahu. *J* = jih, *JV* = jihovýchod, *V* = východ, *JZ* = jihozápad, *Z* = západ, *SZ* = severozápad, *S* = sever, *SV* = severovýchod.

Následující výsledky poukazují na rozdíly mezi rozmístěním hnízd v různě starých lesních porostech (Tab. 2). Největší toleranci vzhledem k věku lesa vykazovala hnízda *F. polycytena*, nacházela se totiž v mladších i starších lesích, nejvíce hnízd bylo v lesích starých 41–100 let, zde byly dvě třetiny hnízd tohoto druhu. Oproti tomu hnízda *F. lugubris* se více vyskytovala v mladších lesích – 51 % hnízd bylo vystavěno v lesích mladších 60 let a pouze 15 % v lesních porostech starších 100 let. Distribuce kup *F. rufa* je naopak závislá na starších porostech. Tři čtvrtiny hnízd byly situovány v lesích starších 60 let stáří, 45 % hnízd dokonce v porostech starších 80 let.

Tab. 2 Distribuce hnízd podle stáří lesa. *HA* – absolutní počet hnízd daného druhu ve věkové kategorii lesa, *HR [%]* – relativní počet hnízd daného druhu ve věkové kategorii lesa.

Stáří lesa	<i>F. polyctena</i>		<i>F. lugubris</i>		<i>F. rufa</i>	
	HA	HR [%]	HA	HR [%]	HA	HR [%]
1–20	3	3,9	9	10,8	4	6,9
21–40	9	11,7	21	25,3	5	8,6
41–60	13	16,9	12	14,5	4	6,9
61–80	13	16,9	16	19,3	17	29,3
81–100	25	32,5	12	14,5	6	10,3
101–120	4	5,2	7	8,4	8	13,8
121–140	1	1,3	6	7,2	12	20,7
141–160	9	11,7	0	0,0	2	3,4

Obecně lze říci, že nejvíce hnízd si dva zkoumané druhy mravenců tvořily při okraji lesních cest a silnic (Obr. 13). Nejvíce tomu tak bylo u *F. lugubris*, podél lesních cest bylo nalezeno přes 72 % jejich hnízd. Podobně, 55 % hnízd *F. rufa* bylo taktéž vystavěno v blízkosti lesních cest. O něco méně hnízd (36 %) v těchto místech patřilo druhu *F. polyctena*. Přes 20 % hnízd *F. polyctena* i *F. rufa* bylo nalezeno na okraji lesů. Ve srovnání s tím zde byly kupy *F. lugubris* lokalizovány jen zřídka (7 %). Na mýtinách se prakticky neobjevovala hnízda ani jednoho ze studovaných druhů. V nefragmentovaném lesním porostu byla nejvíce zastoupena hnízda *F. polyctena*, a to téměř ze 42 %. Zbylé dva druhy tady vykazovaly četnost přibližně 20 %.



Obr. 13 Výskyt hnízd lesních mravenců podle míry fragmentace lesního porostu; *OL* – okraj lesa, *LC + S* – okraj lesní cesty, průseky a okraje silnic, *M* – mýtina, *V* – nefragmentované části lesa.

Dalším zjišťovaným environmentálním parametrem bylo půdní podloží, na kterém byla vystavěna hnízda (Tab. 3). *Formica polyctena* zjevně preferovala kambizemě, na kterých bylo rozmístěno prakticky 65 % ze všech hnízd. Druhým hlavním půdním typem pro výběr lokalit k zakládání hnízd se stal ranker (25 % hnízd). Hnízda *F. lugubris* byla taktéž nejvíce budována na kambizemích (skoro 58 % hnízd), častým substrátem ale byly i gleje a pseudogleje, kterých zde bylo zaznamenáno dohromady 24 %, navíc jako jediný druh zakládala hnízda na organozemích (8 % hnízd). Kupy *F. rufa* se také nejčastěji objevovaly na kambizemích, i když už ne v tak vysoké míře, jako u předchozích druhů. Bylo zde určeno přes 46 % hnízd. Zároveň velké množství hnízd, celkem 48 %, preferovalo pro založení hnízd území se zastoupením glejů, pseudoglejů a stagnoglejů.

Tab. 3 Rozšíření hnízd mravenců podle půdního typu v místě hnízda. HA – absolutní počet hnízd daného druhu ve věkové kategorii lesa, HR [%] – relativní počet hnízd daného druhu ve věkové kategorii lesa.

Půdní typ	<i>F. polyctena</i>		<i>F. lugubris</i>		<i>F. rufa</i>	
	HA	HR [%]	HA	HR [%]	HA	HR [%]
kambizemě	50	64,9	48	57,8	27	46,6
fluvizemě	0	0,0	1	1,2	1	1,7
gleje	3	3,9	8	9,6	5	8,6
pseudogleje	2	2,6	12	14,5	15	25,9
stagnogleje	2	2,6	1	1,2	8	13,8
luvizemě	1	1,3	5	6,0	0	0,0
organozemě	0	0,0	7	8,4	0	0,0
rankery	19	24,7	1	1,2	2	3,4

3.3 Statistické analýzy distribuce hnízd

Pro porovnání předchozích parametrů byly dostačující běžné matematické operace jako aritmetický průměr nebo převedení početnosti na procenta. Tyto výsledky slouží rychlejší orientaci jednotlivých parametrů a k přehlednému porovnání výsledků mezi všemi druhy. Pro lepší pochopení vztahu environmentálních a druhových proměnných však byly provedeny statistické analýzy v programu CANOCO.

Pomocí RDA analýzy byl odhalen význam jednotlivých prediktorů a jejich průkaznost (Tab. 5). Největší podíl variability je vysvětlen první kanonickou osou,

celkem 23 %. Dalších 6 % je objasněno druhou kanonickou osou, zbylé osy jsou zanedbatelné. Celý model tedy vysvětluje přibližně 29 % variability, po provedení permutačního testu je signifikantní (na 1. ose pseudo-F = 58,6 a p = 0,002; na všech osách dohromady pseudo-F = 4,3 a p = 0,002). Jako signifikantní ukazatele se jeví v RDA modelu *cesta* (tedy umístění hnízd podél lesních cest a silnic), *okraj lesa* – výstavba hnízd na okraji lesů, dále půdní typy *ranker*, *glej*, *organozem*, *stagnoglej* a *fluvizem*. Potom také světové strany *V* (východ), *S* (sever) a *Z* (západ). Posledním signifikantním faktorem je *nadmořská výška* (Tab. 4).

Tab. 4 Výsledky redundantní analýzy environmentálních parametrů hnízd. *Envir. proměnná* – environmentální proměnná, *variab.* – podíl vysvětlené variability dané proměnné.

Envir. proměnná	variab. [%]	pseudo-F	p
cesta	7,9	18,0	<0,01
ranker	7,3	16,5	<0,01
okraj lesa	5,8	12,9	<0,01
V (východ)	3,6	7,7	<0,01
nadmořská výška	3,4	7,5	<0,01
S (sever)	2,3	4,9	0,01
glej	2,0	4,2	0,02
organozem	1,8	4,0	0,01
stagnoglej	1,6	3,5	0,03
fluvizem	1,6	3,4	0,02
Z (západ)	1,5	3,1	0,05
kambizem	1,4	2,9	0,07
J (jih)	1,2	2,6	0,06
brusnice	0,8	1,6	0,20
traviny	0,7	1,4	0,24
luvizem	0,7	1,4	0,23
pseudoglej	0,4	0,9	0,38
smrk	0,2	0,4	0,70
zastínění	0,1	0,3	0,79
stáří lesa	<0,1	0,1	0,95

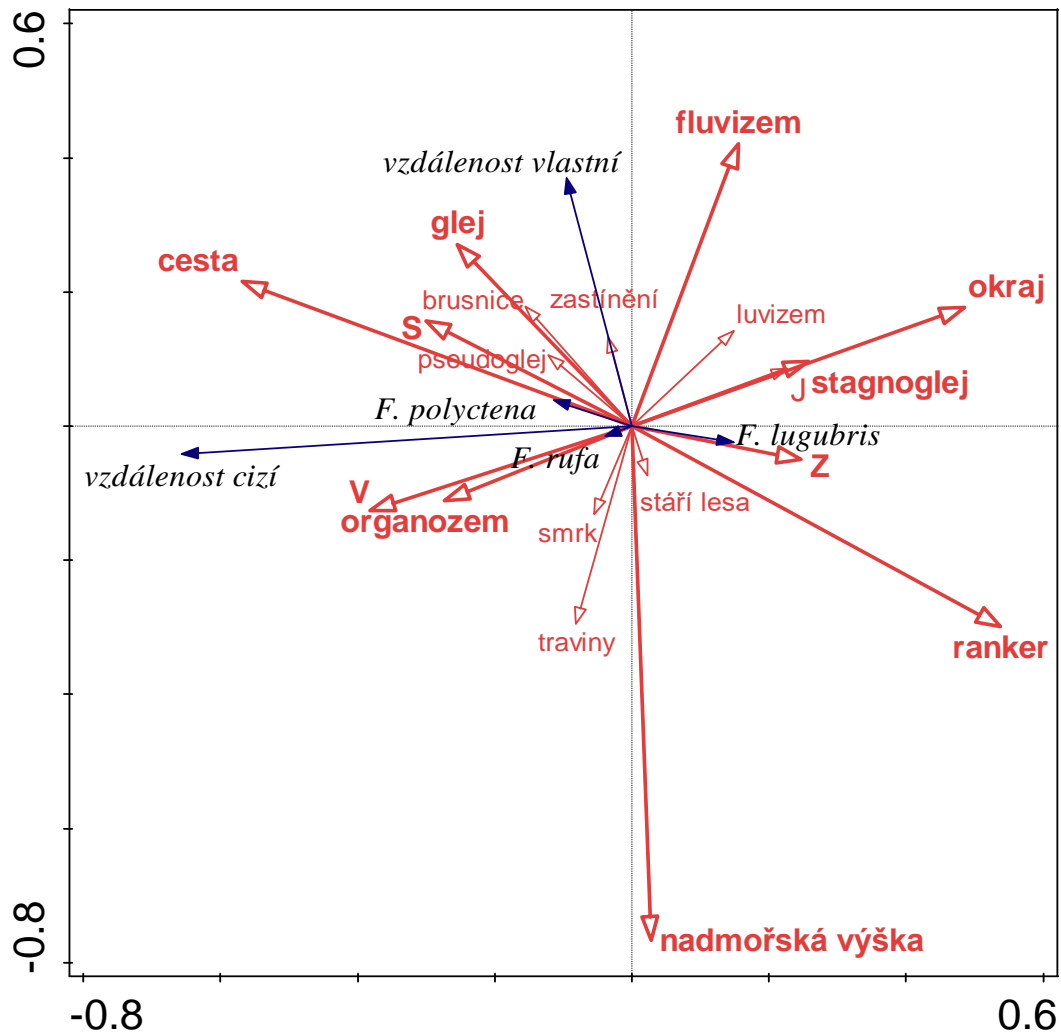
Tab. 5 Variabilita hnízd zjištěná pomocí os modelu RDA.

Osa	1	2	3	4
Variabilita vysvětlená každou osou	0,23	0,06	<0,01	<0,01
Celková variabilita (kumulativní)	23,38	29,14	29,52	29,63
Pseudo-kanonická korelace	0,65	0,38	0,37	0,21
Celková přizpůsobená variabilita (kumulativní)	78,91	98,33	99,62	100,00

Na obrázku č. 14 je ordinační diagram, ze kterého lze vypočítat distribuci hnízd *F. polycytena* podél lesních cest a silnic. Jejich hnízda jsou podle diagramu zakládána na jižních až západních svazích, zatímco severním se vyhýbají. Jejich hnízda evidentně nejsou zakládána na stagnoglejích ani fluvizemích. Na distribuci hnízd *F. polycytena* prokazatelně nemá rozhodující vliv stáří lesa, signifikantně častěji však tento druh staví hnízda ve vyšších nadmořských výškách. Ze všech zkoumaných druhů vykazovala *F. polycytena* mezi vlastními hnízdy nejkratší vzdálenosti.

Kupy *F. rufa* jsou signifikantně lokalizovány na jižních a západních svazích a jsou doprovázeny okolo rostoucími travinami. Hnízda obvykle nejsou stavěna na fluvizemích, organozemích a rankerech. Ve starších lesích se vyskytuje mnohem více hnízd než v mladších lesích. Velmi málo kup *F. rufa* je navíc umístěováno na okraji lesních porostů, kde jsou naopak hojně stavěny hnízda *F. lugubris*.

Hnízda *F. lugubris* jsou obvykle exponovaná na jižních, východních svazích a ve vyšších nadmořských výškách. Obvyklá jsou spíše na glejích, pseudoglejích a organozemích. Nepříznivou závislost vyjadřuje distribuce *F. lugubris* na okraji lesa, západních svazích a stagnogleji. Z grafu je také patrné, že hnízda tohoto druhu jsou velmi vzdálena od hnízd cizích druhů, poměrně vzdálena si ale jsou i hnízda vlastní.



Obr. 14 Ordinační diagram zachycující závislosti environmentálních a druhových proměnných. J – jižní svahy, S – severní svahy, V – východní svahy, Z – západní svahy.

Posledním hodnoceným parametrem byla vzájemná vzdálenost hnízd. Jelikož dataset obsahoval některá hnízda hodně odlehlá (až přes 7 km), omezili jsme analýzu na hnízda se vzdáleností do tří kilometrů. Nejkratší průměrné vzdálenosti mezi hnízdy téhož druhu byly změřeny u *F. polycтена*, délka činila 97 m. Následovaly průměrné vzdálenosti mezi hnízdy *F. rufa* (189 m) a o něco více u *F. lugubris* (223 m). Vnitrodruhové porovnání nejbližších vzdáleností vlastních hnízd pomocí ANOVA přitom bylo signifikantní ($F = 3,10$; $p = 0,047$).

Průměrně největší vzdálenosti od vlastních hnízd k hnízdům cizích druhů lesních mravenců si udržuje se vzdáleností 847 m *F. lugubris*. Hnízda *F. rufa* jsou vzhledem k ostatním druhům vzdálena průměrně 354 m. Ještě výrazně kratší byly vzdálenosti od hnízd *F. polycтена* ke kupám ostatních druhů, tato vzdálenost měřila 261 m. Tyto

minimální odstupy od hnízd cizího druhu jsou výrazně signifikantně ovlivněny druhovou příslušností mravenců ($F = 13,95; p < 0,001$).

4 DIDAKTICKÁ ANALÝZA ODBORNÉHO TÉMATU

4.1 Zařazení tématu „mravenci“ do výuky

Přírodopis je v České republice běžně vyučován na 2. stupni základních škol, na 1. stupni mu předchází prvouka ve 3. třídě a přírodověda ve 4.–5. třídě. Přírodopis je vyučován také na nižším stupni gymnázia a obdobně na vyšším stupni gymnázií jako předmět biologie. Ta se může vyučovat i na některých typech středních či středních odborných škol, popř. učilištích (př. zemědělského či lesnického zaměření).

Distribuce mravenců rodu *Formica* je poměrně specifickým tématem široce přesahujícím rámec jak základního, tak středoškolského vzdělávání. Na druhou stranu, lesní mravenci, či jen obecně mravenci, jsou přímo biologickým didaktickým příkladem, na kterém lze demonstrovat mnoho poznatků a environmentálních vztahů.

Níže uvádím možné příklady využití zařazení mravenců do výuky v širším rámci a na ně navazující výstupy žáků tak, aby byly v souladu s **Rámcovým vzdělávacím programem pro základní vzdělávání – RVP ZV (MŠMT 2017)**:

Vzdělávací oblast: Člověk a příroda

Vzdělávací obor: Přírodopis

- **Vzdělávací obsah: *Obecná biologie a genetika***
 - na příkladu mravence žáci popíší základní projevy života
 - na příkladu mravence žáci porovnejí a objasní funkci základních orgánů živočichů
 - žáci zařadí mravence do správné říše a nižší taxonomické jednotky
 - žáci na příkladu mravenců vysvětlí podstatu a význam pohlavního rozmnožování
- **Vzdělávací obsah: *Biologie hub***
 - žáci vysvětlí význam hub v ekosystémech a potravních řetězcích (někteří naši mravenci si houby pěstují a živí se jimi)
- **Vzdělávací obsah: *Biologie živočichů***
 - žáci popíší základní vnější a vnitřní stavbu těla hmyzu (mravenec jako modelový příklad hmyzu)

- žáci určí vybrané druhy živočichů (druhy mravenců)
- žáci na základě pozorování odvodí základní projevy chování živočichů (mravenců) a na příkladech objasní jejich způsob života a způsoby přizpůsobivosti (př. vysvětlení sociálního hmyzu, potravní nabídka mravenců, stavba kup atd.)

- **Vzdělávací obsah: *Základy ekologie***

- žáci uvedou příklad výskytu organismu v určitém prostředí a vztahy mezi nimi (mravenci: význam v ekosystému, symbióza mravenců a mšic apod.)
- na příkladu mravenců žáci pochopí a rozlišují pojmy ekosystém, populace a společenstvo

Z výše uvedeného výčtu je patrné, že zařazení tématu mravenců do výuky může být velmi pestré, nicméně hlavně jsou mravenci vyučovány součástí Biologie živočichů, v rámci kmene členovců (Arthropoda), třídy hmyzu (Insecta) a řádu blanokřídlých (Hymenoptera) jako modelový příklad sociálního hmyzu. Z RVP – ZV není přímo dané, v jakém ročníku by měla být tato skupina živočichů vyučována, tato kompetence zůstává škole. Na většině ZŠ i gymnázií však existuje stále tradiční pořadí témat pro výuku přírodopisu: obecná biologie s buňkou, bakterie a viry, houby, nižší rostliny, vyšší rostliny nahosemenné a krytosemenné, prvoci, bezobratlí živočichové, obratlovci, člověk a ekologie. Z toho vyplývá, že nejčastěji se o mravencích děti učí v 7. třídě. Není to však pravidlem, např. učebnice Přírodopis 6 pro základní školy a víceletá gymnázia od nakladatelství Fraus zařazuje výuku bezobratlých již do 2. pololetí 6. třídy ještě před rostlinami (Pelikánová et al. 2014).

4.2 Příklad vyučovací hodiny s využitím mravenců

Protože preferuji praktickou výuku, jako ukázkovou hodinu jsem si vybral laboratorní práci, kdy by žáci nejprve pracovali s učebnicí, zopakovali své dřívější poznatky o hmyzu a následně pozorovali hmyz pod lupou nebo mikroskopem. Jinou možností by mohlo být třeba terénní cvičení zaměřené na mravence nebo vytvoření školního myrmekária, kde by žáci pozorovali budování hnízda mravenců.

ROZBOR HODINY:

Ročník: 6.

Vzdělávací obsah: Biologie živočichů

Tematický celek: Členovci – hmyz

Téma hodiny: Laboratorní práce č. 1 – mravenci

Předchozí učivo: Dvoukřídlí, Blanokřídlí

Následující učivo: další sociální hmyz: vosy, včely, čmeláci

Cíle výuky: Žák zařadí mravence do kmenu a nižších taxonomických jednotek.

Žák vyjmenuje základní druhy mravenců.

Žák popíše tělo mravence.

Žák objasní způsob rozmnožování mravenců.

Žák vysvětlí význam lesních mravenců v rámci ekosystému.

Žák dokáže vyhledat odpovědi v učebnici.

Žák zhotoví preparát a pomocí přiblížení mikroskopem nakreslí vybrané anatomické části mravence.

Základní termíny: sociální hmyz, mravenec, hlava, hrud', zadeček, tykadla, kusadla, rojení, kukla, mraveniště

Klíčové kompetence: – *kompetence k učení* (žák vyhledává informace v učebnici, žák samostatně pozoruje, žák si organizuje výuku)
– *kompetence k řešení problémů* (žák řeší problémovou situaci, vyhledává informace k řešenému problému)
– *kompetence komunikativní* (práce ve dvojici, komunikace s vyučujícím – konzultace)
– *kompetence sociální a personální* (žáci spolupracují ve dvojicích, případně si dvojice vypomáhají napříč třídou)

Mezipředmětové vazby: výtvarná výchova (nákres v protokolu), fyzika (práce s mikroskopem), chemie (použit formaldehyd)

Průřezová témata: Environmentální výchova (ochrana mravenců, ekologické nároky a význam mravenců); Osobnostní a sociální výchova

Formy výuky: partnerská výuka (po dvojicích)

Metody výuky: práce s učebnicí, pozorování (laboratorní práce), demonstrace přírodnin

Didaktické pomůcky: mravenec obecný (ve sklínce v 4% formaldehydu), mikroskopická soustava, mikroskop, tabule a křída, učebnice, protokol

Jméno a příjmení:.....

Třída:

Datum:.....

PROTOKOL Č. 1 – MRAVENCÍ

Úkol č. 1: Odpověz na otázky týkající se mravenců

Pomůcky: Přírodopis 6 – učebnice pro ZŠ a víceletá gymnázia, nakl. Fraus (Pelikánová et al. 2014)

Postup: S pomocí učebnice (str. 99–100) a předchozích znalostí o hmyzu odpověz na následující otázky týkající se mravenců. Pracuj pečlivě, odpovědi budou tvým zápisem!

a) *Patří mravenci do skupiny hmyzu s proměnou dokonalou nebo nedokonalou? Své tvrzení zdůvodni.*

.....

b) *Jak se nazývají obydlí, ve kterém mravenci žijí?*

.....

c) *Patří způsob rozmnožování mravenců mezi pohlavní či nepohlavní? Proč?*

.....

d) *Mohou mravenci létat?*

.....

e) *Který druh mravence si buduje kupovitá hnízda? Z jakého materiálu kupy jsou?*

.....

f) *Jaký významný druh mravence si často tvoří hnízda v panelácích? Odkud se k nám tento cizokrajný druh rozšířil?*

.....

g) *Zkus se zamyslet a vysvětlit, čím jsou mravenci v přírodě významní:*

.....

.....

h) *Můžeme třeba klackem strkat do hnízda lesních mravenců? Odpověď zdůvodni.*

.....

Závěr: Odpověděl/a jsem na otázky o

Úkol č. 2: Popis vnější stavby těla mravence

Pomůcky: Přírodopis 6 – učebnice pro ZŠ a víceletá gymnázia, nakl. Fraus

Postup: Pomocí předchozích znalostí o hmyzu popiš vnější části těla mravence, případnou nápovědu hledej v učebnici na str. 76 (Obr. 15, zdroj: pasti.cz 2018).



Závěr: Popsal/a jsem(kolik?) částí těla mravence.

Úkol č. 3: Pozorování těla mravence

Pomůcky: 4% formaldehyd, nachytané dělnice mravence obecného *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), mikroskop, podložní sklíčko, pinzeta

Postup: Ze sklenky s formaldehydem pinzetou vytáhneme jednoho mravence a vložíme jej na podložní sklíčko. Pozorovat začínáme pod objektivem s nejmenším zvětšením. Postupně zaostřujeme na jednotlivé části mravence. Do protokolu zakreslíme buď tykadlo, nohu nebo složené oko mravence. Zapišeme také **zvětšení**, nákres nezapomeneme **popsat** a v **závěru** shrneme, co jsme pozorovali.

Nákres + popis:

Zvětšení:

Závěr: Pozoroval/a jsem

.....

5 DISKUZE

Během výzkumu v této práci bylo zmapováno 7 lokalit v chráněném území Žďárských vrchů o celkové výměře necelých 5000 ha. Bylo zde nalezeno dohromady 220 aktivních kup lesních mravenců *Formica* s. str., u každého hnízda byly zaznamenávány parametry hnízd i prostředí a následně studovány jejich korelace a mezidruhové rozdíly.

Je vhodné ještě poznamenat, že k hodnocení preferencí ovlivňujících distribuci hnízd mravenců pomocí jednotlivých proměnných je třeba přistupovat obezřetně. V takovém případě totiž musíme zahrnout kromě preferencí také nabídku. Jinak řečeno, jestliže je nějaká proměnná v nabídce vzácná, nemůže být četná ani ve výsledné preferenci. V tomto případě se může jednat například o hodnocení distribuce hnízd v závislosti na půdních typech nebo stáří lesa. Zcela relevantních výsledků by bylo dosaženo pouze za ideálních, prakticky laboratorních podmínek, kde by byla četnost kategorií dané proměnné z nabídky naprosto identická.

5.1 Distribuce hnízd podle nadmořské výšky

Mravenci podrodu *Formica* jsou běžně rozšíření v Palearktické zóně jehličnatých, listnatých i smíšených lesů (Stockan & Robinson 2016). Založení hnízd lesních mravenců ve vyšších nadmořských polohách je již celkem rozšířený fakt, ověřili to například Hill et al. (2018) nebo Tsikas et al. (2016), kteří našli hnízda lesních mravenců i v řeckých Rodopech v 1550 m n. m.

Jedním z nejpřekvapivějších zjištění této studie byla distribuce hnízd *F. polycтена* právě celkově ve vyšších nadmořských výškách než tomu bylo u zbylých druhů. Tento fakt byl již naznačen v práci Schejbala (2016). Nyní však pochází výsledky ještě z rozšířeného vzorku, konkrétně o 50 % více hnízd oproti předchozímu počtu. Překvapivé jsou tyto výsledky zejména proto, že při porovnání *F. polycтена* a *F. lugubris* bývá druhý zmíněný druh považovaný spíše za horský (Hagvar 2005), zatímco *F. polycтена* bývá nacházena v nižších až středních polohách. S tímto tvrzením souhlasí i výzkum Vandegehuchte et al. (2017), kde byla dokázána mnohonásobně vyšší četnost hnízd *F. lugubris* ve výškách nad 900 m n. m., zatímco hnízd *F. polycтена* tu bylo jen několik. Tuto skutečnost potvrzuje i Glaser (2006) nálezem kup *F. polycтена* v nižších polohách Alp, zatímco Risch et al. (2016) a Bezděčka & Bezděčková (2011) určují *F. lugubris* za horský druh a svými nálezy to dokládají.

Kontrastně, hnízda *F. rufa* se nacházela průměrně v nejnižších nadmořských výškách, což byl ale spíše očekávaný výsledek. Dokumentují to i dřívější studie, např. z Alp (Glaser 2006) nebo z českého prostředí (Daďourek 2001) z vybraných lokalit na Moravě. Mohlo by to souviset s vyššími nároky *F. rufa* na teplejší klima.

Výsledky mohou být nepatrně zkreslovány relativně malými rozdíly průměrných nadmořských výšek hnízd daných druhů, které činily mezi nejvýše položenou *F. polycтена* a nejnižše situovanou *F. rufa* rozdíl 80 výškových metrů. Na druhou stranu, vzhledem k relativně nízkému nejvyššímu bodu Žďárských vrchů (836 m n. m.) tato hodnota není zanedbatelná. V každém případě by mohlo být přínosné ověřit distribuci *F. polycтена* z hlediska nadmořské výšky i na dalších lokalitách v ČR.

Lesní mravenci však na kopce a vyšší nadmořské výšky evidentně nejsou nutně vázání, poněvadž distribuci kup v nízkých polohách dokázali Sondej et al. (2018) v Bělověžském pralese, Hagvar (2005) v Norsku do 150 m n. m. a Del Toro et al. (2017) zaznamenali hnízda dokonce téměř na úrovni mořské hladiny v Dánsku.

5.2 Hustota hnízd a množství opuštěných kup

Počty hnízd se na každém místě liší, proto je vhodné ke srovnání množství s ostatními výzkumy použít relativní hodnoty, tzn. hustotu hnízd vyjádřenou počtem kup na 1 hektar, v tomto ohledu nejčastěji používanou jednotkou. Mapování v rámci této práce přineslo sumární průměrnou hodnotu 0,05 hnízd na hektar, což se ve srovnání s ostatními výzkumy zdá být velmi málo. Například Klimetzek & Wellenstein (1970) zaznamenali denzitu 1,6 hnízd na hektar, Kilpeläinen et al. (2005) napočítali ve Finsku průměrně 2,5 hnízda na jednom hektaru a ve stejné zemi v jiném výzkumu podobně i Domisch et al. (2005) 2,8 hnízd na hektar. Enormní výskyt mravenců byl zaznamenán v souvislosti s tektonickými poruchami v pohoří Černý les v Německu, průměrná hodnota zde činila cca 16 hnízd/ha (Berberich et al. 2016). Z tohoto porovnání avšak nevyplývá, že by se v ČR mravencům zásadně nedařilo. Dokazuje to inventarizace hnízd Nešporové (2003), která poblíž obce Letovice našla velký komplex hnízd s denzitou 8,3 na hektar.

Naše konkrétní lokalita s největší hustotou dosahovala bezmála 0,4 hnízd na hektar a byla převážně tvořena kupami *F. polycтена*. Je to o něco více než zaregistrovali Vandegehuchte et al. (2017), ale méně oproti výzkumu Punttily & Kilpeläinena (2009) ve Finsku, kde jsou obecně lesní mravenci hojně rozšíření. Ještě méně často se dle této

práce vyskytovala hnízda *F. lugubris* (0,01 hnízd/ha), což je nejpodobnější distribuci tohoto druhu ve Finsku, kde Punntila & Kilpeläinen (2009) provedli sčítání v rámci 10. ročníku Národní finské inventarizaci hnízd mravenců *Formica*. Nelze však opomenout fakt, že lesní plochy ve Finsku jsou mnohonásobně rozlehlejší než v ČR. Jednoznačně početnější distribuci stejného druhu zaznamenali Sudd et al. (1977), přibližně 3,5 hnízd na hektar. Hill et al. (2018) a Tsikas et al. (2016) v Řecku zjistili dokonce 6,5 hnízd/ha. Ze všech tří zkoumaných druhů byl podíl *F. rufa* nejmenší. Ke stejnému závěru došli i Vandeghechuchte et al. (2017) a Punntila & Kilpeläinen (2009).

Přes všechna data a srovnání průměrného počtu hnízd na jednotku plochy z daných studií je třeba přistupovat k údajům jen orientačně. Může totiž dojít k silnému zkreslení dat kvůli různým pojetím k vymezení zájmové plochy. Pokud autor nejprve zvolí území, v němž zaznamenává náhodně výskyt hnízd, může být výsledná hustota hnízd mnohem nižší, než když autor nejprve zmapuje lokalitu a rozlohu určí krajními hranicemi výskytu mravenčích kup. Například pokud by v této práci byla odečtena plocha za pomyslnými krajními hranicemi výskytu hnízd, vzrostla by hustota hnízd na hektar na hodnotu 0,5, tedy desetinásobně.

Vedle aktivních kup mravenců byla počítána taktéž opuštěná hnízda, nejvyšších hodnot bylo dosaženo na lokalitě U Osla ($\frac{1}{5}$ hnízd), z celého mapování pak průměrně 15 % ze všech nalezených hnízd. Podobný podíl zaznamenali také Sondej et al. (2018) a Sudd et al. (1977). Oproti tomu dvojnásobné procento opuštěných hnízd bylo evidováno Klimetzkem (1981) v Německu a stejný podíl, asi $\frac{1}{3}$, také ve Finsku při národní inventarizaci (Punntila & Kilpeläinen 2009). V obou těchto případech se jednalo o lokality s celkově vyšším počtem hnízd. Důvodem většího podílu vymřelých či opuštěných hnízd tak může být větší vnitrodruhová i mezidruhová konkurence a s ní související potřeba objevení nového potravního teritoria (Czechowski & Vepsäläinen 2009).

5.3 Nejblíže vzdálenosti hnízd vlastního i cizího druhu

Další zajímavé výsledky přinesly analýzy vzdáleností hnízd. Nejkratší vzdálenost mezi vlastními hnízdy se prokázaly jako signifikantní prediktor distribuce konkrétních druhů. Signifikance v tomto případě nebyla vysoká, nicméně i tak přináší tento parametr cenná data. Podle předpokladu i optického odhadu z mapek (Obr. 3–9) si byla jednoznačně nejméně vzdálena hnízda *F. polycтена* s délkou 97 metrů, největší vzdálenosti byly

změřeny mezi hnízdy *F. lugubris* (223 m). Pozoruhodné je, že určená vzdálenost mezi hnízdy *F. rufa* (189 m) byla prakticky totožná jako již v mé předchozí práci (Schejbal 2016), přestože předtím byla tato hodnota určena pomocí desetiny aktuálního testovaného vzorku.

Pravděpodobným vysvětlením mezidruhových rozdílů vzdálenosti mezi vlastními hnízdy je odlišná gynie. Monogynní hnízda jsou zakládány královnou, která křídla odlamuje až po určité době po kopulaci se samečkem, tudíž je v jejich možnostech migrovat relativně i na dlouhé vzdálenosti. U polygynních druhů mravenců je situace opačná – královny ztrácí křídla před kopulací, mnohdy ještě než vyletí z vlastního hnízda, čímž je jejich možnost šíření značně omezená (Hölldobler & Wilson 1977; Žďárek 2013). Tím jsou vysvětlené krátké vzdálenosti mezi hnízdy *F. polycтена* náležející do skupiny polygynních druhů (Pamilo et al. 1994). Navíc mají tyto druhy velké sklony vytvářet rozsáhlé polydomní kolonie, tj. společensky spřízněná hnízda (Ellis et al. 2017). Mezi striktně monogynní bývá řazena *F. rufa* (Chapuisat et al. 1997), *F. lugubris* může nabývat v některých zemích monogynní formy, jinde má sklony k polygynii (Goropashnaya et al. 2004). Hnízda objevená v rámci této studie se podle výsledků zdají být monogynní, ale jistotou by bylo posouzení zkušeným myrmekologem.

Naproti tomu vzdálenost k nejbližšímu hnízdu jiného druhu se mezi jednotlivými druhy mravenců signifikantně lišila. I zde patřily nejkratší průměrné vzdálenosti druhu *F. polycтена*, mnohonásobně delší vzdálenosti byly proměřeny u hnízd *F. lugubris*. Zdá se, že je tento jev objasněn různou mírou agresivity. Královny monogynních druhů, tedy pravděpodobně v tomto případě *F. lugubris*, si více hlídají své teritorium a jsou proto agresivnější (Hölldobler 1978). Naopak dělnice polygynních druhů vykazují méně agresivní chování a jsou tak tolerantnější vůči přítomnosti jiných druhů (Punttila 1996). Jiným vysvětlením může být fakt, že díky monogynii jsou královny *F. lugubris* schopny zakládat hnízda na odlehlých místech, kam se třeba ještě ostatní druhy lesních mravenců nestačily rozšířit. Vyloučené však nejsou vzhledem k rozloze Žďárských vrchů ani mezery v mapování, minimálně by bylo vhodné podrobně zmapovat veškeré území kolem dvou dominantních lokalit s výskytem *F. lugubris*, odtud totiž směřuje většina dlouhých vzdáleností k hnízdům ostatních druhů.

5.4 Distribuce hnízd v závislosti na půdních typech

Distribuce hnízd byla prokazatelně ovlivněna také půdními typy, na kterých byla hnízda vybudována. Půdním podkladem dvou třetin hnízd *F. polyctena* byly kambizemě, čtvrtina hnízd se nacházela na rankerech. Oba půdní typy jsou typické půdním procesem humifikace, což koreluje s tvrzením Punttila & Kilpeläinen (2009), že se kupy *F. polyctena* nachází častěji na minerálně bohatých než chudých půdách. Také hnízda *F. lugubris* byla nejčastěji stavěna na kambizemích, dále vykazovala velkou míru adaptability i vůči dalším půdním typům. Překvapivá však byla distribuce *F. rufa*, která se podle Hughese (1975) běžně nachází na klimaticky teplejších lokalitách s tepelně příznivým substrátem. Zde se však existence hnízd dělila rovnocenně jak mezi kambizemě, tak glejové půdy (gleje, pseudogleje a stagnogleje), které jsou typické poměrně vysokou hladinou spodní vody, a tedy vyšší vlhkostí.

Vysoký podíl kambizemí pod hnízdy všech zkoumaných druhů může být podpořen skutečností, že kambizemě jsou bezkonkurenčně nejrozšířenějším půdním typem v ČR (Hauptman et al. 2009). Nemění to však nic na faktu, že lesní mravenci jsou v tomto ohledu nadprůměrně přizpůsobiví a ne náhodou jsou označováni za půdní či ekosystémové inženýry. Mění chemické, fyzické i biologické atributy půd (Frouz & Jílková 2008). V jejich hnízdech je prokazatelně zvýšená koncentrace fosforu, dusíku a draslíku (Frouz et al. 2005; Frouz et al. 2008), což je spojováno se shromažďováním potravy. Navíc zde dochází k mohutné bioturbaci materiálu (Nkem et al. 2000), která může ovlivnit i okolní vegetaci (Frouz & Jílková 2008). Hromadění organického materiálu slouží mimo jiné i k efektivnějšímu odpuzování vody v případě vysoké vlhkosti, třeba jestliže se hladina spodní vody nachází výše (Cammeraat et al. 2002). V neposlední řadě mravenci efektivně mění pH půdy, od kyselějších či zásaditých hodnot k neutrálním (Jílková et al. 2012).

5.5 Četnost hnízd podle stáří lesa

Dalším hodnoceným parametrem byla závislost distribuce hnízd lesních mravenců na stáří lesních porostů. Ze zjištěných dat se mezidruhově výrazně lišila, ačkoliv tento parametr v modelu nepřispíval signifikantně k predikci distribuce hnízd. Celkem 36 % kup *Formica lugubris* se nacházelo v mladších lesích, tedy do 40 let, zbytek ve středně starých porostech. Tyto nálezy se shodují s pracemi Savolainen & Vepsäläinen

(1988), Punttily (1996) a Kilpeläinen et al. (2008), kteří tvrdí, že je tento druh distribuován spíše v mladších porostech. Může to souviset s větší snášenlivostí vůči zastínění (Hughes 1975). Vandegehuchte et al. (2017) ale tvrdí, že se mu daří nejlépe v lesích rozdílného věku, Hill et al. (2018) zaznamenali nejčtenější výskyt v lesích 50–80 let, tedy stromy středního věku.

Formica rufa byla evidovaná v tomto výzkumu převážně ve starších lesích (tj. nad 80 let), Ke stejnému zjištění došli i Domisch et al. (2006) a Punttila (1996). Možným vysvětlením mohou být zvýšené nároky *F. rufa* na více osluněné, teplejší lokality (Hughes 1975). Odlišné výsledky udávají Kilpeläinen et al. (2008), kteří našli největší počet hnízd v porostech do 30 let stáří, nicméně je nutné podotknout, že se jednalo o velmi malý pozorovaný vzorek.

Formica polyctena byla nejvíce rozšířena v lesích rozsahu 40–100 let. Všeobecný výskyt polygynních druhů mravenců ve starších lesích pozorovali již Savolainen & Vepsäläinen (1988), později tuto tezi potvrdil také Punttila (1996).

Je však vhodné podotknout, že jak ve zmiňovaných pracích, tak ani v tomto výzkumu nebyly dodrženy vhodné předpoklady k hodnocení preferencí mravenců. Chceme-li studovat preference konkrétní věkové kategorie porostu jednotlivými druhy, je nutné činit tak v ideálních podmínkách, kde jsou konkrétní věkové kategorie porostů zastoupeny rovnoměrně a distribuovány náhodně. Pokud je některá věková kategorie výzkumu vzácná, není překvapivé, že v ní nebylo hodně hnízd.

5.6 Distribuce hnízd v závislosti na jejich zastínění a fragmentaci lesa

Zásadní vliv na šíření mravenců má činnost člověka, zejména fragmentace lesních porostů. V určité míře to ukázala i tato studie. V pozitivním směru se ukázala menší fragmentace porostů, zahrnující okraje lesů, lesní cesty, průseky a silnice. Právě v jejich blízkosti *F. rufa* zakládala přes 80 % svých hnízd, pouze zbytek hnízd byl nalezen v neporušených lesních porostech. Opět to dokládá, že *F. rufa* vyhledává více prosvětlená stanoviště (Hughes 1975; Macek et al. 2010). Analogicky bylo předpokládáno, že *F. lugubris* jakožto druh snášející vyšší vlhkost (Hughes 1975; Bezděčka & Bezděčková 2011) bude více nebo alespoň rovnocenně zastoupen v zapojeném lesním porostu. Tato domněnka však potvrzena nebyla, jelikož pouze 19 % hnízd se nacházelo v nefragmentovaných částech lesa. Zde bylo naopak 42 % kup *F. polyctena*, což je trochu překvapivé zjištění i přes náznaky Macka et al. (2010), kteří *F. polyctena* označují za spíše stínomilný druh. Je tak možné, že distribuci hnízd *F.*

lugubris ovlivňovala nejen fragmentace porostu, ale i přítomnost hnízd potravních konkurentů *F. polycтена*.

Již z výše uvedeného jasně vyplývá, že distribuce hnízd lesních mravenců je také ovlivněna zastíněním hnízd, které je současně přímo závislé na fragmentaci lesa. Mezidruhově se míra zastínění hnízd významně nelišila, což potvrzuje již předchozí studie (Schejbal 2016). Dalo by se vyvodit, že zhruba polovina osvětleného hnízda se zdá být pro mravence skutečně jako optimální. Tento předpoklad je podpořen důležitostmi termoregulace mravenčích valů, hnízdo by nemělo být ani vyschlé ani příliš vlhké (Sorvari et al. 2016). Předvídatelně se mírně odlišovaly jen kupy *F. rufa*, které byly osluněny průměrně z 59 %. Stupeň zastínění lesní vegetací také prokazatelně ovlivňuje rozměry hnízd, např. u *F. lugubris* bylo opakovaně dokázáno, že hnízda pod zapojeným lesním porostem bývají vyšší a celkově větší (Sudd et al. 1977; Sorvari & Hakkarainen 2005; Vandegehuchte et al. 2017; Sondej et al. 2018).

Zcela osvětlené lokality v rámci lesních pozemků bývají většinou důsledkem těžby dřeva. Podle uvedených výsledků a literatury se nabízí hypotéza, že by se zde lesním mravencům mělo dařit mnohem méně. Během mapování byla v této práci zaznamenaná pouze 4 hnízda na mýtinách. Je však nutné upozornit, že naprostá většina mapovaného území obsahovala plochy vykácené jen vzácně. Bylo by proto vhodné se v případném pokračování této studie zaměřit na distribuci hnízd *Formica* s. str. na mýtinách v různém věkovém odstupu od kácení. Těchto výzkumů na našem území není mnoho a mohlo by to být klíčové pro odhalení rizik šíření lesních mravenců.

Zatím lze tedy spoléhat primárně pouze na studie z jiných zemí, kde třeba Sorvari & Hakkarainen (2005) na mýtinách pozorují menší objem kup. Neprokázali už však možné rané stáří kup, z hlediska termoregulace mohla být také zvětšená podzemní část hnízda. Sorvari & Hakkarainen (2007a) ale dokazují mnohem vyšší podíl opuštěných hnízd vzniklých na plochách vykácených nedávno, oproti počtu opuštěných hnízd v nefragmentovaném lese, a celkový pokles populace odhadli na 30 %. Odstranění stromů navíc mění mikroklima (Zmihorski 2010), snižuje produkci pohlavního potomstva, je odpovědné za menší velikost dělnic (Sorvari & Hakkarainen 2005; Sorvari et al. 2013) a dokonce způsobuje vyšší vnitrodruhovou konkurenci, pravděpodobně kvůli nedostatečným zdrojům potravy (Sorvari & Hakkarainen 2004). Zajímavé řešení těchto problémů praktikují Finové, při odlesňování nevykácí absolutně celou plochu, ale ostrůvkovitě zanechávají v blízkosti hnízd pár stromů, což výrazně pomáhá stabilizovat biotické i abiotické faktory pro mravence (Domisch et al. 2005).

Navzdory četným negativům velkoplošné seče však existuje i studie (Véle et al. 2016) prokazující, že na velkých vykácených plochách se může nacházet naopak větší počet mravenců i více druhů než na malých průsecích či uvnitř lesního porostu. Zároveň je však také potřeba dodat, že ani jeden z těchto druhů nenáležel do skupiny *Formica* s. str.

Velikost fragmentů má průkazný vliv na šíření mravenců, jelikož pro některé druhy mohou velké plochy po těžbě dřeva představovat nepřekonatelné vzdálenosti. Obecně, monogynní druhy lesních mravenců se díky jejich biologii rozšiřují lépe a efektivněji, než druhy polygynní (Rosengren & Pamilo 1983; Sorvari et al. 2013). Podobně, Punttila et al. (1994) potvrzují, že monodomní *F. lugubris* se šíří snáze než polydomní druhy. Proto i tento aspekt by měl být brán v potaz při plánování těžby dřeva v lesích.

5.7 Distribuce hnízd podle expozice svahu

Expozice svahu byla signifikantně významným prediktorem distribuce hnízd. Největší preference výstavby hnízd na jižně orientovaných svazích (včetně jihovýchodu a jihozápadu) byla podle očekávání patrná u *F. rufa* (72 % hnízd). Tento fenomén je v souladu s předchozími poznatky této i jiných studií (Hughes 1975; Freitag et al. 2016). Překvapení nepřinesla ani distribuce hnízd *F. lugubris*, která ze všech tří druhů vykazovala nejvíce hnízd na severních svazích a bylo tak jen potvrzeno, že je tento druh schopen obsazovat i chladnější stanoviště a šířit se tedy i do vyšších nadmořských výšek. Jeho hnízda byla také často na jižních až východních svazích. I to je v souladu s výzkumy Vandegehuchteho et al. (2017) a Freitag et al. (2016). V této práci se objevila signifikantní závislost mezi hnízdy orientovanými na východních svazích a nadmořskou výškou. Objasnění této závislosti by mohlo spočívat s termoregulací hnízd – ráno je na východě umožněné časné prohřátí sluncem, naopak v odpoledních hodinách by v horách, kde je již méně vegetace, mohlo hnízdům hrozit přehřívání a vysychání, čemuž je touto expozicí zabráněno. *Formica polyctena* je podle této práce vázána převážně na jihozápadní svahy, což je mírně v rozporu s Freitagem et al. (2016), kteří určují distribuci na JV a SZ svahy, nicméně autoři pracovali jen s malým počtem vzorků.

5.8 Vliv vegetace na prosperitu hnízd

Struktura vegetačního porostu u zkoumaných druhů pouze ověřila bezpodmínečnou přítomnost smrku v blízkosti hnízd. Tento fakt již ověřilo mnoho pozorování i studií, např. Freitag et al. (2016) či Vandegehuchte et al. (2017), kteří dodávají, že pro mravence *F. lugubris* je vhodná variabilní tzv. patrovitost lesa. Důvodem je pravděpodobně větší biodiverzita a tím pádem potravní nabídka (Ishii et al. 2004). Bylo dokázáno, že v lese se stromy různého stáří bylo nalezeno mnohem více druhů bezobratlých, např. Araneae, Collembola a Psocoptera (Halaj et al. 2000). Návaznost lesních mravenců na smrkové porosty je jasná, jehličí je základním stavebním materiálem pro budování nadzemních kup (Risch et al. 2016). Vedle smrku může být také důležitým prediktorem výskytu *F. lugubris* bříza pýřitá (*Betula pubescens* Ehrh.), která je významným zdrojem mšic (Hill et al. 2018).

Vedle dřevin se kolem hnízd hojně nacházely také traviny čeledi Poaceae, v podstatě u dvou třetin hnízd všech zájmových druhů mravenců. Tato data jsou potvrzena i ve studii Vandegehuchte et al. (2017). Dostatečný pokryv přizemní vegetace mravencům poskytuje úkryt před predátory. Jejich častým predátorem je například žluna zelená *Picus viridis* Linnaeus, 1758, která je loví hlavně v mladších lesích (Rolstad et al. 2000). Bylinné patro navíc slouží i jako zdroj potravy, konkrétně semena rostlin s elaiosomy (Gorb & Gorb 1995).

5.9 Vyhodnocené stanovištní nároky každého druhu

Z výše uvedených výsledků je patrné, že *F. rufa* vyhledává skutečně teplejší oblasti, které jsou vázány na nižší nadmořské výšky, více prosluněné lokality a svahy exponované na jih, případně západ. Tomu přispívá i distribuce ve starších lesích. Přes vyšší nároky na teplo a menší vlhkost svou přizpůsobivost dokazují četným výskytem na půdách glejového typu. Mravenci tohoto druhu jsou očividně schopni zakládat svá hnízda poměrně daleko od mateřských hnízd, podobně velké vzdálenosti si udržují i od hnízd cizího druhu.

Formica polyctena je běžný druh nižších až středních poloh, ale průkazně může profitovat i ve vyšších nadmořských výškách. Svá hnízda obvykle staví na svazích s jižní či západní expozicí, na kambizemích a rankerech ve středně starých lesních porostech. Pro umístování hnízd často využívá okraje lesních cest a silnic, nicméně

dobře snáší i nefragmentované úseky lesa. Jedná se o polygynní, polydomní druh, což mu umožňuje zakládat velké kolonie hnízd, které bývají bezprostředně u sebe. Protože není agresivní, relativně v blízkosti jejich hnízd se nachází také ostatní druhy lesních mravenců.

Formica lugubris je typicky horský druh mravence. Vyskytuje se běžně ve vyšších nadmořských výškách, svou toleranci k chladnějším teplotám dokazuje také množstvím hnízd na severně exponovaných svazích. I přes to jsou hnízda zaznamenávána častěji na jižních až východních svazích mladších až středně starých lesů. Druh projevuje celkem vysokou toleranci k půdnímu podloží, přestože nejvíce hnízd je budováno na kambizemích. Populace *F. lugubris* je ve Žďárských vrších pravděpodobně monogynní, protože její hnízda jsou od sebe poměrně vzdálena. Ještě více jsou pak vzdálena hnízda od hnízd ostatních druhů podrodu *Formica*.

V rámci této práce byly zmapovány lokality s výskytem mravenců *Formica* s. str., během mapování byly zaznamenávány parametry hnízd a prostředí. Byly nalezeny celkem čtyři druhy mravenců patřící do této skupiny, jedná se o *F. lugubris*, *F. polycтена*, *F. rufa* a *F. truncorum*. Data u posledního zmíněného druhu nebyla vyhodnocována z důvodu nedostatečného počtu nalezených hnízd. U ostatních druhů byly prověřeny některé již známé skutečnosti, dále byly zjištěny nové poznatky upřesňující prostorovou distribuci hnízd těchto mravenců. Z výsledků byly vyhodnoceny stanovištní nároky jednotlivých druhů mravenců i s ohledem na vzdálenosti hnízd, přičemž některé z nich by bylo vhodné ještě dále ověřit například rozšířením výzkumu na další oblasti v ČR. Pro vyhodnocení vlivu kácení na distribuci a vitalitu hnízd lesních mravenců doporučuji provést výzkum zaměřený na mapování hnízd v holosečích a blízkém okolí. U proměnných, kde byla hodnocena preference druhů, by bylo vhodné buď zvolit lokality předem tak, aby kategorie v dané nabídce byly alespoň přibližně stejně zastoupené, anebo hodnotit tyto proměnné relativně, např. spočítat hustotu distribuce hnízd na každý půdní typ v zájmovém území zvlášť.

6 ZÁVĚR

V rámci této studie bylo provedeno podrobné mapování hnízd lesních mravenců *Formica* s. str. na sedmi lokalitách v CHKO Žďárské vrchy o celkové rozloze 4775 hektarů. Dohromady bylo na této ploše evidováno 259 kup náležejících podrodu *Formica*, 15 % z nich bylo opuštěných. Ze zbývajících aktivních hnízd patřilo 77 druhu *Formica polyctena*, 83 *F. lugubris*, 58 *F. rufa* a 2 *F. truncorum*. Během mapování byly zaznamenávány také parametry hnízd a prostředí, ze kterých byly určovány jejich vzájemné závislosti a rozdíly mezi jednotlivými druhy mravenců. Zákonitosti distribuce hnízd *F. truncorum* nebyly analyzovány z důvodu nedostatečného počtu evidovaných hnízd.

Za jeden z nepřekvapivějších výsledků je považována distribuce hnízd *F. polyctena* průměrně ve vyšších nadmořských výškách (683 m n. m.) oproti zbylým dvěma druhům. Hnízda byla lokalizována dokonce výše, než u typicky horského druhu *F. lugubris*. Kupy *F. rufa* byly situovány dle očekávání v nižších nadmořských výškách, což souvisí s vyššími nároky tohoto mravence na teplejší klimatické podmínky.

Průměrná hustota hnízd z celého studovaného území činila pouze 0,05 hnízda na hektar zalesněné plochy. Největší denzitu s hodnotou 0,4 hnízd na hektar vykazovala lokalita PR Čtyři palice s dominantním výskytem *F. polyctena*. Druhá největší hustota byla nalezena na lokalitě U Osla (0,12 hnízd/hektar), kde dominoval *F. lugubris*. Na tomto kopci byl také zaznamenán největší podíl opuštěných kup ($\frac{1}{5}$ nalezených hnízd).

Důležitým aspektem je hodnocení distribuční vzdálenosti, která určuje, jak daleko je daný druh schopen se rozšířit. Nejkratší průměrné vzdálenosti mezi vlastními hnízdy (97 m) i od hnízd cizích druhů (261 m) byly změřeny u polygynního druhu *F. polyctena*. Nejdlejší distance byla určena mezi hnízdy *F. lugubris* (223 m), tento monogynní druh si zároveň pravděpodobně díky vyšší agresivitě královen udržoval také nejdlejší vzdálenosti od nejbližších hnízd ostatních příbuzných druhů (847 m). S prostorovou distribucí úzce souvisí fragmentace lesních porostů, v této práci byla posuzována spíše maloplošná přerušení souvislého lesa. Nejvíce kup bylo celkově nalezeno podél lesních cest, průseků a silnic. S tím koreluje míra zastínění hnízd, která činila průměrně kolem 50 %, přičemž nejvíce prosluněná hnízda příslušela *F. rufa*. Mravenec *F. polyctena* se zároveň hojně nacházel také v plně zapojených lesních porostech s vyšším zastíněním.

Z hlediska stáří lesních porostů se *F. rufa* vyskytovala především ve starších lesích, *F. lugubris* naopak v mladších částech lesa a *F. polyctena* ve středně starých až starších lesích.

Jako jeden ze signifikantních prediktorů distribuce hnízd se ukázaly rovněž půdní typy. Téměř všechna hnízda *F. polyctena* byla vystavěna na kambizemích a rankerech. Kolem 60 % hnízd *F. lugubris* bylo také na kambizemích. Překvapivým zjištěním byla distribuce hnízd *F. rufa* kromě kambizemí čteně ještě na gleji a půdách podobného typu s vysokou vlhkostí.

Kupy *F. rufa* bylo možné nejčastěji sledovat na stráních orientovaných na jih a jihozápad. Podobnou preferenci vykazovala i *F. polyctena*, zatímco velké množství hnízd *F. lugubris* se nacházelo kromě jižních svahů početně také na severovýchodně orientovaných svazích.

V této práci bylo zmapováno území s výskytem lesních mravenců podrodu *Formica*, k tomu byly zaznamenávány parametry jejich hnízd a prostředí. Pomocí kombinace závislých a nezávislých proměnných byly vyhodnoceny stanovištní nároky a tím i distribuce třech nalezených druhů patřících do skupiny *Formica* s. str. Zohledněna zde byla, mimo jiné, odlišná biologie druhů, která ovlivňuje například schopnost šíření mravenců na různé vzdálenosti. Byla tak potvrzena již některá dříve známá fakta o distribuci lesních mravenců, stejně tak byly získány nové údaje. Pro ověření a zobecnění zjištěných poznatků by bylo vhodné provést podobný výzkum ještě na dalších lokalitách v různých částech ČR, zejména se zaměřením na distribuci hnízd v závislosti na nadmořské výšce a kácení lesů. Výsledky této práce by se tak mohly podílet na lepším pochopení strategie šíření lesních mravenců v našich podmínkách a tím i na zefektivnění ochrany jejich stanovišť. V souvislosti s tím by mohla být vydána doporučení pro lesní management zohledňující distribuci lesních mravenců. Jedním z nich by mohlo být například po finském vzoru zanechávání ostrůvků stromů u mravenišť na jinak vykácené holoseči, a to z důvodu stabilizování biotických a abiotických podmínek prostředí pro hnízda mravenců.

7 LITERATURA

Ant genera of the world. Formica. *Ant genera of the world* [online]. © 2019 [cit. 2019-07-12]. Dostupné z: <http://robdunnlab.com/antgenera/Formica.html>.

AntWeb. *AntWeb* [online]. © 2019 [cit. 2019-07-13]. Dostupné z: <https://www.antweb.org/>.

AOPK ČR. CHKO Žďárské vrchy. *AOPK ČR* [online]. © 2019 [cit. 2019-07-014]. Dostupné z: <http://zdarskevrchy.ochranaprirody.cz/zakladni-udaje-ochko/charakteristika-oblasti/>.

Ardrey R. (1997): *The Territorial Imperative: A Personal Inquiry Into the Animal Origins of Property and Nations*. New York: Kodansha International. 400 s. ISBN 1568361440.

Berberich G., Grumpe A., Berberich M., Klimetzek D. & Wöhler C. (2016): Are red wood ants (*Formica rufa*-group) tectonic indicators? A statistical approach. *Ecological Indicators*. 61(2): 968–979.

Bernasconi Ch., Maeder A., Cherix D. & Pamilo P. (2005): Diversity and genetic structure of the wood ant *Formica lugubris* in unmanaged forests. *Myrmecologische Nachrichten*. 8: 251–256.

Bernasconi Ch., Maeder A., Freitag A. & Cherix D. (2006): *Formica paralugubris* (Hymenoptera: Formicidae) in the Italian Alps from new data and old data revisited. *Myrmecologische Nachrichten*. 8: 251–256.

Bezděčka P. (1982): Biologie lesních mravenců a inventarizace jejich hnízd. *Metodická příručka Akce Formica č. 1 – Příručka ochrany přírody*. 31 s.

Bezděčka P. (1999): Vývoj komplexu hnízd *Formica lugubris* Zett. v Jeseníkách. *Formica, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*. 2: 65–70.

Bezděčka P. (2000a): Kolonie a komplexy hnízd lesních mravenců. *Formica, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*. 3: 80–82.

Bezděčka P. (2000b): Naši mravenci rodu *Formica*. *Formica, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*. 3: 19–24.

- Bezděčka P. & Bezděčková K. (2011): Rozšíření mravence *Formica lugubris* v České republice. *Formica*. 13: 9–12.
- Bína J. & Demek J. (2012): *Z nížin do hor: geomorfologické jednotky České republiky*. 1. vyd. Praha: Academia. 343 s. ISBN 978-80-200-2026-0.
- BioLib. Tree: genus *Formica* Linnaeus, 1758. *BioLib* [online]. © 2019 [cit. 2019-07-12]. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/en/taxontree/id69712/>.
- Bochynek T. & Robson S. K. A. (2014): Physical and biological determinants of collective behavioural dynamics in complex systems: pulling chain formation in the nest-weaving ant *Oecophylla smaragdina*. *PLoS ONE*. 9(4): e95112.
- Bolton B. An online catalog of the ants of the world. *AntCat* [online]. © 2019 [cit. 2019-07-12]. Dostupné z: <http://antcat.org/catalog/429349>.
- Bruyn G. J. (1978): Food territories in *Formica polyctena* Forest. *Netherlands Journal of Zoology*. 28(1): 55–61.
- Buhl J., Hicks K., Miller E. R., Persey S., Alinvi O. & Sumpter D. J. T. (2009): Shape and efficiency of wood ant foraging networks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63: 451–460.
- Bulmer M. G., Adams E. S. & Traniello J. F. A. (2001): Variation in colony structure in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 49: 236–243.
- Camlitepe Y. & Stradling D. J. (1998): Do red wood ants *Formica rufa* use group specific pheromones for route fidelity? A preliminary survey. *Biologia*. 53: 657–662.
- Cammeraat L. H., Willott S. J., Compton S. G. & Incoll L. D. (2002): The effects of ants nest on the physical, chemical and hydrological properties of a rangeland soil in semi-arid Spain. *Geoderma*. 105(1–2): 1–20.
- Cook Z., Franks D. W. & Robinson E. J. H. (2013): Exploration versus exploitation in polydomous ant colonies. *Journal of Theoretical Biology*. 323: 49–56.

- Czaczkes T. J., Grüter Ch., Ellis L., Wood E. & Ratnieks F. L. W. (2013): Ant foraging on complex trails: route learning and the role of trail pheromones in *Lasius niger*. *Journal of Experimental Biology*. 216: 188–197.
- Czechowski W. & Vepsäläinen K. (2001): *Formica rufa* L. protects indirectly *F. fusca* L. against raids of *F. sanguinea* Latr. (*Hymenoptera: Formicidae*). *Annales Zoologici*. 51(3): 113–116.
- Czechowski W. & Bálint M. (2006): Uncomfortable protection: *Formica polyctena* Först. shelters *Formica fusca* L. from *Formica sanguinea* Latr. (*Hymenoptera: Formicidae*). *Annales Zoologici*. 56(3): 539–548.
- Czechowski W. & Vepsäläinen K. (2009): Territory size of wood ants (*Hymenoptera: Formicidae*): a search for limits of existence of *Formica polyctena* Först., an inherently polygynic and polycalic species. *Annales Zoologici*. 59(2): 179–187.
- Daďourek M. (2001): O vybraných lokalitách lesních mravenců na Moravě I. *Formica, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*. 4: 37–41.
- Daďourek M. (2008): Program *Formica*: Metodika evidence a mapování hnízd lesních mravenců. *Formica, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*. 11: 44–47.
- Debout G., Schatz B., Elias M. & McKey D. (2007): Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal of the Linnean Society*. 90(2): 319–348.
- Del Toro I., Berberich G. M., Ribbons R. R., Berberich M. B., Sanders N. J. & Ellison A. M. (2017): Nests of red wood ants (*Formica rufa*-group) are positively associated with tectonic faults: a double-blind test. *PeerJ*. 5: e3903.
- Domisch T., Finér L. & Jurgensen M. F. (2005): Red wood ant mound densities in managed boreal forests. *Annales Zoologici Fennici*. 42(3): 277–282.
- Domisch T., Finér L., Ohashi M., Risch A. C., Sundström L., Niemelä P. & Jurgensen M. F. (2006): Contribution of red wood ant mounds to forest floor CO₂ efflux in boreal coniferous forests. *Soil Biology and Biochemistry*. 38(8): 2425–2433.

- Driessen G. J. J., Raalte A. T. & Bruyn G. J. (1984): Cannibalism in the red wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*. 63(1): 13–22.
- Dunn R. R., Parker Ch. R., Geraghty M. & Sanders N. J. (2007): Reproductive phenologies in a diverse temperate ant fauna. *Ecological Entomology*. 32: 135–142.
- Ellis S. & Robinson E. J. H. (2014): Polydomy in red wood ants. *Insectes Sociaux*. 61(2): 111–122.
- Ellis S., Robinson E. J. H. & Reigosa M. (2015): The role of non-foraging nests in polydomous wood ant colonies. *PLoS ONE*. 10(10): e0138321.
- Ellis S., Procter D. S., Buckham-Bonnett P. & Robinson E. J. H. (2017): Inferring polydomy: a review of functional, spatial and genetic methods for identifying colony boundaries. *Insectes Sociaux*. 64: 19–37.
- Elo R. A., Penttinen R. & Sorvari J. (2018): Distribution of oribatid mites is moisture-related within red wood ant *Formica polyctena* nest mounds. *Applied Soil Ecology*. 124: 203–210.
- Englický T. & Šera B. (2018): The preference of some myrmecochoryous plants of forest stands by red wood ant (*Formica rufa* L.) – experiment on seeds with elaiosomes. *Russian Journal of Ecology*. 49(6): 577–583.
- Fellers J. H. (1987): Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*. 68: 1466–1478.
- Finnegan R. J. (1975): Introduction of a predacious red wood ant, *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae), from Italy to eastern Canada. *The Canadian Entomologist*. 107(12): 1271–1274.
- Freitag A., Kaiser-Benz M., Bernasconi Ch., Cherix D., Düggin Ch., Risch A. & Wermelinger B. (2016): Vielfalt und Verbreitung der Wald-ameisen in Graubünden (Hymenoptera, Formicidae, *Formica rufa*-Gruppe): erste Ergebnisse. *Jber. Natf. Ges. Graubünden*. 119: 161–176.
- Frouz J., Kalcik J. & Cudlin L. (2005): Accumulation of phosphorus in nests of red wood ants *Formica* s. str. *Annales Zoologici Fennici*. 42(3): 269–275.

- Frouz J. & Finer L. (2007): Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant populations along a south – north gradient. *Insectes Sociaux*. 54(3): 251–259.
- Frouz J. & Jílková V. (2008): The effect of ants on soil properties and processes (*Hymenoptera: Formicidae*). *Myrmecological News*.11: 191–199.
- Frouz J., Rybníček M., Cudlín P. & Chmelíková E. (2008): Influence of the wood ant, *Formica polyctena*, on soil nutrient and the spruce tree growth. *Journal of Applied Entomology*. 132: 281–284.
- Garrett R. W., Carlson K. A., Goggans M. S., Nesson M. H., Shepard Ch. A. & Schofield R. M. S. (2016): Leaf processing behaviour in *Atta* leafcutter ants: 90 % of leaf cutting takes places inside the nest, and ants select pieces that require less cutting. *Royal Society Open Science*. 3(1). DOI: 10.1098/rsos.150111.
- Glaser F. (2006): Biogeography, diversity, and vertical distribution of ants (*Hymenoptera: Formicidae*) in Vorarlberg, Austria. *Myrmecologische Nachrichten*. 8: 263–270.
- Gorb S. N. & Gorb E. V. (1995): Removal rates of seeds of five myrmecochorous plants by the ant *Formica polyctena* (*Hymenoptera: Formicidae*). *Oikos*. 73(3): 367–374.
- Gordon D. M., Rosengren R. & Sundström L. (1992): The allocation of foragers in red wood ants. *Ecological Entomology*. 17(2): 114–120.
- Goropashnaya A. V., Fedorov V. B. & Pamilo P. (2004): Recent speciation in the *Formica rufa* group ants (*Hymenoptera, Formicidae*): interference from mitochondrial DNA phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 32(1): 198–206.
- Grüter Ch., Czaczkes T. J. & Ratnieks F. L. W. (2011): Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 65(2): 141–148.
- Haight K. L. (2006): Defensiveness of the fire ant, *Solenopsis invicta*, is increased during colony rafting. *Insectes Sociaux*. 53(1): 32–36.

- Hagvar S. (2005): Altitudinal zonation of ants (*Formicidae*) in a steep fjord landscape in Sogndal, Western Norway. *Norwegian Journal of Entomology*. 52: 3–12.
- Halaj J., Ross D. W. & Moldenke A. R. (2000): Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos*. 90: 139–152.
- Härkönen S. K. (2017): *Guest ants and ant guests in red wood ant nests*. University of Turku. 43 s. ISBN 978-951-29-7041-4.
- Hauptman I., Kukul Z., Pošmourný K., Bičík I., Cibulka J. & Němec J. (2009): *Půda v České republice*. 1. vyd. Praha: Consult. 255 s. ISBN 978-80-903482-4-0.
- Hill J. L., Vater A. E., Geary A. P. & Matthews J. A. (2018): Chronosequences of ant nest mounds from glacier forelands of Jostedalbreen, southern Norway: Insights into the distribution, succession and geo-ecology of red wood ants (*Formica lugubris* and *F. aquilonia*). *The Holocene*. 28(7): 1113–1130.
- Hoffmann B. D. (2014): Quantification of supercolonial traits in the yellow crazy ant, *Anoplolepis gracilipes*. *Journal of Insect Science*. 14: 25.
- Hölldobler B. & Wilson E. O. (1977): The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften*. 64: 8–15.
- Hölldobler B. (1978): Territoriality in ants. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 123(4): 211–218.
- Hölldobler B. & Lumsden Ch. J. (1980): Territorial strategies in ants. *Science*. 210(4471): 732–739.
- Hölldobler B. (1981): Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (*Hymenoptera: Formicidae*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 9: 301–314.
- Hölldobler B. & Wilson E. O. (1990): *The Ants*. 1. vyd. The United States of America: The Belknap Press of Harvard University Press. 732 s. ISBN 0-674-04075-9.
- Hölldobler, B. & Wilson E. O. (1997): *Cesta k mravencům*. 1. vyd. Praha: Academia. 198 s. ISBN 80-200-0612-5.

- Hughes I. G. (1975): Changing altitude and habitat preferences of two species of wood-ant (*Formica rufa* and *F. lugubris*) in North Wales and Salop. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. 127(3): 227–239.
- Chapuisat M., Goudet J. & Keller L. (1997): Microsatellites reveal high population viscosity and limited dispersal in the ant *Formica paralugubris*. *Evolution*. 51: 475–482.
- Chen Y. H. & Robinson E. J. H. (2014): The relationship between canopy size of the wood ant *Formica lugubris* – implications for the thermal effects on a keystone ant species. *PLoS One*. 9(12): e116113.
- Cherix D. & Bourne J. D. (1980): A field study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropodes (spiders, harvestmen and ants). *Revue Suisse de Zoologie*. 87(4): 955–973.
- Cherix D., Chautems D., Fletcher D. J. C., Fortelius W., Gris G., Keller L., Passera L., Rosengren R., Vargo E. L. & Walter F. (1991): Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* Zett. (*Hymenoptera Formicidae*). *Ethology Ecology & Evolution*. 3: 60–66.
- Ishii H. T., Tanabe S. & Hiura T. (2004): Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science*. 50(3): 342–355.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. *IUCN* [online]. © 2019 [cit. 2019-07-23]. Dostupné z: <https://www.iucnredlist.org/search?query=formica&searchType=species>.
- Jackson D. E. & Ratnieks F. L. W. (2006): Communication in ants. *Current Biology*. 16(15): 570–574.
- Jílková V., Matějček L. & Frouz J. (2012): Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology*. 47(1): 72–76.

- Jílková V. & Frouz J. (2014): Contribution of ant and microbial respiration to CO₂ emission from wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology*. 68: 1466–1478.
- Kadochová Š. & Frouz J. (2014): Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. *Insectes Sociaux*. 61(3): 297–306.
- Kaspari M., Pickering J., Longino J. T. & Windsor D. (2001): The phenology of a neotropical ant assemblage: evidence for continuous and overlapping reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 50(4): 382–390.
- Keller L. (1991): Queen number, mode of colony founding, and queen reproductive success in ants (*Hymenoptera Formicidae*). *Ethology Ecology & Evolution*. 3(4): 307–316.
- Kenne M. & Dejean A. (1998): Nuptial flights of *Myrmicaria opaciventris* (*Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae*). *Sociobiology*. 31(1): 41–50.
- Kilpeläinen J., Punttila P., Sundström L., Niemelä P. & Finér L. (2005): Forest stand structure, site type and distribution of ant mounds in boreal forest in Finland in the 1950s. *Annales Zoologici Fennici*. 42(3): 243–258.
- Kilpeläinen J., Punttila P., Finér L., Niemelä P., Domisch T., Jurgensen M. F., Neuvonen S., Ohashi M., Risch C. & Sundström L. (2008): Distribution of ant species and mounds (*Formica*) in different-aged managed spruce stands in eastern Finland. *Journal of Applied Entomology*. 132: 315–325.
- Klimetzek D. & Wellenstein G. (1970): The occurrence and distribution of mound-building wood ants of the group of *Formica rufa* (*Hymenoptera: Formicidae*) in Baden-Württemberg. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*. 141(8–9): 172–178.
- Klimetzek D. (1981): Population studies on hill building wood-ants of the *Formica rufa*-group. *Oecologia*. 78(3): 418–421.
- Křístek J. & Urban J. (2013): *Lesnická entomologie*. 2. vyd. Praha: Academia. 445 s. ISBN 978-80-200-2237-0.
- Kuncová N. (2017): Potravní chování mravence *Formica lugubris*. Diplomová práce. Olomouc. Univerzita Palackého v Olomouci. 41 s.

- Laakso J. & Setälä H. (1997): Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms. *Oecologia*. 111: 565–569.
- Laakso J. (1999): Short-term effects of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on soil animal community structure. *Soil Biology and Biochemistry*. 31: 337–343.
- Laakso J. & Setälä H. (2000): Impacts of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on the invertebrate food web of the boreal forest floor. *Annales Zoologici Fennici*. 37(2): 93–100.
- Levings S. C. & Traniello J. F. A. (1981): Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche*. 88(3–4): 265–319.
- Mabelis A. A. (1984): Aggression in wood ants (*Formica polycтена* Foerst., *Hymenoptera, Formicidae*). *Aggressive Behavior*. 10: 47–53.
- Mabelis A. A. (1979): Nest splitting by the red wood ant (*Formica polycтена* Foerster). *Netherlands Journal of Zoology*. 29: 109–125.
- Mabelis A. A. & Korczyńska J. (2001): Dispersal for survival: Some observations on the trunk ant (*Formica truncorum* Fabricius). *Netherlands Journal of Zoology*. 51(3): 299–321.
- Macek J., Straka J., Bogusch P., Dvořák L., Bezděčka P. & Tyrner P. (2010): *Blanokřídli České republiky I. – žahadloví*. 1. vyd. Praha: Academia. 520 s. ISBN 978-80-200-1890-8.
- Mapy.cz. *Mapy.cz* [online]. © 2019 [cit. 2019-07-14]. Dostupné z: <https://mapy.cz/zakladni?x=15.9184948&y=49.6637304&z=11&source=area&id=26570>.
- Miles P. (2004): Mapování mravenišť v CHKO Broumovsko. *Formica, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*. 7: 29–30.
- Morgan E. D. (2009): Trail pheromones of ants. *Physiological Entomology*. 34: 1–17.
- MŽP. Zvláště chráněné druhy. *Ministerstvo životního prostředí* [online]. © 2008–2019 [cit. 2019-07-23]. Dostupné z: https://www.mzp.cz/cz/zvlaste_chranene_druhy.

- MŠMT (2017): *Rámcový vzdělávací program pro základní vzdělávání platný od 1. 9. 2017*. Praha: MŠMT. 165 s.
- Nenadál S. (1995): Lesní mravenci s. str. *Formica (Hymenoptera) Formica* Linnaeus, 1758 v CHKO Žďárské vrchy. In: *Vlastivědný sborník Vysočiny: Oddíl věd přírodních*. 12: 99–108.
- Nešporová M. (2003): Inventarizace a výzkum lesních mravenců druhu *Formica polyctena* Förster, 1850 v lokalitě u Babolek. *Formica, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*. 6: 20–28.
- Nkem J. N., Lobry de Bruyn L. A., Grant C. D. & Hulugalle N. R. (2000): The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia*. 44(5): 609–621.
- Pamilo P., Chautems D. & Cherix D. (1992): Genetic differentiation of disjunct populations of the ants *Formica aquilonia* and *Formica lugubris* in Europe. *Insectes Sociaux*. 39(1): 15–29.
- Pamilo P., Sundström L., Fortelius W. & Rosengren R. (1994): Diploid males and colony-level selection in *Formica* ants. *Ethology Ecology & Evolution*. 6(2): 221–235.
- Pasti.cz. Jak se zbavit mravenců. *pasti.cz* [online]. © 2018 [cit. 2019-07-028]. Dostupné z: <https://forum.pasti.cz/jak-se-zbavit-mravencu/>.
- Peeters C. & Ito F. (2001): Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social hymenoptera. *Annual Review of Entomology*. 46: 601–630.
- Pelikánová I., Čabradová V., Hasch F. & Sejpka J. (2014): *Přírodopis 6: učebnice pro základní školy a víceletá gymnázia*. 1. vyd. Plzeň: Fraus. 120 s. ISBN 978-80-7489-009-3.
- Peters M. K., Lung T., Schaab G. & Wägele J. W. (2011): Deforestation and the population decline of the army ant *Dorylus wilverthi* in western Kenya over the last century. *Journal of Applied Ecology*. 48: 697–705.
- Porter S. D. (1989): Effects of diet on the growth of laboratory fire ant colonies (*Hymenoptera: Formicidae*). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 62(2): 288–291.

- Punntila P., Haila Y., Pajunen T. & Tukia H. (1991): Colonisation of clear-cut forests by ants in the Southern Finnish taiga: a quantitative survey. *Oikos*. 61(2): 250–262.
- Punntila P., Haila Y., Niemelä J. & Pajunen T. (1994): Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologici Fennici*. 31(1): 131–144.
- Punntila P. (1996): Succession, forest fragmentation and the distribution of wood ants. *OIKOS*. 75(2): 291–298.
- Punntila P., Niemelä P. & Karhu K. (2004): The impact of wood ants (*Hymenoptera: Formicidae*) on the structure of invertebrate community on mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii*). *Annales Zoologici Fennici*. 41(2): 429–446.
- Punntila P. & Kilpeläinen J. (2009): Distribution of mound-building ant species (*Formica* spp., *Hymenoptera*) in Finland: Preliminary Results of a National Survey. *Annales Zoologici Fennici*. 46(1): 1–15.
- Reznikova Z. & Dorosheva H. (2004): Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (*Carabidae*). *Pedobiologia*. 48(1): 15–21.
- Risch A. C., Ellis S. & Wiswell H. (2016): Where and why? Wood ant population ecology. *Wood Ant Ecology and Conservation*. pp. 419–430.
- Robinson N. A. & Robinson E. J. H. (2013): Myrmecophiles and other invertebrate nest associates of the red wood ant *Formica rufa* (*Hymenoptera: Formicidae*) in north-west England. *British Journal of Entomology and Natural History Society*. 26: 67–88.
- Robinson E. J. H. (2014): Polydomy: the organisation and adaptive function of complex nest systems in ants. *Current Opinion in Insect Science*. 5: 37–43.
- Rolstad J., Loken B. & Rolstad E. (2000): Habitat selection as a hierarchical spatial proces: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. *Oecologia*. 124: 116–129.
- Rosengren R. & Pamilo P. (1983): The evolution of polygyny and polydomy in mound building *Formica* ants. *Acta Entomol. Fennical*. 42: 65–77.

- Sadil J. (1955): *Naši mravenci*. 1. vyd. Praha: Orbis. 224 s.
- Savolainen R. & Vepsäläinen K. (1988): A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *OIKOS*. 51: 135–155.
- Schejbal M. (2016): Distribuce hnízd mravenců rodu *Formica*. Bakalářská práce. Olomouc. Univerzita Palackého v Olomouci. 48 s.
- Schönrogge K., Barbero F., Casacci L. P., Settele J. & Thomas J. A. (2017): Acoustic communication within ant societies and its mimicry by mutualistic and socially parasitic myrmecophiles. *Animal Behaviour*. 134: 249–256.
- Sondej I., Domisch T., Finer L. & Czechowski W. (2018): Wood ants in the Bialowieza Forest and factors affecting their distribution. *Annales Zoologici Fennici*. 55(1–3): 103–114.
- Sorvari J. & Hakkarainen H. (2004): Habitat-related aggressive behaviour between neighbouring colonies of the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Animal Behaviour*. 67(1): 151–153.
- Sorvari J. & Hakkarainen H. (2005): Deforestation reduces nest mound size and decreases the production of sexual offspring in the wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Zoologici Fennici*. 42: 259–267.
- Sorvari J. & Hakkarainen H. (2007a): Wood ants are wood ants: deforestation causes population declines in the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Ecological Entomology*. 32(6): 707–711.
- Sorvari J. & Hakkarainen H. (2007b): Forest clearing and sex ratio in forest-dwelling wood ant *Formica aquilonia*. *Naturwissenschaften*. 94(5): 392–395.
- Sorvari J., Theodora P., Turillazzi S., Hakkarainen H. & Sundström L. (2008a): Food resources, chemical signaling, and nest mate recognition in the ant *Formica aquilonia*. *Behavioral Ecology*. 19(2): 441–447.
- Sorvari J., Hakkarainen H. & Rantala M. J. (2008b): Immune defense of ant sis associated with changes in habitat characteristics. *Environmental Entomology*. 37(1): 51–56.

- Sorvari J. & Hakkarainen H. (2009): Forest clear-cutting causes small workers in the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Zoologici Fennici*. 46(6): 431–438.
- Sorvari J., Huhta E. & Hakkarainen H. (2013): Survival of transplanted nests of the red wood ant *Formica aquilonia* (Hymenoptera: Formicidae): The effects of intraspecific competition and forest clear-cutting. *Insect Science*. 21: 486–492.
- Sorvari J., Elo R. A. & Härkönen S. K. (2016): Forest-built nest mounds of red wood ant *Formica aquilonia* are no good in clear fells. *Applied Soil Ecology*. 101: 101–106.
- Stockan J. & Robinson E. J. H. (2016): *Wood ant ecology and conservation*. 1. vyd. New York: Cambridge University Press. 303 s. ISBN 9781107048331.
- Sudd J. H., Douglas J. M., Gaynard T., Murray D. M. & Stockdale J. M. (1977): The distribution of wood-ants (*Formica lugubris* Zetterstedt) in a northern English forest. *Ecological Entomology*. 2: 301–313.
- Tsikis A., Karanikola P. & Papageorgiou (2016): Distribution and physical traits of red wood ant mounds in a managed Rhodope mountains forest. *Environmental Monitoring and Assessment*. 188: 436.
- Väänänen S., Vepsäläinen K. & Savolainen R. (2010): Indirect effects in boreal ant assemblages: territorial wood ants protect potential slaves against enslaving ants. *Annales Zoologici*. 60(1): 57–67.
- Vacek S., Moucha P. & Bílek L. (2012): *Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR*. 1. vyd. Praha: Ministerstvo životního prostředí. 895 s. ISBN 978-80-7212-588-3.
- Vandegehuchte M. L., Wermelinger B., Fraefel M., Baltensweiler A., Düggelin Ch., Brändli U., Freitag A., Bernasconi Ch., Cherix D. & Risch A. C. (2017): Distribution and habitat requirements of red wood ants in Switzerland: Implications for conservation. *Biological Conservation*. 212: 366–375.
- Vasconcelos H. L., Vilhena J. M. S., Magnusson W. E. & Albernaz A. L. K. M. (2006): Long-term effects of forest fragmentation on Amazonian ant communities. *Journal of Biogeography*. 33(8): 1348–1356.

- Véle A., Holuša J., Frouz J. & Konvička O. (2011): Local and landscape drivers of ant and carabid beetle communities during spruce forest succession. *European Journal of Soil Biology*. 47(6): 349–356.
- Véle A. & Modlinger R. (2016): Foraging strategy and food preference of *Formica polyctena* ants in different habitats and possibilities for their use in forest protection. *Forestry Journal*. 62(4): 223–228.
- Véle A., Holuša J. & Horák J. (2016): Ant abundance increases with clearing size. *Journal of Forest Research*. 21(2): 110–114.
- Wetterer J. K. (2010): Worldwide spread of the pharaoh ant *Monomorium pharaonis* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*. 13: 115–129.
- Wimp G. M. & Whitham T. G. (2001): Biodiversity consequences of predation and host plant hybridization on an aphid-ant mutualism. *Ecology*. 82: 440–452.
- Wuorenrinne H. (1994): Some interesting features of Finnish wood ant mounds. *Memorabilia Zoologica*. 48: 261–265.
- Zahradník, J. (2011): *Šestinožci: (Hexapoda)*. 1. vyd. Praha: Aventinum. 224 s. ISBN 978-80-7442-017-7.
- Zmihorski M. (2010): Distribution of red wood ants (Hymenoptera: Formicidae) in the clear-cut areas of a managed forest in Western Poland. *Journal of Forest Research*. 15: 145–148.
- Žďárek, J. (2013): *Hmyzí rodiny a státy*. 1. vyd. Praha: Academia. 582 s. ISBN 978-80-200-2225-7.

8 PŘÍLOHY

Tab. 6 Parametry všech zaevidovaných hnízd *F. lugubris*. *EVID* – označení hnízda, *UO* – lokalita U Osla, *KV* – lokalita Kamenný vrch, *ČP* – lokalita PR Čtyři palice, *GPS: φ* – zeměpisná šířka *GPS: λ* – zeměpisná délka, *NADMV* – nadmořská výška hnízda [m n. m.], *ZAST* – míra zastínění hnízda [%], *FRAG* – umístění hnízda z hlediska fragmentace lesních porostů, *LC* – okraj lesní cesty a průseky, *OL* – okraj lesa, *S* – okraj silnice, *M* – mýtina, *V* – plně zapojený lesní porost bez fragmentace, *VĚK* – stáří lesních porostů u hnízd [roky], *VVH* – nejbližší vzdálenost vlastních hnízd [m], *VCH* – nejbližší vzdálenost k hnízdu cizího druhu [m], *EXP* – expozice svahu s hnízdem, *J* – jih, *JV* – jihovýchod, *V* – východ, *SV* – severovýchod, *S* – sever, *SZ* – severozápad, *Z* – západ, *JZ* – jihozápad.

EVID	GPS: φ	GPS: λ	NADMV	ZAST	FRAG	VĚK	VVH	VCH	EXP	PŮDNÍ TYP
3	49°37'11,7"	15°54'07,6"	617	75	LC	81–100	406	292	J	pseudoglej modální
4	49°37'25,1"	15°54'04,9"	625	50	OL	21–40	406	684	V	glej modální
8	49°38'07,0"	15°53'04,5"	623	25	LC	101–120	282	2225	J	organozem mezická
9	49°38'07,9"	15°52'50,9"	620	0	LC	21–40	274	2023	J	organozem mezická
10	49°38'09,2"	15°52'34,1"	627	0	LC	61–80	62	1662	J	organozem mezická
11	49°38'09,7"	15°52'31,1"	615	25	LC	41–60	15	1621	J	organozem mezická
12	49°38'09,6"	15°52'31,8"	617	25	LC	61–80	15	1615	J	organozem mezická
13	49°38'09,9"	15°52'27,1"	623	50	LC	61–80	13	1543	J	organozem mezická
14	49°38'09,8"	15°52'26,8"	623	25	LC	81–100	13	1540	JV	organozem mezická
15	49°38'10,2"	15°52'23,8"	625	50	LC	81–100	52	1473	JV	pseudoglej modální
16	49°38'10,3"	15°52'20,9"	625	0	LC	81–100	40	1430	JV	pseudoglej modální
17	49°38'03,4"	15°51'19,5"	662	75	LC	41–60	23	265	Z	pseudoglej modální
18	49°38'03,3"	15°51'18,3"	657	75	LC	41–60	23	243	Z	pseudoglej modální
19	49°38'03,0"	15°51'17,0"	649	50	LC	41–60	28	216	Z	pseudoglej modální
20	49°38'01,7"	15°51'15,4"	643	50	LC	21–40	49	82	Z	pseudoglej modální
37	49°38'20,0"	15°50'24,6"	635	50	LC	61–80	562	997	J	kambizem dystrická
38	49°38'35,7"	15°50'09,7"	638	50	LC	21–40	562	544	JZ	glej modální
46	49°33'16,1"	15°54'35,4"	581	50	V	101–120	43	137	JV	kambizem mesobazická

47	49°33'15,2"	15°54'33,6"	585	50 V	1–20	43	121 JV	kambizem mesobazická
49	49°33'16,8"	15°54'22,0"	593	25 LC	101–120	32	137 J	luvizem oglejená
50	49°33'16,0"	15°54'22,3"	588	50 V	101–120	32	131 J	luvizem oglejená
51	49°33'12,9"	15°54'09,0"	609	50 LC	21–40	41	215 J	luvizem oglejená
52	49°33'11,9"	15°54'07,1"	604	50 LC	41–60	41	153 J	luvizem oglejená
58	49°33'08,9"	15°53'57,2"	580	25 LC	81–100	218	45 V	luvizem oglejená
60	49°32'37,3"	15°53'06,3"	582	50 OL	81–100	892	33 J	kambizem dystrická
67	49°32'36,0"	15°54'02,5"	575	0 M	1–20	778	12 JV	stagnoglej histický
72	49°32'10,7"	15°54'04,8"	582	50 LC	21–40	696	166 J	pseudoglej dystrický
74	49°32'12,2"	15°53'30,4"	575	50 OL	121–140	694	30 J	kambizem mesobazická
82	49°33'06,8"	15°52'55,5"	589	50 V	61–80	940	311 SV	glej modální
87	49°33'36,5"	15°53'08,6"	608	0 V	1–20	526	160 V	kambizem dystrická
89	49°33'51,5"	15°52'55,6"	584	75 LC	61–80	67	314 SV	pseudoglej kambický
90	49°33'52,9"	15°52'52,8"	576	50 LC	61–80	67	338 S	kambizem dystrická
91	49°33'56,5"	15°52'58,2"	565	50 LC	41–60	148	190 SV	kambizem dystrická
93	49°34'05,7"	15°52'56,4"	550	100 OL	61–80	274	24 S	fluvizem glejová
107	49°35'58,9"	15°51'27,2"	613	50 LC	21–40	3874	190 JZ	kambizem dystrická
117	49°39'11,6"	15°58'03,6"	704	50 S	21–40	1477	5935 V	kambizem dystrická
118	49°39'55,0"	15°58'29,2"	700	50 S	41–60	1477	7293 SZ	kambizem dystrická
3UO	49°42'17,6"	16°02'44,3"	648	50 LC	41–60	191	3842 S	kambizem dystrická
4UO	49°42'14,1"	16°03'02,2"	674	50 LC	61–80	51	3461 SV	kambizem dystrická
5UO	49°42'16,1"	16°03'02,4"	671	50 LC	81–100	60	3460 SV	kambizem dystrická
6UO	49°42'14,2"	16°03'06,4"	669	50 LC	81–100	80	3396 SV	kambizem dystrická
7UO	49°42'14,2"	16°02'59,3"	690	50 LC	61–80	66	3542 SV	kambizem dystrická
8UO	49°42'12,1"	16°02'49,0"	700	75 LC	61–80	180	3683 S	kambizem dystrická
9UO	49°42'07,4"	16°02'33,4"	701	50 LC	61–80	331	3862 SZ	kambizem dystrická
10UO	49°41'55,9"	16°02'32,9"	678	50 LC	81–100	342	3701 JZ	kambizem dystrická
11UO	49°41'50,6"	16°02'48,2"	676	50 LC	21–40	28	3361 J	kambizem dystrická
12UO	49°41'50,0"	16°02'49,4"	675	50 LC	21–40	28	3340 J	glej povrchový

13UO	49°41'53,5"	16°02'57,7"	682	50 V	21–40	43	3219	JV	kambizem dystrická
14UO	49°41'52,4"	16°03'06,2"	651	50 LC	21–40	29	3061	JV	kambizem dystrická
15UO	49°41'53,0"	16°03'07,4"	651	50 LC	1–20	29	3055	JV	kambizem dystrická
16UO	49°41'56,0"	16°03'07,6"	656	25 OL	1–20	72	3090	JV	glej povrchový
17UO	49°41'56,3"	16°03'03,8"	671	75 OL	1–20	21	3155	JV	kambizem dystrická
18UO	49°41'55,5"	16°03'03,8"	666	75 V	41–60	21	3153	JV	kambizem dystrická
19UO	49°41'49,2"	16°02'53,1"	634	75 LC	61–80	24	3236	J	glej povrchový
20UO	49°41'52,3"	16°02'56,9"	661	75 LC	21–40	45	3218	JV	kambizem dystrická
21UO	49°41'49,9"	16°02'52,4"	670	50 V	21–40	24	3262	J	glej povrchový
22UO	49°42'02,8"	16°03'26,1"	626	50 V	21–40	33	2903	V	kambizem dystrická
23UO	49°42'03,1"	16°03'28,0"	623	75 S	81–100	38	2866	V	kambizem dystrická
24UO	49°42'00,7"	16°03'27,6"	626	75 S	41–60	76	2842	V	kambizem dystrická
25UO	49°42'15,7"	16°03'22,8"	646	75 S	1–20	328	3133	SV	kambizem dystrická
26UO	49°41'52,3"	16°02'10,4"	631	50 LC	81–100	230	4068	JZ	kambizem dystrická
27UO	49°41'54,4"	16°03'04,7"	658	25 LC	21–40	36	3123	JV	kambizem dystrická
28UO	49°41'15,6"	16°02'14,2"	667	75 V	61–80	1129	3729	J	kambizem dystrická
29UO	49°42'00,2"	16°02'05,6"	671	50 V	61–80	251	4258	J	kambizem dystrická
1KV	49°41'09,9"	15°56'52,1"	665	50 LC	121–140	22	5092	SV	kambizem mesobazická
2KV	49°41'10,3"	15°56'51,3"	667	25 LC	121–140	22	5070	SV	kambizem mesobazická
3KV	49°41'10,6"	15°56'48,9"	660	25 LC	121–140	20	5068	SV	kambizem mesobazická
4KV	49°41'10,8"	15°56'48,0"	678	0 LC	121–140	11	4996	SV	kambizem mesobazická
5KV	49°41'10,9"	15°56'47,5"	675	25 LC	1–20	11	4985	SV	kambizem mesobazická
6KV	49°41'12,9"	15°56'41,3"	677	25 LC	21–40	38	4915	SV	kambizem mesobazická
7KV	49°41'13,1"	15°56'39,4"	673	25 LC	121–140	38	4873	SV	pseudoglej modální
9KV	49°41'02,2"	15°56'31,7"	691	50 LC	101–120	361	4906	SV	kambizem mesobazická
10KV	49°41'18,5"	15°54'52,6"	714	75 V	41–60	180	2959	SZ	kambizem dystrická
11KV	49°41'13,0"	15°54'53,6"	721	50 LC	1–20	180	3104	SZ	kambizem dystrická
12KV	49°40'52,1"	15°55'16,7"	762	75 LC	21–40	337	3939	SZ	pseudoglej modální
13KV	49°40'55,1"	15°54'59,7"	733	50 V	61–80	251	3598	SZ	kambizem dystrická

14KV	49°40'47,5"	15°54'55,5"	752	25 V	21–40	65	3723 Z	kambizem dystrická
15KV	49°40'46,7"	15°54'58,1"	741	50 LC	101–120	65	3800 Z	kambizem dystrická
16KV	49°40'25,2"	15°55'07,3"	678	50 LC	101–120	651	4407 JZ	pseudoglej modální
17KV	49°41'37,4"	15°56'20,3"	668	50 LC	21–40	814	4241 SV	kambizem mesobazická
1ČP	49°41'04,1"	16°05'18,0"	663	100 LC	41–60	269	34 JZ	kambizem mesobazická
41ČP	49°41'11,4"	16°05'10,4"	638	50 V	81–100	269	300 Z	kambizem mesobazická
44ČP	49°41'20,5"	16°05'40,8"	721	50 V	21–40	668	17 SV	ranker modální

Tab. 7 Parametry všech zaevidovaných hnízd *F. polycтена*. *EVID* – označení hnízda, *ČP* – lokalita PR Čtyři palice, *GPS*: φ – zeměpisná šířka *GPS*: λ – zeměpisná délka, *NADMV* – nadmořská výška hnízda [m n. m.], *ZAST* – míra zastínění hnízda [%], *FRAG* – umístění hnízda z hlediska fragmentace lesních porostů, *LC* – okraj lesní cesty a průseky, *OL* – okraj lesa, *S* – okraj silnice, *V* – plně zapojený lesní porost bez fragmentace, *VĚK* – stáří lesních porostů u hnízd [roky], *VVH* – nejbližší vzdálenost vlastních hnízd [m], *VCH* – nejbližší vzdálenost k hnízdům cizího druhu [m], *EXP* – expozice svahu s hnízdem, *J* – jih, *JV* – jihovýchod, *V* – východ, *SV* – severovýchod, *S* – sever, *SZ* – severozápad, *Z* – západ, *JZ* – jihozápad.

EVID	GPS: φ	GPS: λ	NADMV	ZAST	FRAG	VĚK	VVH	VCH	EXP	PŮDNÍ TYP
5	49°36'46,3"	15°53'23,4"	667	50	LC	81–100	47	997	J	kambizem dystrická
6	49°36'46,1"	15°53'20,9"	665	25	LC	81–100	19	1060	J	kambizem dystrická
7	49°36'46,0"	15°53'20,0"	663	50	LC	81–100	19	1054	J	kambizem dystrická
21	49°38'00,8"	15°51'11,6"	639	75	LC	81–100	124	80	Z	kambizem dystrická
26	49°37'58,8"	15°51'05,9"	632	50	LC	81–100	6	35	Z	kambizem dystrická
27	49°37'59,0"	15°51'05,9"	632	50	LC	81–100	6	30	Z	kambizem dystrická
28	49°37'57,1"	15°51'07,4"	633	50	LC	101–120	57	82	JZ	kambizem dystrická
32	49°37'57,1"	15°50'59,9"	630	25	LC	81–100	6	147	JZ	kambizem dystrická
33	49°37'56,9"	15°50'59,7"	630	25	LC	81–100	7	155	JZ	kambizem dystrická
34	49°37'57,2"	15°50'59,6"	628	25	LC	81–100	5	149	JZ	kambizem dystrická
35	49°37'55,2"	15°50'56,3"	626	50	LC	21–40	6	240	JZ	glej modální
36	49°37'55,1"	15°50'56,2"	626	25	LC	21–40	6	242	JZ	glej modální
43	49°33'27,5"	15°55'01,2"	600	50	V	141–160	242	595	Z	pseudoglej modální
44	49°33'22,7"	15°54'50,6"	569	50	LC	21–40	145	354	SV	kambizem mesobazická
45	49°33'19,8"	15°54'43,5"	590	50	LC	101–120	145	184	V	kambizem mesobazická
53	49°33'09,2"	15°53'59,7"	620	50	LC	141–160	921	65	V	luvizem oglejená
71	49°32'10,5"	15°54'12,9"	579	25	OL	81–100	1366	146	S	pseudoglej modální
75	49°32'06,9"	15°53'05,0"	570	50	OL	121–140	1366	521	Z	kambizem mesobazická
92	49°33'59,2"	15°53'06,6"	542	0	LC	141–160	1850	175	SV	kambizem mesobazická
98	49°34'40,0"	15°51'20,4"	572	100	OL	1–20	20	52	JZ	stagnoglej modální

99	49°34'40,5"	15°51'19,8"	571	50 OL	1–20	20	34 JZ	stagnoglej modální
113	49°35'33,2"	15°54'29,3"	629	50 LC	61–80	7	1610 V	kambizem mesobazická
114	49°35'33,3"	15°54'29,3"	629	75 LC	61–80	7	1608 V	kambizem mesobazická
115	49°35'35,2"	15°54'30,2"	629	50 V	101–120	8	1642 V	kambizem mesobazická
116	49°35'35,4"	15°54'30,3"	628	75 LC	101–120	8	1640 V	kambizem mesobazická
3ČP	49°41'11,8"	16°05'59,1"	657	50 LC	141–160	97	306 J	kambizem dystrická
4ČP	49°41'12,8"	16°06'03,6"	665	25 LC	1–20	97	343 J	ranker modální
6ČP	49°41'15,1"	16°05'56,3"	694	25 V	141–160	11	190 J	ranker modální
7ČP	49°41'15,4"	16°05'56,5"	695	50 V	141–160	11	185 J	ranker modální
8ČP	49°41'15,2"	16°05'55,2"	697	50 V	141–160	19	173 J	ranker modální
10ČP	49°41'19,2"	16°05'47,2"	712	50 OL	21–40	39	9 JV	ranker modální
13ČP	49°41'19,8"	16°05'49,0"	727	50 OL	21–40	16	27 J	kambizem dystrická
14ČP	49°41'20,1"	16°05'49,7"	728	50 OL	41–60	15	15 J	kambizem dystrická
16ČP	49°41'19,8"	16°05'50,3"	712	25 OL	21–40	15	3 J	kambizem dystrická
17ČP	49°41'20,1"	16°05'51,3"	717	75 V	41–60	22	19 J	kambizem dystrická
18ČP	49°41'19,1"	16°05'51,9"	728	25 OL	41–60	13	37 J	kambizem dystrická
19ČP	49°41'18,6"	16°05'52,2"	721	50 V	41–60	16	52 J	kambizem dystrická
20ČP	49°41'19,4"	16°05'52,4"	714	50 V	41–60	8	44 J	ranker modální
21ČP	49°41'19,2"	16°05'52,6"	710	50 OL	41–60	8	50 J	ranker modální
22ČP	49°41'19,1"	16°05'53,8"	719	50 V	41–60	10	72 J	ranker modální
23ČP	49°41'19,0"	16°05'54,3"	710	50 V	41–60	10	84 J	ranker modální
24ČP	49°41'17,3"	16°05'47,5"	708	50 OL	141–160	10	63 JV	ranker modální
25ČP	49°41'17,1"	16°05'47,1"	723	75 OL	141–160	11	69 JV	ranker modální
26ČP	49°41'15,4"	16°05'44,9"	712	25 OL	41–60	66	133 V	ranker modální
27ČP	49°41'22,6"	16°05'44,1"	720	50 OL	81–100	5	90 SV	kambizem dystrická
28ČP	49°41'22,7"	16°05'44,2"	719	50 OL	81–100	5	96 SV	kambizem dystrická
29ČP	49°41'22,9"	16°05'44,1"	720	50 OL	81–100	5	100 SV	kambizem dystrická
30ČP	49°41'22,8"	16°05'43,8"	720	50 OL	81–100	6	92 SV	kambizem dystrická
32ČP	49°41'24,2"	16°05'44,4"	718	75 V	41–60	29	135 JZ	kambizem dystrická

33ČP	49°41'24,8"	16°05'43,2"	718	50 V	81–100	28	139 JZ	kambizem dystrická
34ČP	49°41'23,7"	16°05'42,6"	720	75 LC	81–100	14	106 JZ	kambizem dystrická
35ČP	49°41'23,8"	16°05'42,0"	723	35 V	81–100	12	105 JZ	kambizem dystrická
36ČP	49°41'21,7"	16°05'36,7"	725	50 LC	41–60	15	44 Z	kambizem dystrická
37ČP	49°41'21,3"	16°05'36,1"	722	75 LC	41–60	16	34 Z	kambizem dystrická
39ČP	49°41'19,0"	16°05'37,8"	728	50 V	81–100	15	42 SZ	ranker modální
40ČP	49°41'18,5"	16°05'37,7"	728	50 V	21–40	16	54 SZ	ranker modální
42ČP	49°41'20,3"	16°05'41,9"	720	75 V	21–40	7	22 S	ranker modální
43ČP	49°41'20,5"	16°05'41,6"	725	75 V	21–40	8	14 S	ranker modální
45ČP	49°41'18,8"	16°05'38,4"	724	50 V	81–100	15	55 SZ	ranker modální
46ČP	49°41'18,3"	16°05'38,9"	724	50 V	81–100	17	73 SZ	ranker modální
48ČP	49°41'25,3"	16°05'47,1"	732	75 V	81–100	64	180 JZ	kambizem dystrická
49ČP	49°41'27,2"	16°05'46,8"	721	50 V	41–60	28	236 Z	kambizem dystrická
50ČP	49°41'28,0"	16°05'47,4"	723	50 V	61–80	28	256 Z	kambizem dystrická
52ČP	49°41'32,1"	16°05'42,8"	713	25 V	81–100	5	360 Z	kambizem dystrická
53ČP	49°41'32,0"	16°05'43,0"	715	50 V	81–100	5	355 Z	pseudoglej modální
54ČP	49°41'32,0"	16°05'43,9"	720	50 V	81–100	8	360 Z	kambizem dystrická
55ČP	49°41'31,9"	16°05'44,3"	725	50 V	81–100	8	356 Z	kambizem dystrická
56ČP	49°41'27,1"	16°05'49,6"	722	50 V	61–80	4	223 Z	kambizem dystrická
57ČP	49°41'27,2"	16°05'49,6"	723	25 V	61–80	4	222 Z	kambizem dystrická
58ČP	49°41'26,4"	16°05'50,2"	730	50 V	61–80	22	200 JZ	kambizem dystrická
59ČP	49°41'26,3"	16°05'51,6"	723	50 V	61–80	24	200 JZ	kambizem dystrická
60ČP	49°41'27,1"	16°05'51,9"	721	25 V	61–80	25	227 Z	kambizem dystrická
61ČP	49°41'25,7"	16°05'52,6"	718	50 V	61–80	27	184 J	kambizem dystrická
62ČP	49°41'24,6"	16°05'58,1"	718	50 LC	61–80	60	212 V	kambizem dystrická
63ČP	49°41'22,6"	16°05'58,1"	719	50 LC	61–80	46	174 V	kambizem dystrická
64ČP	49°41'21,1"	16°05'58,9"	722	75 LC	61–80	13	175 V	kambizem dystrická
65ČP	49°41'20,8"	16°05'59,4"	720	50 LC	61–80	13	180 V	ranker modální

Tab. 8 Parametry všech zaevidovaných hnízd *F. rufa*. *EVID* – označení hnízda, *ČP* – lokalita PR Čtyři palice, *GPS* φ – zeměpisná šířka *GPS*: λ – zeměpisná délka, *NADMV* – nadmořská výška hnízda [m n. m.], *ZAST* – míra zastínění hnízda [%], *FRAG* – umístění hnízda z hlediska fragmentace lesních porostů, *LC* – okraj lesní cesty a průseky, *OL* – okraj lesa, *S* – okraj silnice, *V* – plně zapojený lesní porost bez fragmentace, *VĚK* – stáří lesních porostů u hnízd [roky], *VVH* – nejbližší vzdálenost vlastních hnízd [m], *VCH* – nejbližší vzdálenost k hnízdu cizího druhu [m], *EXP* – expozice svahu s hnízdem, *J* – jih, *JV* – jihovýchod, *V* – východ, *S* – sever, *SZ* – severozápad, *Z* – západ, *JZ* – jihozápad.

EVID	GPS: φ	GPS: λ	NADMV	ZAST	FRAG	VĚK	VVH	VCH	EXP	PŮDNÍ TYP
1	49°37'02,2"	15°54'06,7"	614	50	OL	121–140	263	291	J	kambizem dystrická
2	49°37'02,6"	15°54'20,0"	611	25	LC	121–140	263	350	J	glej modální
23	49°38'00,5"	15°51'05,4"	630	50	LC	61–80	13	46	Z	kambizem dystrická
24	49°38'00,1"	15°51'05,7"	630	25	LC	61–80	5	34	JZ	kambizem dystrická
25	49°38'00,0"	15°51'05,8"	632	50	LC	61–80	5	31	JZ	kambizem dystrická
29	49°37'59,9"	15°51'07,3"	640	50	LC	61–80	24	38	JZ	kambizem dystrická
30	49°38'00,6"	15°51'06,4"	639	50	LC	61–80	6	49	JZ	kambizem dystrická
31	49°38'00,4"	15°51'06,4"	639	50	LC	61–80	6	44	JZ	kambizem dystrická
39	49°38'46,6"	15°49'48,2"	631	25	LC	121–140	5	547	S	pseudoglej modální
40	49°38'46,5"	15°49'48,1"	631	0	LC	121–140	5	542	S	pseudoglej modální
41	49°39'06,3"	15°49'36,7"	647	50	LC	61–80	657	1154	SZ	glej modální
42	49°42'23,5"	15°53'01,7"	630	50	LC	81–100	7258	3022	JV	pseudoglej modální
48	49°33'17,7"	15°54'28,7"	593	25	LC	61–80	915	134	JV	kambizem mesobazická
54	49°33'08,7"	15°53'44,9"	598	25	V	21–40	26	76	JV	luvizem oglejená
55	49°33'09,3"	15°53'44,1"	596	25	V	141–160	26	264	J	luvizem oglejená
56	49°33'07,4"	15°53'41,1"	602	25	LC	101–120	85	321	J	kambizem dystrická
57	49°33'11,2"	15°53'10,6"	589	50	LC	61–80	32	334	J	pseudoglej modální
59	49°32'37,5"	15°53'05,0"	590	25	OL	81–100	18	24	J	kambizem dystrická
61	49°32'37,1"	15°53'04,4"	580	0	OL	81–100	18	39	J	kambizem dystrická
62	49°32'38,0"	15°54'05,1"	581	0	V	121–140	14	80	JV	pseudoglej modální

63	49°32'38,0"	15°54'04,3"	579	25 V	121–140	5	71 JV	pseudoglej modální
64	49°32'38,1"	15°54'04,4"	580	50 V	121–140	5	71 JV	pseudoglej modální
65	49°32'38,3"	15°54'03,9"	585	0 V	121–140	11	75 JV	pseudoglej modální
66	49°32'35,6"	15°54'02,9"	580	0 OL	121–140	24	16 JV	pseudoglej modální
68	49°32'36,3"	15°54'02,3"	578	0 OL	1–20	24	11 JV	stagnoglej histický
69	49°32'33,7"	15°54'00,7"	580	50 OL	21–40	29	80 J	stagnoglej histický
70	49°32'33,1"	15°53'59,7"	580	50 OL	21–40	29	107 J	stagnoglej histický
73	49°32'12,0"	15°53'31,2"	568	50 OL	121–140	850	24 J	kambizem mesobazická
76	49°32'02,9"	15°52'18,9"	578	75 V	21–40	82	933 V	pseudoglej dystrický
77	49°32'01,3"	15°52'15,6"	581	50 LC	101–120	82	1010 V	pseudoglej dystrický
78	49°31'58,8"	15°52'09,4"	574	25 OL	101–120	27	1142 V	kambizem mesobazická
79	49°31'58,9"	15°52'08,3"	575	25 OL	101–120	27	1178 V	pseudoglej dystrický
80	49°32'39,5"	15°51'51,0"	567	75 S	101–120	101	1550 J	pseudoglej modální
81	49°32'40,6"	15°51'56,0"	570	75 S	1–20	101	1426 J	kambizem mesobazická
83	49°33'12,1"	15°53'08,2"	593	100 V	61–80	31	301 JZ	pseudoglej modální
84	49°33'12,0"	15°53'09,6"	588	0 V	61–80	31	326 JZ	kambizem dystrická
85	49°33'26,2"	15°53'19,5"	593	50 S	81–100	46	386 JZ	kambizem mesobazická
86	49°33'27,4"	15°53'20,1"	591	25 S	81–100	46	366 JZ	kambizem mesobazická
88	49°33'41,5"	15°53'04,5"	592	50 LC	61–80	542	178 JZ	kambizem dystrická
94	49°34'04,6"	15°52'56,0"	547	50 LC	41–60	719	47 SZ	fluvizem glejová
95	49°34'31,3"	15°51'43,0"	611	50 LC	61–80	247	545 JZ	stagnoglej modální
96	49°34'36,1"	15°51'33,9"	589	25 OL	121–140	187	301 JZ	stagnoglej modální
97	49°34'38,8"	15°51'25,7"	584	50 OL	121–140	165	115 JZ	stagnoglej modální
100	49°34'41,1"	15°51'18,4"	568	50 OL	1–20	42	27 Z	stagnoglej modální
101	49°34'41,5"	15°51'16,2"	567	50 OL	1–20	42	70 Z	stagnoglej modální
102	49°35'10,3"	15°50'16,4"	562	75 OL	41–60	1473	1560 JZ	kambizem mesobazická
104	49°35'44,8"	15°51'12,3"	588	75 LC	61–80	3	64 SZ	kambizem dystrická
105	49°35'44,7"	15°51'12,0"	588	50 LC	61–80	3	67 SZ	kambizem dystrická
106	49°35'46,0"	15°51'15,5"	587	75 LC	61–80	75	457 SZ	kambizem dystrická

108	49°36'05,3"	15°51'31,9"	617	50 LC	101–120	80	222 JZ	kambizem dystrická
109	49°36'07,8"	15°51'32,6"	618	50 LC	101–120	7	290 JZ	kambizem dystrická
110	49°36'08,1"	15°51'32,6"	620	100 LC	101–120	7	297 Z	kambizem dystrická
111	49°35'56,9"	15°52'07,7"	622	50 LC	61–80	765	815 J	pseudoglej modální
112	49°35'31,0"	15°53'08,9"	610	50 LC	41–60	1498	1598 JV	pseudoglej modální
2ČP	49°41'03,5"	16°05'19,2"	665	0 LC	141–160	610	25 JZ	kambizem dystrická
12ČP	49°41'19,4"	16°05'47,5"	716	50 LC	21–40	68	8 J	ranker modální
15ČP	49°41'19,9"	16°05'50,4"	712	50 V	41–60	68	2 J	ranker modální
38ČP	49°41'20,2"	16°05'36,6"	729	50 V	81–100	216	35 Z	kambizem dystrická
