

**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

**POTRAVNÍ PREFERENCE MRAVENCŮ V LESNÍM PODROSTU
A KORUNÁCH STROMŮ V TEMPERÁTNÍCH LESÍCH**

Jan Lenc

Školitelka: Mgr. Markéta Tahadlová

Garant: Mgr. Kateřina Sam Ph.D.

České Budějovice 2020

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Lenc, J. (2020) Potravní preference mravenců v lesním podrostu a korunách stromů v temperátních lesích. (Food preferences of ants in canopy and understory in temperate forests, Bc. Thesis, in Czech) – 73 pp. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

ANNOTATION:

This study examines food preferences of ants in canopy and understory using tuna/sugar bait method in temperate forests. The abundance was measured to clarify foraging activity and food preferences in the Czech republic and Japan.

PROHLÁŠENÍ

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

V Českých Budějovicích 22.05 2020

PODĚKOVÁNÍ

Rád bych poděkoval Markétě Tahadlové za její odbornou pomoc a vedení této práce. Dále bych rád poděkoval Kateřině Sam za věcné připomínky a cenné rady v průběhu analýz a psaní práce. Děkuji také Pavlu Bezděkovi za pomoc při identifikaci mravenců a sestavení referenční sbírky pro lokality v České republice. A všem ostatním, kteří se na této práci jakkoliv podíleli.

| | |
|--|-----------|
| 1. ÚVOD | 6 |
| 2. TEORETICKÁ ČÁST | 8 |
| 2.1 MRAVENCOVITÍ (FORMICIDAE)..... | 8 |
| 2.1.1 STAVBA TĚLA A IDENTIFIKAČNÍ ZNAKY | 8 |
| 2.1.2 POLYMORFISMUS A DĚLBA PRÁCE..... | 10 |
| 2.1.3 KOMUNIKACE..... | 10 |
| 2.1.4 ROZMNOŽOVÁNÍ A ŽIVOTNÍ CYKLUS | 11 |
| 2.1.5 DISTRIBUCE A DIVERZITA | 13 |
| 2.1.6 EKOLOGIE MRAVENCŮ S OHLEDEM NA POTRAVNÍ NÁROKY | 14 |
| 2.1.7 POTRAVNÍ SPECIALIZACE A INTERAKCE S ROSTLINAMI A HOUBAMI | 15 |
| 2.1.7.1 NEKTAROVORIE A HERBIVORIE | 15 |
| 2.1.7.2 MYRMEKOKHORIE A GRANIVORIE | 16 |
| 2.1.7.3 FUNGIVORIE | 17 |
| 2.1.8 POTRAVNÍ SPECIALIZACE A INTERAKCE S BEZOBRATLÝMI ŽIVOČICHY | 18 |
| 2.1.8.1 TROFOBIÓZA..... | 18 |
| 2.1.8.2 KARNIVORIE | 19 |
| 2.1.8.3 SOCIÁLNÍ PARAZITISMUS | 20 |
| 2.1.9 POTRAVA | 22 |
| 2.1.9.1 ROLE ŽIVIN..... | 22 |
| 2.1.9.2 TRÁVENÍ ŽIVIN | 23 |
| 2.1.10 PREFERENCE MAKROŽIVIN V KOLONII A PŘÍZPŮSOBENÍ TRAVICÍ SOUSTAVY..... | 23 |
| 2.1.11 VLIV SEZONALITY A DOSTUPNOSTI POTRAVY NA POTRAVNÍ PREFERENCE..... | 24 |
| 2.1.12 VÝZKUM POTRAVNÍCH PREFERENCÍ..... | 25 |
| 3. EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST | 27 |
| 3.1 ÚVOD K EXPERIMENTU | 27 |
| 3.2 METODIKA | 28 |
| 3.2.1 LOKALITY A OBDOBÍ SBĚRU..... | 28 |
| 3.2.2 SBĚR VZORKŮ | 28 |

| | | |
|---------|---|----|
| 3.2.3 | IDENTIFIKACE VZORKŮ | 29 |
| 3.2.4 | STATISTICKÁ ANALÝZA DAT..... | 29 |
| 3.3 | VÝSLEDKY | 31 |
| 3.3.1 | ČESKÁ REPUBLIKA | 31 |
| 3.3.1.1 | POTRAVNÍ AKTIVITA A PREFERENCE ŽIVIN..... | 33 |
| 3.3.1.2 | POTRAVNÍ AKTIVITA MRAVENCŮ NA DRUHOVÉ ÚROVNI..... | 36 |
| 3.3.2 | JAPONSKO | 38 |
| 3.3.2.1 | POTRAVNÍ AKTIVITA A PREFERENCE ŽIVIN..... | 40 |
| 3.3.2.2 | POTRAVNÍ AKTIVITA NA DRUHOVÉ ÚROVNI..... | 42 |
| 3.4 | DISKUZE | 44 |
| 3.4.1 | ČESKÁ REPUBLIKA | 44 |
| 3.4.2 | JAPONSKO, OSTROV HOKKAIDÓ | 47 |
| 3.5 | ZÁVĚR..... | 49 |
| 4. | LITERATURA | 50 |
| 5. | PŘÍLOHY | 67 |

1. ÚVOD

Mravenci náleží mezi blanokřídlý hmyz (Hymenoptera) a stejně jako někteří jejich příbuzní (včely, vosy, čmeláci atd.), vytvářejí rozsáhlá a komplikovaná společenstva. Ta jsou často označována za vývojově nejvyšší formu existence bezobratlých živočichů (Hölldobler & Wilson, 1990). Tito šestinozí tvorové jsou důležitou součástí terestrické biodiverzity. Jejich celková početnost je odhadována šestnáctimístným číslem a na každého člověka údajně připadá přibližně jeden milion mravenců (Žďárek, 2015). V tropech mravenci představují 20 – 50% celkové zvířecí biomasy. Odhaduje se, že na jeden hektar Amazonského tropického deštného lesa žije až 8,6 milionu mravenců (Stork, 1996; Dial *et al.*, 2006; Beck, 1971). V dnešní době je popsáno více než 15 000 druhů (AntWiki, 2020). Jedná se tak o nejbohatší skupinu eusociálního hmyzu a její celková biodiverzita je odhadována na 25 – 30 tisíc druhů (Lach *et al.*, 2010; Žďárek, 2015).

Novodobé studie naznačují, že mravenci se na Zemi poprvé objevili zhruba před 160 miliony lety. Po vzniku krytosemenných rostlin došlo k jejich náhlé diverzifikaci (Moreau *et al.*, 2006). Mravenci se vyvinuli z vos (Vespoidea) a jsou sesterskou skupinou včel (Apoidea), (Peters *et al.*, 2011). Postupem času se mravenci stali dominantní skupinou hmyzu, konkrétně po adaptivní radiaci, která proběhla začátkem Kenozoika. Zhruba 20 – 40% fosilního záznamu hmyzu z tohoto období tvoří právě mravenci (Grimaldi & Agosti, 2000; Hölldobler & Wilson 1990).

V dnešní době mravenci okupují většinu terestrických ekosystémů. Najdeme je na všech kontinentech, kromě Antarktidy a několika velkých ostrovů jako jsou Grónsko a Island. Původně se nevyskytovali ani na Havajských a některých polynéských ostrovech (Lach *et al.*, 2010; Hölldobler & Wilson 1990).

Díky své početnosti a přizpůsobivosti jsou mravenci jedni z významných ekosystémových inženýrů¹ a mají tak velký význam v ekologii krajiny. Během desítek milionů let vývoje se mravenci naučili těžit z rozmanitých potravních zdrojů. A právě jejich početnost a teritoriální chování umožňuje mravencům ovlivňovat své prostředí až na ekosystémovou úroveň (Stadler & Dixon, 2005). Jejich dlouhodobá koevoluce s ostatními organismy vedla ke vzniku různorodých komenzálních, parazitických a mutualistických vztahů (Hölldobler & Wilson, 1990). Nicméně, patrně nejvýznamnějšími interakcemi jsou

¹**Ekosystémoví inženýři** jsou organismy, které druhý svou činností modifikují, vytvářejí nebo udržují stanoviště, přímo či nepřímo ovlivňují dostupnost zdrojů pro jiné druhy změnou okolního prostředí (Jones *et al.* 1994).

predace (Karhu, 1998; Kajak *et al.*, 1972), intraguildová predace² (Sanders & Platner, 2007) nebo herbivorie (Rodríguez *et al.*, 2008).

Většina mravenců jsou oportunističtí predátoři nebo mrchožrouti. Některé druhy však svůj jídelníček doplňují o zdroje bohaté na sacharidy, ať už se jedná o medovici³ produkovanou polokřídlym hmyzem (Hemiptera: mšice, křísi, červci atd.) anebo o sladký nektar z mimokvětních nektarií⁴ rostlin (Stadler & Dixon, 2005; Lach *et al.*, 2010). Tento způsob obživy najdeme jak u čistě arboreálních druhů⁵, tak i u druhů pozemních (Hölldobler & Wilson, 1990). Potravní preference mravenců jsou však značně variabilní. Liší se jak u jednotlivých druhů/rodů, tak uvnitř samotných kolonií (Hölldobler & Wilson 1990; Cassill & Tschinkel 1999).

Podle Lach *et al.* (2010) jsou poznatky o potravní ekologii mravenců nezbytné nejen k porozumění ekologického významu jednotlivých druhů a jejich potravních strategií, ale i k pochopení fungování mravenčích kolonií a mravenců samotných.

První část mé bakalářské práce je proto věnována obecné charakteristice mravenců, jejich rozšíření a ekologické roli v závislosti na potravních nárocích. Důraz je pak především kladen na přehled potravních preferencí a distribuci živin u mravenců. Experimentální část se věnuje samotnému pokusu zabývajících se potravními preferencemi mravenců v podrostu a korunách stromů na dvou studijních plochách.

² **Intraguildová predace:** kombinaci predace a konkurence. Jedná se o predaci potencionálních konkurentů (Sanders & Platner, 2007).

³ **Medovice** je hustá lepkavá substance bohatá na cukry vylučována polokřídlym hmyzem (Hölldobler & Wilson 1990).

⁴ **Mimokvětní nektária** jsou specializované rostlinné žlázy produkující nektar, které se neúčastní rozmnožování a hrají důležitou roli v mutualistických vztazích (Hölldobler & Wilson 1990).

⁵ **Arboreální druh** = druh žijící na stromech (Britannica.com).

2. TEORETICKÁ ČÁST

2.1 MRAVENCOVITÍ (FORMICIDAE)

Mravenci se řadí do jednotné čeledi Formicidae. Celkem je dnes známo přes 15 tisíc druhů a poddruhů, které řadíme do 17 podčeledí. Mezi nejznámější a nejběžnější podčeledi patří podčeď Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae a Ponerinae (Antwiki, 2020).

Od ostatního hmyzu se mravenci odlišují několika klíčovými morfologickými znaky, a to lomenými tykadly, metapleurální žlázou a tělní stopkou petiolem. Ten může být tvořen jedním, či dvěma segmenty (petiol a postpetiol; Triplehorn & Johnson, 2004).

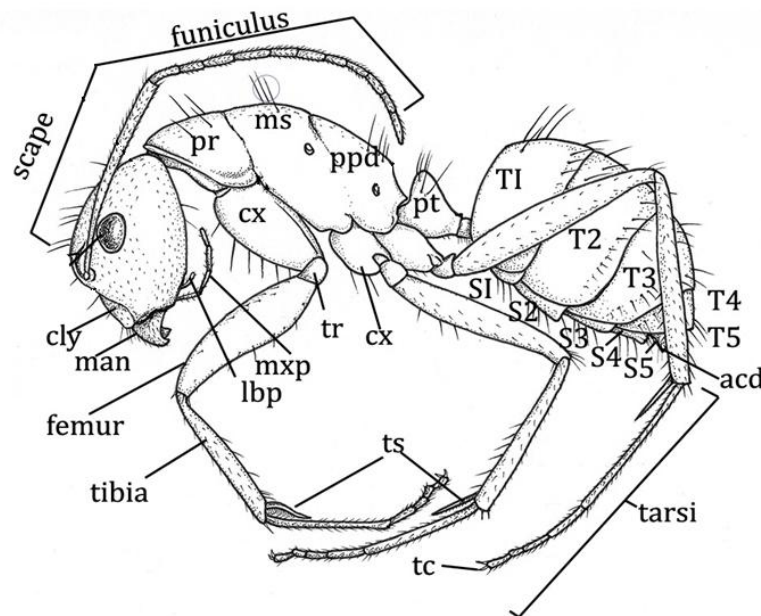
2.1.1 STAVBA TĚLA A IDENTIFIKAČNÍ ZNAKY

Tělo mravenců se skládá ze čtyř hlavních částí, a to z hlavy, mesosomy, metasomy, petiolu a u některých podčeledí i postpetiolu (Triplehorn & Johnson, 2004; viz Obr. 1).

Hlava nese velké množství sensorických orgánů. Mezi nejdůležitější patří oči a tykadla. Po stranách hlavy se nachází pár složených očí, které jsou tvořeny velkým počtem omatidií. Velikost a tvar očí může být značně variabilní a u některých druhů mohou být zcela redukovány. Na temeni hlavy se dále nacházejí tři malé ocelli, které slouží k detekci intenzity světla. Tykadla se skládají ze dvou hlavních částí, a to z prvního segmentu scapu a segmentu druhého funikulu. Tykadla slouží především k zachycení vibrací a chemických látek, například feromonů. Dále jsou využívány k fyzické komunikaci. (Triplehorn & Johnson, 2004; Hölldobler & Wilson, 1990). Hlavní částí ústního ústrojí jsou mandibuly, které jsou modifikovány podle potravní ekologie daného druhu (velikost, tvar, počet zoubků). Mravenci jimi zabíjejí kořist, trhají, ukusují a rozmělnují potravu, staví hnízda, přenášejí vajíčka i jeden druhého (Žďárek, 2015; Eisner & Happ, 1962). Mezi tykadly a ústním ústrojím se nachází clypeus (čelní štítek). Za mandibuly najdeme drobné článkované sensorické orgány tzv. palpy. U maxill najdeme jeden pár palp maxilárních u lábí a jeden pár palp labiálních. Maxilární palpy se skládají z 1 – 6 segmentů, palpy labiální jsou tvořeny 0 – 4 segmenty (Shattuck, 2000).

Z taxonomického hlediska jsou nejdůležitějšími částmi hlavy tykadla, palpy a clypeus. Důležitým rozlišujícími znaky bývá počet článků na tykadlech a na maxilárních a labiálních palpách, délka scapů, tvar clypeu a presence ochlupení. U některých druhů je významný také počet a tvar zoubků u mandibul. Případně i samotný tvar a velikost očí a hlavy (Shattuck, 2000).

Mesosoma je střední částí těla a je tvořena hrudí a přetvořeným segmentem zadečku, který tvoří probodeum. Celkem je tvořena třemi segmenty: pronotem, mesonotem a probodeem. Každý segment je vybaven jedním párem končetin. Z mesonota u pohlavních jedinců vyrůstá navíc pár křídel. Díky mohutným létacím svalům je tento segment u této kasty znatelně větší. Na svrchní straně probodea ústí metapleurální žláza, která vylučuje sekret s baktericidními a fungicidními účinky. Jedná se o žlázu, která je pro mravence jedinečná a je označována za jeden z hlavních mravenčích znaků (Hölldobler & Wilson 1990; Shattuck, 2000).



Obrázek 1: Znázornění hlavních částí těla mravence podčeledi Formicidae: **hlava** (man – mandibuly, cly – clypeus, tykadlo – scape, funikulus, lbp – labiální palpy, mxp – maxilární palpy), **mesosoma** (pr – pronotum, ms – mesonotum, ppd – probodeum) jehož součástí jsou **končetiny** (cx – coxa, tr – trochanter, femur, tibia, ts – tibiální ostny, tarsus, tc – tarsální drápky), pt – **petiol** a **zadeček** (gaster), (t1 – t5 – tergity, s1 – s2 – sternity, kyselinový pár (Shattuck, 2000; Mississippientomologicalmuseum.com).

Součástí mesosomatu jsou i končetiny, které se jako u ostatního hmyzu skládají z pěti částí: coxa, trochanter, femur, tibia, tarsus. Tarsus se skládá z pěti segmentů a je zakončen drápkou. Ze spoje mezi tibií a tarsem vystupují tibiální ostny. Počet těchto ostnů se pohybuje od 0 – 2 a jejich povrch může být mírně zvrásněný, ale i zcela hladký.

Poslední částí těla je metasoma (abdomen), která je od zbytku těla oddělena přeměněným abdomenálním segmentem petiolem, případně postpetiolem. Samotný abdomen se skládá z několika částí, které na sebe většinou plyně navazují. Avšak u některých podčeledí (Ponerinae) je první segment zřetelně odškrcen od zbytku zadečku. U příslušníků

dělnické kasty je abdomen zakončen žihadlem nebo pórem, který produkuje kyselinu mravenčí (Shattuck, 2000).

2.1.2 POLYMORFISMUS A DĚLBA PRÁCE

Jeden ze základních znaků eusociálního hmyzu je dělba práce a tvorba kastovního systému, při kterém dochází k tvorbě plodné, rozmnožující se kasty a kasty sterilních dělnic. Ta tvoří hlavní populaci hnízda a počtem převládá nad pohlavními jedinci. Plodná kasta je tvořena samičkami (královny) a samečky, má jediné privilegium, a to tvorbu následujících generací, ať už se jedná o budoucí pohlavní jedince nebo o sterilní dělnice. U blanokřídlého hmyzu je navíc v moci královny ovlivnit pohlaví následovníků jejího rodu. Z neoplozených vajíček tak vznikají samci a z oplozených samečky. Avšak o tom, zda se z vajíčka stane budoucí královna, nebo dělnice rozhoduje kasta sterilní. Na základě výživnosti potravy, která je podávána larvám prostřednictvím dělnic (výživnější potrava – královna, potrava na živiny chudší – dělnice, Žďárek, 2015; Hölldobler & Wilson 1990).

Dělba práce u sterilní kasty je ovlivněna morfologickými a genotypovými faktory, věkem, ale i interakcemi mezi jednotlivými jedinci v rámci kolonie. (Hölldobler & Wilson 1990; Gordon, 1996). Jeden z nejdůležitějších a nejběžnějších faktorů, který ovlivňuje dělbu práce, je stáří jedince. Čím je dělnice starší, tím více vykonává činnosti, u kterých se výrazně zvyšuje riziko úmrtí (mladší dělnice – péče o plod, stavba hnízda; starší dělnice – ochrana hnízda, sběr a lov potravy). U některých odvozených druhů mravenců dochází k vzniku tzv. kast fyzických, které jsou od sebe morfologicky odlišné (velikost těla, hlavy, mandibul). Z tohoto hlediska jsou jedni z nejvyspělejších neotropičtí mravenci rodu *Atta* a *Acromyrmex*, u kterých najdeme hned několik typů podkast. Naprostým protipólem jsou pak mravenci rodu *Nothomyrmecia* a *Zootermopsis*, u kterých k dělbě práce, a tudíž i ke kooperaci při lovu vůbec nedochází (Hölldobler & Wilson 1990; Hölldobler & Wilson 2009).

Specializace dělnic na rozdílné úkony v rámci kolonie je jedním z hlavních faktorů, který přispívá k ekologické úspěšnosti mravenců (Hölldobler & Wilson 1990; Oster & Wilson, 1978).

2.1.3 KOMUNIKACE

Mravenci využívají ke komunikaci různé druhy signálů (hmatové, akustické, chemické), které se navzájem mohou doplňovat. Přičemž hlavním komunikačním prostředkem, který řídí jejich sociální chování, jsou signály chemické – feromony. Ty jsou vylučované prostřednictvím

nejméně deseti žláz. Mravenci využívají asi deset až dvacet různých chemických sdělení se specifickými významy. Slouží například k upoutání pozornosti, náboru, vyhlášení poplachu, označení teritoria atd. (Hölldobler & Wilson 1990). Chemická komunikace může být u některých druhů doplněna o akustickou složku – stridulaci (rod *Atta*, *Aphaenogaster*, *Messor*), která doplňuje naléhavost chemického sdělení (Hahn & Maschwitz, 1985; Roces & Hölldobler, 1996; Hölldobler & Wilson 2009). Mravenci žijící ve dřevě se rovněž dorozumívají za pomoci zvukových signálů, a to tlukotem hlavy, nebo zadečku o tvrdý povrch (Hölldobler & Wilson 1990; Bougrine *et al.*, 2014). Důležitou součástí je také komunikace prostřednictvím hmatu, která má formu často ritualizovaných pohybů a doteků, především prostřednictvím tykadel (Duncan & Ratnieks, 2006).

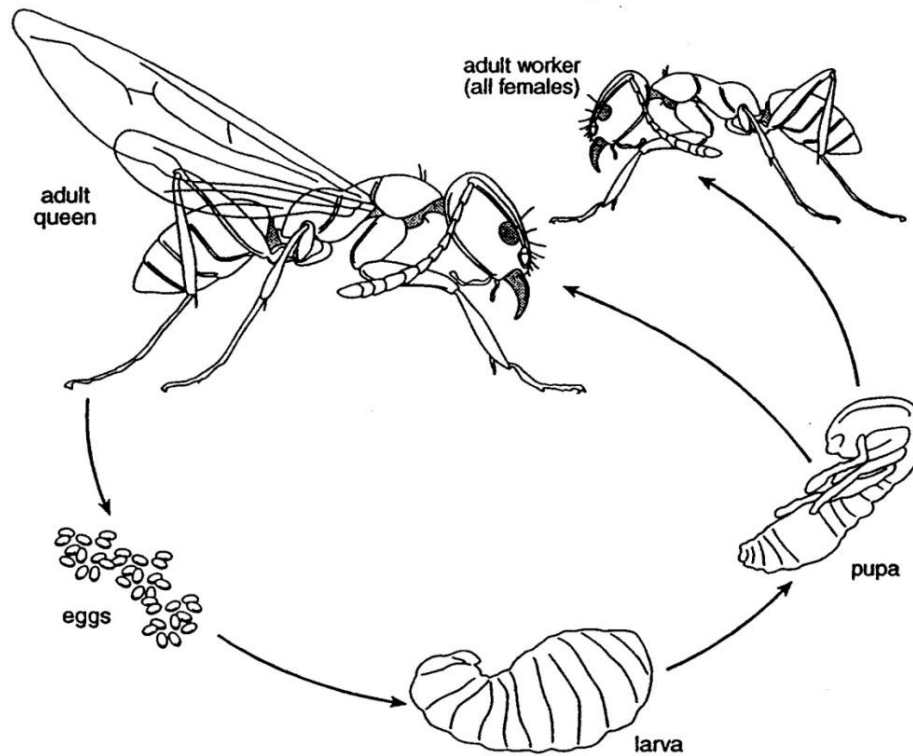
2.1.4 ROZMNOŽOVÁNÍ A ŽIVOTNÍ CYKLUS

Rozmnožování je u mravenců výsadou pohlavní kasty, pohlavní jedinci se rodí většinou jen jednou ročně. Samotnému aktu předchází rojení, ke kterému u většiny druhů dochází daleko od domovského hnízda. U odvozenějších druhů k rozmnožování dochází ve velkých počtech, a to na konkrétním místě. To je vybíráno samečky z různých kolonií, kteří se v této oblasti shromažďují ve velkém množství a hromadně lákají samičky z okolních hnízd pomocí produkovaného feromonu. Přilákané samičky se spáří s jedním nebo více samci. K páření může docházet přímo ve vzduchu, popřípadě na vegetaci nebo na zemi. (Hölldobler & Wilson 1990; Žďárek, 2015)

Za základní životní cyklus mravenčí kolonie je označován proces, který vede od založení kolonie a naklazení vajíček, až po vznik prvních pohlavních jedinců. U většiny druhů mravenců prochází kolonie následujícími kroky: Po rojení pohlavních jedinců se budoucí královny spáří s jedním, nebo více samečky z jiné kolonie/kolonií, kteří krátce na to umírají. Následně je samička nucena si najít vhodné místo k naklazení první snůšky vajíček. Dochází tak k tvorbě plodové komůrky. O vajíčka následně pečuje a první larvičky krmí pomocí trofických vajec⁶. Následně dochází k zakuklení a později ke vzniku první kohorty sterilních, pracujících jedinců – dělnic. Ty jsou oproti normálním dělnicím vždy výrazně menší. Dělnice přebírají veškeré úkony, které do té doby zajišťovala jejich matka (starají se o plod, shánějí potravu, rozšiřují hnízdo atd.). Dochází k tvorbě kast, dělby práce a k růstu celé

⁶**Trofická vejce** jsou degenerovaná vajíčka, která slouží jako zdroj potravy pro některé členy kolonie. Produkována jsou především královnou v době zakládání kolonie nebo dělnicemi a slouží ke krmení plodu nebo královnou samotné (Hölldobler & Wilson 1990).

kolonie, až do doby, kdy dosáhne dospělé velikosti. Následně se růst zpomalí a dochází k tvorbě prvních pohlavních jedinců (Obr. 2, Hölldobler & Wilson 2009; AntWiki, 2020).



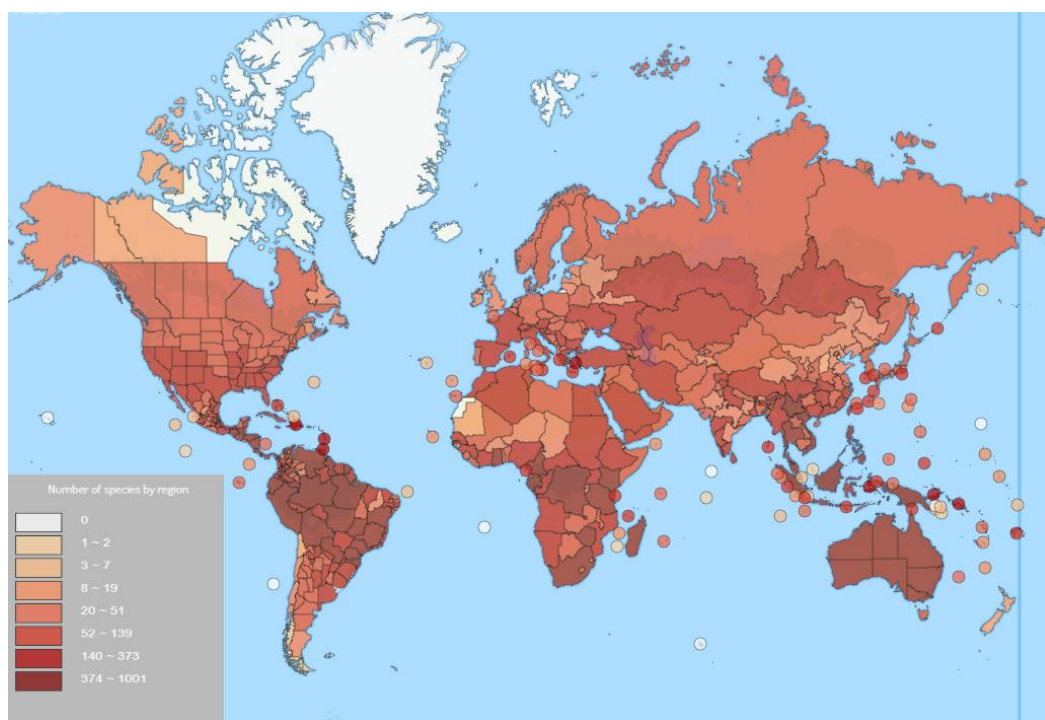
Obrázek 2: Základní životní cyklus mravenčí kolonie: vytvoření plodové komůrky, kladení vajíček, larvální stadium, klidové stadium - kukla, tvorba sterilních jedinců – dělnic, tvorba pohlavních jedinců – samci, samice (AntWiki, 2020; AnimalSpot.net).

U některých druhů mravenců však mohou být jednotlivé fáze životního cyklu zcela rozdílné od klasického modelu. Například u rodu *Rhytidoponera* k páření dochází u domovského hnízda, popřípadě přímo v něm. Častým jevem je také kooperativní založení hnízda více královnami, kdy na základě bojů je vybrána jedna dominantní, které hnízdo připadne. Ostatní královny jsou zabity nebo vyhnány (Hölldobler & Wilson 1990, AntWiki, 2020). U některých druhů budoucí královna založí novou kolonii za pomoci dělnic, které se z mateřského hnízda odštěpí a svoji sestru následují. Tento způsob se často vyskytuje u nájezdných mravenců (rod *Dorylus*, *Eciton*, Gottwald, 1995).

2.1.5 DISTRIBUCE A DIVERZITA

Mravenci v dnešní době okupují většinu terestrických ekosystémů a stejně jako u ostatních organismů je jejich distribuce ovlivněna především geografickými, geologickými a klimatickými faktory, ty hrály také důležitou roli v mravenčí diverzifikaci (Lach *et al.*, 2010).

V globálním měřítku můžeme mravenčí faunu rozdělit do osmi základních biogeografických oblastí, a to do Afrotropické, Australské, Indomalajské, Madagaskarské, Neoarktické, Neotropické, Oceánské a Paleoarktické. (Brown, 1973; Fisher, 2003; Bolton, 1994, 1995).



Obrázek 3: Druhová diverzita mravenců v globálním měřítku, intenzita odstínu barvy znázorňuje míru druhové diverzity v dané oblasti (Antmaps.com).

Trend mravenčí diverzity silně koreluje s globální diverzitou fauny a flóry (Bolton, 1995; Kier *et al.*, 2005; Qian & Ricklefs 2008). Jedním z hlavních faktorů, který prokazatelně ovlivňuje globální diverzitu nejen mravenců, je efekt latitudinálního gradientu. Jedná se o ekologický trend, při kterém dochází k snižování biodiverzity od rovníku k pólům. Tento jev se dlouho nedařilo uspokojivě vysvětlit a nedaří se to ani dnes. Mohl by být způsoben celkovou vyšší primární produkcí v tropických oblastech, vyšší heterogenitou prostředí, počtem nik, velikostí plochy a stálostí prostředí (Storch, 1998). Dalším významným faktorem, který ovlivňuje míru mravenčí diverzity je nadmořská výška (Munyai & Foord, 2012;

Szewczyk & Mccaun, 2016; Bishop *et al.*, 2017). S růstem nadmořské výšky dochází ke změně abiotických faktorů, které mají na mravenčí společenstva největší vliv (teplota, vlhkost, Lach *et al.*, 2010) Právě tyto faktory zřejmě mohou vysvětlit diverzifikaci mravenčích společenstev kolem výškového gradientu (Sanders, 2003). Diverzita mravenců je obecně nejvyšší v nižších, popřípadě středních nadmořských výškách v závislosti na lokalitě, následně klesá až do vysokohorských oblastí (Olson, 1994; Fisher, 1996, 1998; Samson *et al.*, 1997; Longino & Branstetter, 2019).

Z těchto důvodů je druhová rozmanitost mravenců vůbec nevyšší v tropických nížinných oblastech (Bolton, 1995; Lach *et al.*, 2010; Longino & Branstetter, 2019). Druhově a rodově nejbohatší je oblast Neotropická, kde se vyskytuje až 30% všech mravenčích druhů (Fernández & Sendoya 2004, Ward, 2000). Velké množství těchto druhů je zde endemických. Vysoká míra endemismu je také v Austrálii a v Afrotropech, po nichž následuje Indomalajská oblast a Oceánie. Naopak nejhudšími oblastmi z hlediska endemismu a druhové diverzity jsou oblasti Paleoarktické a Neoarktické (Obr. 3, Bolton, 1995; Lach *et al.*, 2010).

Na ostrovech je kompozice a diverzita mravenčí fauny určována nejen latitudinálním gradientem, ale je zároveň ovlivňována i stářím, velikostí a izolací ostrova (Lach *et al.*, 2010). Z hlediska druhové bohatosti jsou nejbohatšími velké ostrovy v tropickém pásu. Těmi jsou například Borneo, Jáva, Madagaskar, Nová Guinea a Sumatra. Z temperátních ostrovů jsou významné Britské ostrovy a ostrov Hokkaidó, který je součástí Japonského souostroví (Britské ostrovy cca 50 druhů, ostrov Hokkaidó 76 druhů, Antmaps, 2020).

Temperátní oblasti jsou oproti tropům z hlediska druhové diverzity mravenců mnohonásobně chudší (Ward, 2000). V Evropě se vyskytuje téměř 600 druhů, přičemž většina mravenčí diverzity se soustředí v oblastech kolem Středozevního moře (Czechowski *et al.*, 2002; Antmaps, 2020). Na území České republiky v dnešní době najdeme 111 druhů mravenců a některé z nich jsou často vázány na specifická stanoviště. Ať už se jedná o vlhká rašeliniště, osluněné, otevřené louky nebo o koruny stromů (Sadil, 1955; Bezděček & Bezděčková, 2011).

2.1.6 EKOLOGIE MRAVENCŮ S OHLEDEM NA POTRAVNÍ NÁROKY

Mravenci jsou jednou z nejdominantnějších skupin bezobratlých živočichů a díky své početnosti a přizpůsobivosti tvoří významnou složku terestrických ekosystémů. Odhaduje se, že tvoří 10 – 15% celkové zvířecí biomasy. Avšak v tropických oblastech, kde je jejich diverzita a abundance nejvyšší, mohou mravenci činit až 50% živočišné biomasy (Hölldobler

& Wilson, 1990; Stork, 1996; Beattie & Hughes, 2002; Dial *et al.*, 2006). Z tohoto důvodu mravenci zauímají dominantní postavení na mnoha stanovištích a jsou tak významnými ekosystémovými inženýry (Hölldobler & Wilson, 1997; Lach *et al.*, 2010).

Hlavními faktory, které ovlivňují jejich ekologickou roli, jsou jejich početnost, teritoriální chování a potravní nároky. Mravenci prostřednictvím svých potravních preferencí interagují s mnoha organismy, ať už přímo či nepřímo (Hölldobler & Wilson, 1990).

Významnou roli hrají jako predátoři terestrických bezobratlých, zejména hmyzu. Působením predačního tlaku upravují podobu společenstev bezobratlých živočichů (Floren *et al.*, 2002), čímž nepřímo, avšak zásadně ovlivňují společenstva rostlin (Schmitz *et al.*, 2017). Kromě toho se také jedná o významné mrchožrouty, kteří výrazně ovlivňují dekompozici organické hmoty a následnou distribuci živin (Frouz *et al.*, 1997; Frouz & Jilková, 2008). Sami mravenci jsou důležitou složkou potravy jiných živočichů, a to především hmyzožravých savců, ptáků a ostatních bezobratlých (Vysoký & Šutera, 2001).

Účastní se přímých mutualistických vztahů s některými druhy hmyzu, anebo rostlin, které chrání, a tím zvyšují jejich prosperitu a početnost (Styrsky & Eubanks, 2007; Žďárek, 2015; Rico-Gray & Oliveira, 2010). Jedná se také o významné roznašeče semen, až 11 000 druhů rostlin rozšiřuje svá semena právě pomocí mravenců (Lengyel, 2010)

2.1.7 POTRAVNÍ SPECIALIZACE A INTERAKCE S ROSTLINAMI A HOUBAMI

2.1.7.1 NEKTAROVORIE A HERBIVORIE

Rostlinný nektar hraje často klíčovou roli v mutualistických vztazích mezi mravencem a rostlinou. Jedná se především o nektar produkovaný mimokvětními nektárii, který je bohatým zdrojem sacharidů, především fruktózy, glukózy a sacharózy (Lach *et al.*, 2010; Žďárek, 2015)

Soužití mravenců s rostlinami je jev, který je až překvapivě hojný, a to jak v tropech, tak i v subtropích a temperátu. V tropických oblastech mimokvětní nektar pro mravence představuje jeden z hlavních potravních zdrojů (Lach *et al.*, 2010). Některé druhy tropických a subtropických rostlin mravencům navíc poskytují prostory k hnízdění, mravenci tak hnízdí přímo v dutých částech rostliny, nebo ve specializovaných, drobných komůrkách tzv. domatiích⁷. Mravenci, tak žijí na živné rostlině, brání jí před herbivory (hmyz, velcí savci) a

⁷**Domátium** je drobná komůrka produkovaná rostlinou, která poskytuje domov některým druhům bezobratlých živočichů. Myrmekofytí rostliny poskytují mravencům tzv. Myrmecodomatia, jedná se o dutiny v trnech rostlin některých druhů rodu *Acacia* (*Acacia shaerocephala*, Hölldobler & Wilson 1990).

na oplátku je jim poskytována potrava a úkryt (Žďárek, 2015). Některé druhy stromů (rod *Acacia*) navíc mravencům poskytují další potravní zdroj, kterým jsou tzv. beltova tělíska⁸, která představují pro některé druhy mravenců (rod *Pseudomyrmex*) primární zdroj potravy, tyto mravence tak můžeme označit za pravé herbivory (Rico-Gray & Oliveira, 2007, Lanza *et al.*, 1993, Žďárek, 2015).

2.1.7.2 MYRMEKOKHORIE A GRANIVORIE

Myrmekochorie je druh zoochorie⁹, při které dochází k disperzi semen mravenci. Odhaduje se, že až 11 000 druhů rostlin ze 77 čeledí rozšiřuje svá semena pomocí mravenců (Lengyel, 2010). Myrmekochorní rostliny jsou rozšířeny především v tropických a subtropických oblastech (Austrálie, Jižní Afrika, Berg, 1975; Milewsky & Bond 1982). Temperátní oblasti jsou v tomto ohledu mnohonásobně chudší (Evropa: 260 druhů, Servigne & Detrain, 2008). Semena těchto rostlin jsou vybavena tzv. elaiosomy, které lákají některé druhy mravenců. Především díky svému výživovému profilu, konkrétně tuků, které disponují téměř stejným složením jako živočišná strava, kterou se běžně mravenci živí (Hughes *et al.*, 1994; Lach *et al.*, 2010). Elaiosomy však obsahují nejen tuky, ale také proteiny, sacharidy a éterické oleje (Gammans *et al.*, 2005; Fischer *et al.*, 2008). Přitahují tak mravence z široké škály čeledí, především však druhy omnivorní (Lach *et al.*, 2010). Právě díky své vysoké výživové hodnotě se množství spotřebovaných elaiosomů odráží jak na vyšší produkci reprodukčních jedinců, tak i na celkovém počtu vyprodukovaných potomků v rámci celé kolonie (Morales & Heithaus, 1998; Gammans *et al.*, 2005; Fokuhl *et al.*, 2007).

Myrmekochorní rostliny produkují svá semena především v období, kdy je potravní aktivita mravenců vysoká, a tím i pravděpodobnost nalezení a následné disperze semen. V případě temperátních oblastí se jedná o období brzkého léta (Oberrath & Bohning-Gaese, 2002). Mravenci sbírají semena většinou přímo ze země, přičemž preferují semena s většími elaiosomy, před semeny s elaiosomy menšími (Buckey, 1982; Mark & Oleson, 1996). Některé elaiosomy navíc produkují látky – olejové kyseliny, které mravence lákají a podporují jejich potravní aktivitu, což přímo ovlivňuje rychlost a míru disperze semen (Hughes & Jurado, 1994). Několikrát nezávisle na sobě bylo prokázáno, že tyto olejové kyseliny mohou mít signifikantnější vliv na disperzi semen, než výživová hodnota samotných elaiosomů (Seidel *et al.*, 1990; Pfeiffer *et al.*, 2010; Turner *et al.*, 2013).

⁸ **Beltova tělíska** jsou žluté výrůstky na konci listů stromů rodu *Acacia*, které jsou bohatým zdrojem bílkovin a tuků a jsou významným zdrojem potravy pro některé druhy mravenců (Žďárek, 2015).

⁹ **Zoochorie** je způsob šíření semen, plodů či vzácněji celých plodenství pomocí živočichů (Britannica.com)

Roznos semen pomocí mravenců představuje pro myrmekochorní rostliny mnoho výhod. Snižuje množství herbivorního hmyzu na rostlinách (Hölldobler & Wilson 1990), ovlivňuje distribuci a kompozici rostlin ve společenstvu, to umožňuje některým jedincům se vyhnout případné kompetici, což pozitivně ovlivňuje jejich životaschopnost (Bond & Slingsby 1984; Andersen & Morrison 1998; Ness *et al.*, 2004). Z těchto důvodů jsou pro myrmekochorní rostliny výhodné interakce především s druhy/rody mravenců, které hledají potravu i daleko od hnízda (Lach *et al.*, 2010). Mezi takovéto mravence například řadíme rod *Rhytidoponera* nebo *Aphaenogaster* (Gove *et al.*, 2007; Ness & Morin 2008).

Většina druhů mravenců se živí především elaiosomy, nikoliv však semeny samotnými. Avšak v rámci podčeledi Myrmecinae rozlišujeme několik čistě semenožravých druhů tzv. mravenců znojedů (zástupci rodu *Messor*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex* atd, Buckley, 1982; Andersen, 1991). Granivorní druhy mravenců se často vyskytují v aridních a semiaridních ekosystémech, kde jim suché a teplé podmínky umožňují skladovat semena ve svých hnízdech, bez újmy na kvalitě (Buckley, 1982; Rico-Gray & Oliveira 2007). Velikost a dostupnost semen ovlivňuje, která semena daného druhu rostliny mravenci vyhledávají, a kterými semeny se živí (Andersen, 1991). Při samotném přenosu, často dochází ke ztrátě některých semen, čímž mravenci ovlivňují distribuci, kompozici, ale i kompetici některých druhů rostlin podobně jako při myrmekochirii (Žďárek, 2015).

2.1.7.3 FUNGIVORIE

Houby jsou primárním zdrojem potravy pro více než 220 druhů mravenců, celkem z 13 čeledí. Všichni spadají do tribu Attiny, který se vyskytuje především v tropických oblastech Střední a Jižní Ameriky (Hölldobler & Wilson, 2010). Živí se sběrem nebo kultivací stopkovýtrusných hub (Basidiomycota), které hnojí rozmělněným substrátem přírodního původu. Bazální druhy k tomuto účelu využívají hmyzí mrtvolky, fekálie nebo části rostlin. Druhy odvozenější využívají výhradně rostlinný detrit nebo rozmělněné části živých rostlin (Currie, 2001; Poulsen & Currie 2006).

Řadíme mezi ně i mravence stříhače (rod *Atta* a *Acromyrmex*), kteří o svůj kultivar pečují uvnitř svých hnízd, a to již od prvopočátku založení kolonie. K hnojení houby využívají výhradně rozmělněný rostlinný materiál, který je pro růst houby klíčový. Dělnice jsou velmi vybíravé, jak co se týče druhu, tak i kvality rostlinného materiálu. Sebraný materiál následně rozmělní kusadly až na drobný substrát, který mísí se svými výkaly. Ten je posléze zaváděn do houbové kultury (Žďárek, 2015).

Houby pro tyto mravence představují jeden z hlavních potravních zdrojů, a to především pro larvy, které se jimi primárně živí. Mravenci se živí drobnými houbovými výrůstky tzv. gonglydii (zdroj sacharidů a tuků) anebo hyfy (zdroj proteinů). Dělnická kasta svůj jídelníček navíc doplňuje o rostlinné šťávy, které získává při stříhání a sběru listů (Quinlan & Cherrett 1979; Rico-Gray & Oliveira 2007).

Mravenci o houbovou kulturu pečují pomocí sekretu metapleurální žlázy, zároveň využívají symbiotického vztahu s aktinobakteriemi (aktinomycety), které jsou umístěny na spodní straně thoraxu (Holldobler & Wilson, 2010). Bakterie produkují antibiotika, a tím kulturu chrání proti parazitickým houbám (Currie *et al.*, 2006).

Díky své značné počatnosti (5 – 8 milionu jedinců *Atta sexdens*, 4 – 7 milionu *Atta vollenweideri*, Holldobler & Wilson, 2010) tyto mravenci v Neotropických oblastech spotřebují až 17% celkové roční produkce listů, z tohoto důvodu se jedná o jednu z dominantních „herbivorů“ celé oblasti (Vasconcelos & Cherrett, 1997, Žďárek, 2015). Není tedy divu, že tyto mravenci tímto způsobem výrazně ovlivňují druhovou kompozici a rychlost sukcese rostlin (Vasconcelos & Cherrett 1997; Wirth *et al.*, 2003). Zároveň prostřednictvím výstavby komplikovaných podzemních zahrádek, které jsou často umístěny i několik metrů pod povrchem, dochází k přemístění velkého množství půdy a rostlinné hmoty. Vlivem této činnosti dochází k provzdušňování a zúrodnování půdy, což má signifikantní vliv na prosperitu rostlin (Holldobler & Wilson, 2010).

2.1.8 POTRAVNÍ SPECIALIZACE A INTERAKCE S BEZOBRTLÝMI ŽIVOČICHY

2.1.8.1 TROFOBIÓZA

Trofobióza je druh potravního mutualismu, při kterém mravenci získávají od některých skupin hmyzu (Hemiptera, Lepidoptera) výměšky, které jsou bohatým zdrojem sacharidů a aminokyselin (Holldobler & Wilson, 1990). Na oplátku jim mravenci poskytují ochranu před jejich predátory a parazitoidy¹⁰ (Buckley & Gullan 1991; Way, 1963; Stadler & Dixon 2005;). Celkem až 41% rodů mravenců zahrnuje trofobiotické druhy, některé jsou na tomto potravním zdroji zcela závislé, jiní si těmito látkami svůj jídelníček jen příležitostně zpestřují (Oliver *et al.*, 2008; Žďárek, 2015).

¹⁰Mravenci často chrání hmyz proti specializovaným predátorům, kterými jsou například slunéčka (Coleoptera: Coccinellidae), larvy pestřenek (Diptera: Syrphidae), larvy krásnooček (Neuroptera: Chrysopidae) a některým parazitoidům (Hymenoptera: Braconidae). Zároveň jim poskytují ochranu vůči generalistickým predátorům, kterými jsou např. pavouci (Cushman & Whitham, 1989; Del-Claro & Oliveira 2000).

Myrmekofilie se vyskytuje u většiny čeledí kříšů (Auchenorrhyncha) a mšicosavého hmyzu (Sternorrhyncha), zahrnující mšice (Aphididae), červce (Coccoidea) a ostnohřbetky (Membracidae, Stadler & Dixon, 2005). Právě polokřídli hmyz pomocí svého přetvořeného ústního ústrojí (bodavě sací), napichuje rostlinná pletiva a vysává jejich obsah. Ten je bohatým zdrojem sacharidů, nikoliv však aminokyselin a jiných živin. Z tohoto důvodu přijímá polokřídly hmyz značná množství této na cukry bohaté tekutiny. Z rostlinných šťáv následně využívá především dusíkaté látky (aminokyseliny), které jsou použity pro syntézu bílkovin. Valnou většinu cukerných látek, díky svému usedlému způsobu života nezužitkují. Vyloučí je tedy spolu s ostatními živinami a přebytečnou vodou prostřednictvím tzv. medovice, která je následně využívána mravenci (Lach *et al.*, 2010; Žďárek, 2015).

Tento mutualistický vztah najdeme i u některých dalších skupin herbivorního hmyzu. Patří mezi ně například některé druhy housenek modrásků (Lycaenidae) a pestrobarvců (Rionidae, Žďárek, 2015). Ti sladkou medovici nahrazují pomocí specializované Newcomerovy žlázy, která produkuje tekutinu téměř identického složení jako někteří zástupci polokřídleho hmyzu (Maschwitz, 1975; Daniel *et al.*, 2005). Tento vzájemný vztah je velmi významný. Ukázalo se, že bez mravenčí péče do dospělosti přežije zhruba jen 10 – 25% jedinců (Wagner & Kurina, 2003).

2.1.8.2 KARNIVORIE

Mravenci jsou jedni z nejvýznamnějších predátorů v mnoha ekosystémech (AntWiki, 2020). Řadíme mezi ně jak aktivní lovce, tak i mrchožrouty. Avšak rozeznání hranice mezi saprofilii a predací může být značně problematické, což je způsobeno potravním oportunistem většiny druhů (Lach *et al.*, 2010). Výhradně karnivorní druhy mravenců najdeme v podčeledi Ponerinae, Leptanillinae a Myrmicinae. Ti se živí širokou škálou druhů bezobratlých živočichů, avšak někteří jsou potravními specialisty a vyhledávají například termity (Isoptera), chvostoskoky (Collembola) nebo mnohožky (Diplopoda). Některé druhy se dokonce živí jinými mravenci a u několika druhů byla prokázána intraguilddová predace a kanibalismus¹¹ (Holldobler & Wilson, 1990; Lach *et al.*, 2010).

V závislosti na míře specializace došlo u mravenců v rámci evoluce k vývoji mandibul různé délky a tvarů. Například u některých potravních specialistů došlo k jejich výraznému prodloužení (rod *Strumigenys*, *Pyramica*, Cerdá & Dejeán, 2011; AntWiki, 2020;).

¹¹ Příkladem myrmekofágního mravence je druh *Nomamyrmex esenbeckii*, který organizovaně napadá velké kolonie mravenců rodu *Atta* (*A. colombica*, *A. cephalotes*, Cerdá & Dejeán, 2011).

Predační strategie mravenců spadají do dvou základních kategorií: solitérní lov, kooperativní lov. Solitérní lovci se soustředí především na kořist menší velikosti, kterou jsou schopni skolit pomocí svých mandibul nebo žihadla. Naopak kooperativní lovci sází především na početní převahu, která jim umožňuje skolit velkou kořist nebo ostatní eusociální hmyz (mravenci, termiti, Holldobler & Wilson 1990). Solitérní lov je u čistě karnivorních skupin běžnějším, v některých případech však může být doplněn o nábor dalších dělnic z důvodu transportu kořisti. Příkladem takovýchto lovců jsou mravenci druhů *Gnamptogenys moelleri* a *Formica schaufussi*. Tito mravenci loví samostatně, ale při přemísťování skolené kořisti využívají pomoc ostatních členů kolonie (Cogni & Oliveira, 2004; Daly-Schweitzer *et al.*, 2007). Kooperativní lov je odvozenější strategií a vyskytuje se u mravenců, jejichž kolonie dosahují značné početnosti. Těmi jsou například nájezdní mravenci rodu *Eciton*, *Dorylus* nebo arboreální rod *Oecophylla* (Dejean, 1999).

Míra karnivorie se může mezi jednotlivými druhy velmi lišit. Důležitou roli v tomto ohledu hraje efekt elevačního gradientu. Podle výsledku studie Camacho & Aviles (2019) predáční aktivita klesá se stoupající nadmořskou výškou a vůbec nejvyšší je v nížinných oblastech. Další práce, která byla provedena na Borneu, dokazuje, že počet karnivorních druhů se stoupající nadmořskou výškou klesá rychleji než počet druhů omnivorních. Příčinou je nejspíš úbytek kořisti, na kterou jsou dané druhy specializovány (termiti, Bruhl *et al.*, 1999).

2.1.8.3 SOCIÁLNÍ PARAZITISMUS

I přesto, že dnes rozeznáváme více než 15 tisíc mravenčích druhů (AntWiki, 2020), tak v dnešní době rozeznáváme pouze něco málo přes 230 parazitických druhů. Avšak celková diverzita parazitických skupin je nejspíš vyšší, než se očekávalo a i dnes dochází k objevování druhů nových, a to především v tropech (Bushinger, 2009).

Distribuce parazitických druhů napříč podčeleděmi je značně nerovnoměrná (Bolton, 2003; Rebeling *et al.*, 2008). Sociální paraziti jsou známí především z podčeledí Myrmicinae (33 parazitických čeledí ze 139) a Formicinae (9 parazitických čeledí z 25). Některé podčeledi zahrnují pouze parazitické rody (*Anergates*, *Bothriomyrmex*, *Chalepoxenus*, *Formicoxenus* atp.). Jiné jak druhy parazitické, tak i neparazitické (*Formica*, *Lasius*, *Leptothorax*, *Myrmica*, *Temnothorax* atp.).

Celkem rozlišujeme několik druhů sociálního parazitismu, ty zahrnují jak dočasné, tak i trvalé svazky. Tyto vztahy mohou být klasifikovány různými způsoby. Buchinger (2009) navrhuje klasifikovat tyto skupiny následujícím způsobem:

- i. Xenobióza, druh sociálního parazitismu, který zahrnuje soužití dvou mravenčích druhů v rámci jednoho hnízda. Často zahrnuje interakce, kterými jsou například kleptobióza (krádež potravy), nebo lestobióza (krádež plodu, Hölldobler & Wilson, 1990).
- ii. Dočasný parazitismus, druh soc. parazitismu, při kterém je parazitický druh závislý na svém hostiteli jen při zakládání kolonie. V první řadě dochází k nahrazení královny hostitelského druhu za královnu parazita. Ta následně naklade první snůšku vajíček, ze kterých se později vylíhnou první dělnice. Ty postupně nahrazují dělnice hostitelského druhu, až se ze smíšené kolonie stane čistá společnost, která svého hostitele již nepotřebuje (Hölldobler & Wilson, 1990).
- iii. Permanentní parazitismus s otrokářstvím (duloze), druh soc. parazitismu, při kterém je parazitický druh vázán na svého hostitele po celý život. Jedná se o mravence, kteří se většinou nejsou schopni starat o vlastní plod, dokonce ani sami o sebe. Jsou tedy odkázáni na péči dělnic jiného druhu. Došlo u nich k tvorbě specifických adaptací, díky kterým jsou skvěle přizpůsobeni k boji při nájezdech na jiná mravenčí hnízda. Jedná se například o srpovité mandibuly, které najdeme u rodu *Polyergus* (Formicinae) nebo *Strongylognathus* (Myrmicinae, Bushinger, 2009).
- iv. Permanentní parazitismus bez otrokářství (inkvilinismus), druh soc. parazitismu, při kterém je parazitický druh vázán na svého hostitele po celý život, ale svého hostitele nezotročuje. Netvoří ani dělnickou kastu a soustředí se pouze na produkci pohlavních jedinců. Vývoj parazitického plodu probíhá simultánně s plodem hostitele. Přičemž dělnice hostitele přebírají veškerou péči o plod, shánění potravy atd. (Summer *et al.*, 2003; Kutter, 1968).

2.1.9 POTRAVA

Většina druhů mravenců jsou omnivoři, kombinující predaci, saprofáгии, nektarovorii a někteří i myrmekochorii. Živí se tak širokou škálou potravy, a to jak rostlinného, tak živočišného původu (Stradling, 1978). Potravní specialisté tvoří jen fragment z celkové mravenčí diverzity (Lach *et al.*, 2010).

Díky tomuto potravnímu oportunismu většiny druhů můžeme pozorovat výrazné rozdíly v potravních preferencích jak u jednotlivých druhů/rodů, tak uvnitř samotných kolonií. (Holldobler & Wilson 1990; Cassill & Tschinkel 1999). Tyto rozdíly v potravní ekologii je nutné pochopit k porozumění fungování mravenčích kolonií a mravenců samotných (Lach *et al.*, 2010).

2.1.9.1 ROLE ŽIVIN

Základními makroživinami nejen mravenčí stravy jsou bílkoviny, cukry a tuky. Všechny tyto látky se účastní metabolických procesů a jsou tak důležitým zdrojem energie a stavebních látek. Neméně důležitými složkami jsou vitamíny a minerály, které významně ovlivňují činnost hmyzího těla (Nation, 2002).

Proteiny jsou obsaženy ve všech živých tkáních a buňkách. Jedná se o sloučeniny, složené z aminokyselin, které prostřednictvím enzymů a hormonů řídí mnoho chemických reakcí. Hrají například důležitou roli v buněčném dělení (Rockstein, 1978). Mravenci bílkoviny využívají především k tvorbě tkání a vytváření enzymů a hormonů. Jako zdroj dusíkatých látek mají proteiny dále význam v dozrání samičích gonád a pohlavních buněk (Nation, 2002; Lach *et al.*, 2010).

Dalším pro hmyz významným makronutrientem jsou sacharidy, konkrétně glukóza, fruktóza a sacharóza. Ty slouží jako primární zdroj energie, zároveň jsou využívány k produkci spermatu (Lach *et al.*, 2010). Hmyz dokáže syntetizovat sacharidy z ostatních makronutrientů (aminokyseliny, lipidy; Nation, 2002). Zastoupení sacharidů v mravenčí stravě se může během života výrazně lišit a je ovlivněno věkem, pohlavím a stupněm metamorfózy (Rockstein, 1978).

Poslední makroživinou jsou lipidy, a to především steroly (Nation, 2002). Lipidy slouží jako zdroj energie a zároveň, tak jako proteiny mají význam při larválním vývoji, dozrání gonád a vajíček (Lach *et al.*, 2010). Mnoho druhů hmyzu ukládá lipidy do tukové tkáně, a ta slouží jako okamžitý zdroj energie (Nation, 2002).

Významnou složkou stravy jsou také mikronutrienty. Jedny z nejdůležitějších jsou vitamíny, ty slouží jako katalyzátory biochemických reakcí a přímo tak ovlivňují chod metabolismu (Halkin, 2003). Významnými vitamíny jsou vitamín A, B a kyselina askorbová (Nation, 2002).

2.1.9.2 TRÁVENÍ ŽIVIN

Podstatná část trávení potravy probíhá ve středním střevě, kde dochází k produkci enzymů, a také absorpci živin za pomoci epiteliálních buněk. Potrava je však už natrávena v ústní dutině, a to pomocí slin a enzymů v nich obsažených (Kodřík, 2004). Právě trávicí enzymy zajišťují efektivitu trávení. Mezi významné trávicí enzymy patří proteázy sloužící ke štěpení bílkovin, lipázy štěpící tuky a amylázy rozkládající škrob a glykogen (Lach *et al.*, 2010). Významným enzymem je také invertáza, která slouží k hydrolýze sacharózy. Právě tento enzym je přítomný téměř u všech mravenců (Ayre 1967; Boeve & Wackers 2003; Ricks & Vinson 1972). Několik specializovaných druhů, kteří se sacharózou neživí, však tento enzym postrádá (Heil *et al.*, 2005). Aktivita konkrétních enzymů se přímo odrazí na stravovacích navicích mravenců. Například u karnivorních mravenců byla detekována vyšší sekrece proteáz a lipáz, oproti druhům živící se stravou rostlinného charakteru (Ayre, 1967). Většina enzymů je vylučována specifickými žlázami z různých částí těla, přičemž míra jejich sekrece se může během života lišit podle aktuálního vývojového stádia jedince a jeho potravních nároků (Lach *et al.*, 2010).

2.1.10 PREFERENCE MAKROŽIVIN V KOLONII A PŘIZPŮSOBENÍ TRAVICÍ SOUSTAVY

Travicí schopnosti a potravní nároky se napříč vývojovými stádii velmi liší, což má signifikantní vliv na výběr potravního zdroje (Lach *et al.*, 2010). Larvální stádia vyžadují živiny, které jsou důležité k růstu a následné tvorbě kukly, čili stravu bílkovinného charakteru, která je jim poskytována prostřednictvím dělnic. Na rozdíl od dělnic jsou larvy schopny efektivně trávit bílkovinnou potravu, a to díky sekretu ve středním střevě a v labiálních žlázách, který obsahuje velké množství proteáz (Petralia *et al.*, 1980). Larvám je tak podávána strava bílkovinného charakteru, především živočišného původu. Avšak některé druhy mravenců k tomuto účelu využívají i rostlinnou potravu (medovice, nektar; Davidson *et al.*, 2003; Fiedler *et al.*, 2007).

Dospělí mravenci naopak vyžadují bílkoviny jen v malých koncentracích, nebo vůbec (Nation, 2002), z tohoto důvodu jsou u dospělců proteázy přítomny pouze ve středním střevě, nikoliv však ve slinných a maxilárních žlázách (Ayre, 1967; Ricks & Vinson, 1972). Dospělci využívají živiny primárně k udržení svých metabolických procesů, případně k tvorbě pohlavních buněk (Lach *et al.*, 2010). Z tohoto důvodu se živí především potravou bohatou na sacharidy, které jsou využívány jako hlavní zdroj energie. U královen je pak jídelníček doplňován o lipidy a proteiny, ty hrají důležitou roli ve výživě a dozrávání vajíček, a také samičích gonád (Lach *et al.*, 2010).

Mravenčí kolonie reguluje svůj příjem živin prostřednictvím dělnic. Ty vyhledávají různé druhy potravy ve správných poměrech, v závislosti na potravních nárocích (Dussutour & Simpson, 2009; Cook & Behmer, 2010; Cook *et al.*, 2011). Z těchto důvodů potravní preference dělnic neodráží jen svoji potřebu, ale i ostatních členů společenstva (Christensen *et al.*, 2010). Přesné mechanismy, které potravní preference ovlivňují v závislosti na dostupnosti potravy a environmentálních podmínkách, nejsou dostatečně známy, avšak prokazatelně významnými faktory jsou sezonalita a limitace živin (Rust *et al.*, 2000; Wheeler & Hahn, 2002; Dussutour & Simpson, 2009; Cook *et al.*, 2011).

2.1.11 VLIV SEZONALITY A DOSTUPNOSTI POTRAVY NA POTRAVNÍ PREFERENCE

Mravenci jsou poikilotermní¹² živočichové, to znamená, že jejich aktivitu ovlivňují environmentální faktory, kterými jsou především teplota vzduchu, půdy (Bernstein, 1974; Peakin & Josens 1978; Whitford *et al.*, 1980; Traniello, 1989; Porter & Tschinkel 1993), vlhkost, přítomnost vodního zdroje, fotoperioda a větrnost (Traniello, 1989; Pol & de Casenave, 2004; Cook *et al.*, 2011). Chování mravenců se tak mění při změnách počasí, sezóny, ale i se změnou nadmořské výšky (Bernstein, 1974).

Sezónní změny prostředí skrze změny teploty a fotoperieody výrazně ovlivňují chování mravenců (Stein *et al.*, 1990; Cook *et al.*, 2011). Z těchto důvodů jsou mravenci v temperátních oblastech potravně aktivní od jara do podzimu a v zimním období potravu vůbec nepřijímají (Sadil, 1955). V tropických a subtropických oblastech jsou mravenci aktivní více méně po celý rok (Rust *et al.*, 2000; Wheeler & Hahn, 2002).

Změny abiotických podmínek v průběhu sezóny se odrazí na rozdílných potravních preferencích potravy (Stein *et al.*, 1990). Reakce na sezonalitu prostředí se však napříč druhy

¹²**Poikilotermní živočichové:** živočichové s minimální schopností autotermoregulace (Britannica.com).

může lišit (Rust *et al.*, 2000; Cook *et al.*, 2011). Například druh *Solenopsis invicta* je podle studie Stein *et al.* (1990) schopen aktivně regulovat příjem živin v čase, především s ohledem na okolní teplotu. Během teplých měsíců (průměrná teplota 25,4 stupně) dělnice vyhledávaly potravu s převládajícím poměrem proteinů, zatímco během těch chladnějších (průměrná teplota 17 stupňů) vyhledávaly spíše sacharidy. Naproti tomu druh mravence *Linepithema humile* preferoval sacharidy po celou dobu sezóny (Rust *et al.*, 2000).

Sezonalita také výrazně ovlivňuje životní cyklus mravenců, a tím i přítomnost larev v hnízdě (Laskis & Tschinkel, 2009). Podle Dussurour & Simpson (2009) závisí potravní preference mravenců na přítomnosti larev v kolonii (přítomny – preference proteinů, nepřítomny – preference sacharidů).

Sezonalita prostředí samozřejmě ovlivňuje i nabídku potravy. Všeobecně se předpokládá, že mravenci preferují živiny, které jsou v daném čase a prostředí deficitní. Například společenstva tropických deštných lesů žijící v korunách stromů jsou více limitována dusíkem, než společenstva žijící v hrabance (Swift *et al.* 1979, Mattson 1980, Pimm, 1982, Vitousek, 1982). Poměr dostupnosti proteinů a sacharidů v rámci korun stromů a lesní hrabanky činí 1:40 vs. 1:10. Z tohoto důvodu by arboreální druhy měli být více limitovány dusíkem, než druhy pozemní a měli by více preferovat proteiny, což bylo několikrát na sobě potvrzeno (Wheeler & Hahn, 2002; Yanoviak & Kaspari 2000; Kaspari & Yanoviak 2001). Tento trend také pozoroval Kay (2004) v laboratorní studii, která srovnávala potravní preference osmi druhů mravenců na úrovni kolonií. Mravenci preferovali makroživinu, ke které měli omezený přístup, a byla pro ně deficitní.

2.1.12 VÝZKUM POTRAVNÍCH PREFERENCÍ

Potravními preferencemi se zabývají jak laboratorní, tak terénní studie. Výzkum v laboratoři probíhá v uměle navozených podmínkách, které jsou často standardizované (teplota, fotoperioda, vlhkost, příjem živin, demografická podobnost experimentálních kolonií, Cook *et al.*, 2011). V případě potravních experimentů je mravencům předkládána přesně definovaná strava, která je tvořena daným poměrem živin. (Dussutour & Simpson, 2008; Bathkar & Whitcomb, 1970). Hlavní výhodou tohoto přístupu je opakovatelnost experimentu za přesně stanovených a kvantifikovatelných podmínek. Což je zároveň i jeho nevýhodou, protože standardizované podmínky neodráží ty přirozené. Další nevýhodou je omezený počet studovaných kolonií a druhů.

Naproti tomu terénní výzkum probíhá za pomoci potravních návnad v přírodě lákající dělnice shánějící potravu (Kaspari & Yanoviak, 2001; Wheeler & Hahn, 2002, 2002; Bihn *et al.*, 2008). Často jsou mravencům nabízeny proteinové a sacharidové návnady. Proteinovou složku většinou tvoří konzervovaný tuňák, kočičí konzerva, nebo sardinky (AntWiki, 2020). Sacharidová složka je často tvořena medem nebo cukrem (Santamaría *et al.*, 2009; Kaspari & Yanoviak, 2001). Hlavními hosty těchto návnad jsou především omnivoři, včemž spočívá i hlavní omezení této metody. Specializované druhy mravenců (fungivoři, granivoři, specializovaní predátoři) tyto návnady většinou nenavštěvují. V těchto případech je nutné použít specializované druhy návnad (např. semena, Willot *et al.*, 2000). Nicméně omnivorní druhy tvoří dominantní část globální mravenčí diverzity (Lach *et al.*, 2010). Z tohoto důvodu se tato metoda v různých modifikacích využívá ke studiu nejen potravních preferencí, ale i ostatních vzorů mravenčího chování (potravní aktivita, kompetice, Czechowski *et al.*, 2013; Wheeler & Hahn, 2002).

Terénní studie probíhají jak v tropických, subtropických, tak i v temperátních oblastech, avšak většina z nich probíhá v tropech a subtropích. V předmětu zájmu jsou jak jednotlivé druhy, tak i celá mravenčí společenstva (Kaspari & Yanoviak 2002; Santamaría *et al.*, 2009).

Dosavadní výsledky těchto prací poukazují na fakt, že preference živin jsou mezi jednotlivými omnivorními druhy/rody značně variabilní, a to jak v tropických, tak i temperátních oblastech (Rus *et al.*, 2000; Santamaría *et al.*, 2009; Velé *et al.*, 2009; Czechowski *et al.*, 2013). Obdobný trend byl pozorován i na úrovni mravenčích společenstev (Arcila Hernández *et al.*, 2012; Peters *et al.*, 2014; Fowler *et al.*, 2014). Přesné mechanismy, které potravní preference ovlivňují, nejsou přesně známy, avšak prokazatelně významnými faktory jsou sezonalita, přítomnost larev v kolonii a limitace živin (viz kapitola 2. 1. 11, Stein *et al.*, 1990; Rust *et al.*, 2000; Wheeler & Hahn, 2002; Dussutour & Simpson, 2009).

V temperátních oblastech mají pozemní mravenčí společenstva tendenci preferovat sacharidy, oproti proteinům, a to během celé sezóny (Nosková, 2014; Fowler *et al.*, 2014). V tropech byl pozorován stejný trend u pozemních společenstev, nikoliv však u společenstev arboreálních, které preferovaly bílkoviny (Wheeler & Hahn, 2002; Yanoviak & Kaspari, 2000, 2001). Potravními nároky temperátních arboreálních společenstev se doposud zabývala jen studie Fowler *et al.* (2014), která byla provedena v temperátních lesích Spojených států. Výsledky práce ukázaly, že mravenci preferovali sacharidy oproti ostatním živinám, a to jak na zemi, keřích i v korunnách stromů. Jestli tomu je tak i v jiných oblastech, není dosud známo.

3. EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST

3.1 ÚVOD K EXPERIMENTU

Přestože jsou koruny temperátních lesů méně bohaté než je tomu v tropických oblastech, Floren (2008) ve své práci odhaduje, že 11,1 milionu hektarů německých lesů hostí až 15×10^{11} druhů organismů, což demonstruje význam temperátních lesů jako důležitých habitatů pro bezobratlé, je nutné však podotknout, že bezobratlí se soustředí především v nižších patrech lesa a lesním podrostu (Erwin, 1983; Erwin, 1982; Preisser *et al.*, 1992). Nicméně, výzkum biodiverzity v korunách stromů byl donedávna spojován především s tropickými nebo subtropickými regiony, a proto pro ně ve srovnání s temperátními regiony existuje velké množství publikovaných dat. Do tohoto fenoménu spadá i výzkum arboreálních mravenců a jejich ekologie. Zatímco na téma potravních preferencí s ohledem na sezonalitu a rozdíly mezi arboreálními a pozemními společenstvy v tropech, můžeme najít několik prací (Wheeler & Hahn, 2002; Yanoviak & Kaspari, 2000, 2001). V případě temperátu existuje jen práce jedna, a to ze Spojených států (Fowler *et al.*, 2014). Na území Paleoarktu nebyla doposud provedena práce žádná, třebaže podle Seifert (2008) minimálně 51 evropských druhů mravenců navštěvuje koruny stromů, z nichž 18 druhů je považováno za arboreální (přehled arboreálních a semiarboreálních druhů na území ČR, viz Příloha 1).

Kladl jsem si tedy za cíl (1) potvrdit stávající, případně odhalit nové druhy mravenců navštěvující koruny stromů; (2) objasnit potravní preference mravenců na lokalitách v České republice a Japonsku; (3) zjistit jestli, a případně jaké, jsou rozdíly v jejich potravním chování v podrostu ve srovnání s nižším patrem korun stromů. Předpokládám (hypotéza 1), že mravenci budou jak v korunách stromů, tak i na zemi preferovat sacharidy před proteiny a tuky (Fowler *et al.*, 2014). Dále předpokládám (hypotéza 2), že v korunách stromů budu pozorovat jak nižší druhovou bohatost, tak nižší abundanci mravenců (Seifert, 2008).

3.2 METODIKA

3.2.1 LOKALITY A OBDOBÍ SBĚRU

Výzkum byl proveden v temperátních lesích České republiky a Japonska. V Japonsku byl experiment proveden na dvou lokalitách v experimentálním lese univerzity Hokkaidó nedaleko města Tomakomai na ostrově Hokkaidó (42°43'N, 141°36'E, Příloha 4). Les je zde tvořen především primárním a sekundárním listnatým lesem v nadmořské výšce 40 – 90 m. n. m. Dominantními rody dřevin na této lokalitě jsou *Acer spp.*, *Betula spp.*, *Fraxinus spp.*, *Kalopanax spp.* a *Quercus spp.* V České republice jsem zvolil dvě lokality poblíž vesnice Lipí nedaleko Českých Budějovic (48°56'58"N, 14°21'8"E, viz Příloha 3). Jedná se o smíšené lesy v nadmořské výšce 440 – 500 m. n. m. Dominantními dřevinami na vybraných lokalitách byly *Acer spp.*, *Pinus spp.*, *Quercus spp.* a *Tilia spp.*

Období sběru probíhalo začátkem měsíce května a července v roce 2019. Průměrná teplota na těchto lokalitách činí: 9,5°C květen, 16,9°C červenec pro Japonsko; 13,3°C květen, 19,1°C červenec pro Českou republiku.

3.2.2 SBĚR VZORKŮ

Mravenci byli sbíráni z korun stromů a z lesního podrostu za pomoci potravních návnad. Ty jsem umisťoval k/na zvolené rody stromů, které podle Seifert (2008) poskytují mravencům vhodné místo pro hnízdění, nebo jsou jimi navštěvovány. Zvolenými rody byly *Quercus spp.*, *Tilia spp.*, *Acer spp.*, *Betula spp.* a *Prunus spp.* V rámci jednotlivých lokalit jsem návnady umisťoval na stromy stejného druhu. V České republice se jednalo o *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* a *Prunus avium*. V Japonsku byly vybrány stromy druhu *Acer mono*, *Betula maximowicziana*, *Quercus crispula*, *Tilia japonica* a *Prunus siuri*. Na každé z lokalit jsem náhodně zvolil a označil 8 vzrostlých jedinců od každého druhu stromu. Na každý strom jsem umístil 2 páry potravních návnad (1. pár stromová koruna, 2. pár zem). Využíval jsem dva druhy návnad (tuňák v oleji – proteiny, tuky; cukrová pasta – sacharidy). Ty byly umístěny buď na papírové podložce, nebo v gáze 20 cm od sebe (Příloha 4). Arboreální návnady jsem umístil vždy vertikálně a během práce docházelo ke střídání pozice (horní, spodní) jednotlivých druhů návnad mezi experimentálními stromy. Návnady jsem tímto způsobem rozmístil ke každému pokusnému stromu, a to na zem 1 m od kmenu nebo do střední části stromové koruny. K tomuto účelu jsem využíval silný prak a jednoduchý kladkový systém (Česká republika, Příloha 5), nebo experimentální jeřáb (Japonsko).

Experiment probíhal od 10:00 – 12:00 a to vždy jen za slunného počasí. Celkem byla provedena 1 replikace a rozmístěno bylo 640 potravních návnad (160 návnad na lokalitu*2 sezóny*2 lokality).

Při kontrole návnad jsem na každé z lokalit zaznamenal kód stromu, čas sběru a provedl odhad abundancí mravenců a zaznamenal jejich charakter (velikost, zbarvení). Sebráno bylo v ideálním případě min. 5 jedinců od každého morfodruhu, ty jsem uchoval v 95 % etanolu pro budoucí identifikaci

3.2.3 IDENTIFIKACE VZORKŮ

Pro identifikace mravenců jsem využíval střeoevropské a japonské myrmekologické klíče (Hirotsami *et al.*, 2003; Czechowski *et al.*, 2002) a fotografickou databázi AntWeb a Japanese Image Photo Database. Na identifikaci českých vzorků jsem spolupracoval s Pavlem Bezděčkou z Přírodovědného muzea v Jihlavě, který se podílel na sestavení referenční sbírky pro ČR. Referenční sbírky mravenců (ČR, JAP) jsou uloženy na Entomologickém ústavu BCAV ČR.

3.2.4 STATISTICKÁ ANALÝZA DAT

Jednorozměrné metody jsem provedl v programu R (R Core Team, 2020). Každý model jsem zhotovil zvlášť pro Japonsko a ČR. Pro všechny analýzy jsem standartně zvolil hladinu významnosti $\alpha < 0,05$.

Vliv druhu návnady (= bait; cukr vs. tuňák) pozice (v koruně vs. na zemi) sezóny (jaro vs. léto) a rodu stromu (= *Acer*, *Betula*, *Prunus*, *Quercus*, *Tilia*) na abundance mravenců jsem analyzoval pomocí zobecněného smíšeného modelu s binomiálním rozložením a nulovou inflací s využitím funkce glmmTMB (Brooks *et al.*, 2017). Při porovnání modelů s použitím poissonovského rozložením, negativně binomickým rozložením s nulovou inflací i bez ní pomocí AIC (Akaike informatik criterion; Akaike, 1998) vyšel negativně binomický model bez nulové inflace jako nejvíce parsimonní (nejmenší hodnota AIC), stejně tak při vynesení naměřených vs. predikovaných reziduálů. Použit byl tedy zobecněný smíšený model s negativně binomickou distribucí a logaritmičnou link funkcí.

Abych byl schopen odpovědět na položené badatelské otázky, bylo původním záměrem vytvořit plně interakční model s použitím všech vysvětlujících proměnných naráz. To znamená abundance v závislosti na druhu návnady, rodu stromu, pozici a sezóně a jejich interakcemi, s identitou jedince stromu jako náhodným efektem. Takový model obsahoval

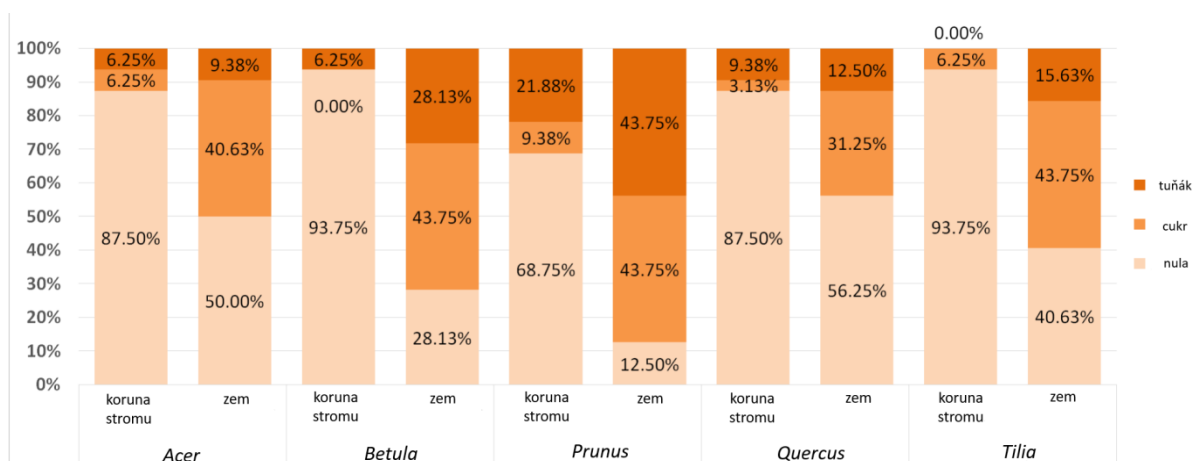
interakce až třetího řádu a došlo k problémům s tzv. „konvergenčí modelu“, což poukazovalo na možnost tzv. přefitování (= overfitted) modelu, kdy se model snaží vysvětlit více informací, než je poskytnuto v datech. Proto jsem nejprve vytvořil model se smíšenými efekty testující samostatný efekt vysvětlujících proměnných a následně rozšířil model o interakce prvního řádu. Z nich byly v souladu s pravidlem marginality postupně odstraňovány interakce prvního řádu od nejméně průkazné. Na základě průkaznosti vlivu většiny interakcí prvního řádu jsem se rozhodl přidat i interace řádu druhého, jejich vliv však průkazně nevyšel, a proto nebudou ve výsledcích zahrnuty. Výsledný model byl analyzován pomocí „Typ III Waldchi square“ testu, jenž je obdobou pro Likelihood ratio test (LRT). K vzájemnému porovnání rozdílů v rámci jednotlivých průkazných interakcí byla použita série neparametrických post hoc Tukey HSD testů.

Použité mnohorozměrné gradientové analýzy jsem provedl v programu Canoco for Windows 5.0 (TerBraak & Šmilauer 2012). Jako vstupní data byla opět použita abundance jedinců. Vysvětlující proměnné byly vybrány pomocí postupného výběru (= forward selection) v přímé gradientové analýze CCA s využitím korekce p hodnot („false discovery rate“) a zahrnutými všemi vysvětlujícími proměnnými (druh návnady, sezóna, pozice i rod stromu).

3.3 VÝSLEDKY

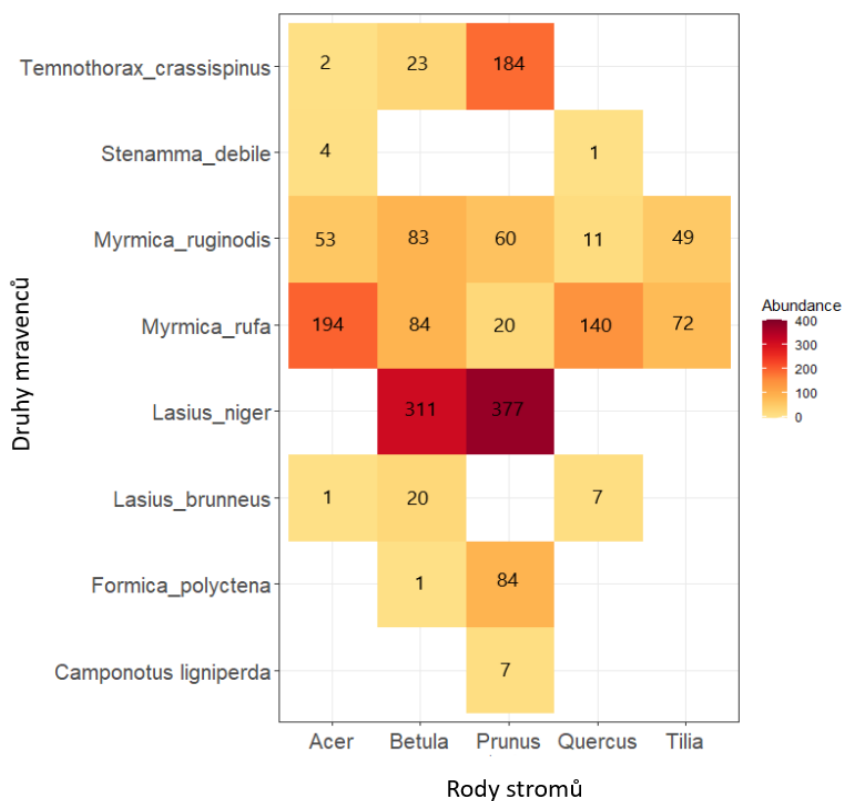
3.3.1 ČESKÁ REPUBLIKA

Mravenci navštívili 123 z 320 potravních návnad (38,44%), z toho 84% návnad bylo obsazeno na zemi v lesním podrostu a 16% ve stromové koruně (Obr. 4). Zaznamenáno bylo celkem 11 druhů mravenců ze 7 rodů o celkové abundanci 2121 jedinců (Příloha 2).

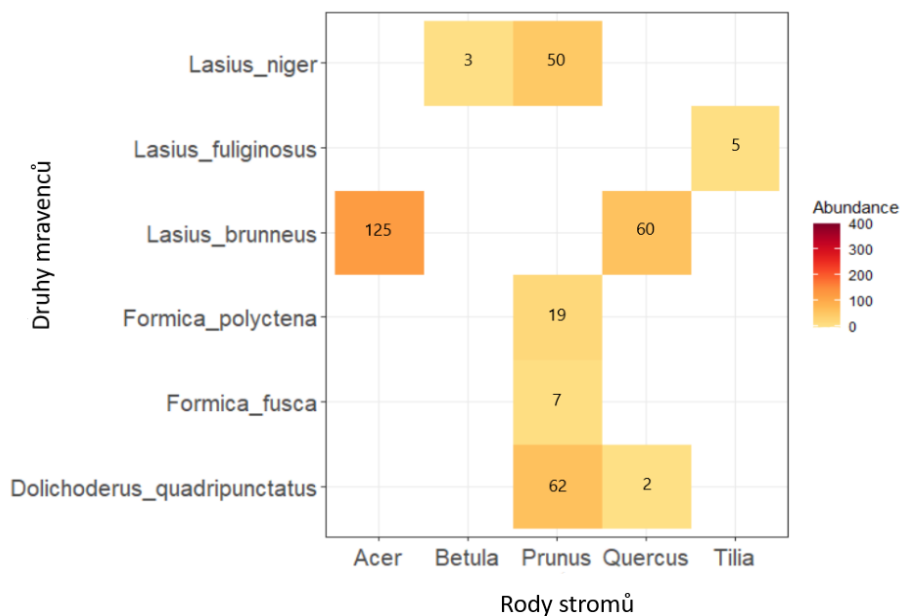


Obrázek 4: Procentuální obsazenost návnad v závislosti na pozici, rodu stromu a druhu návnady. Nejvíce mravenců bylo zaznamenáno na návnadách stromů rodu *Prunus*, *Betula* a *Tilia*.

Dominantními druhy, které tvořily přes 90% jedinců, byly *Lasius niger*, *Myrmica rufa*, *Myrmica ruginodis*, *Temnothorax crassispinus* a *Lasius brunneus*. V lesním podrostu dominoval *Lasius niger* (38%, Obr. 5), v korunách byl dominantním druhem *Lasius brunneus* (56%, Obr. 6). V stromové koruně byly přítomny jak arboreální druhy, které v korunách stromů hnízdí (*Lasius brunneus*, *Dolichoderus quadripunctatus*), tak druhy semiarboreální, které v nich hledají pouze potravu (*Lasius niger*, *Lasius fuliginosus*, *Formica polyctena*, *Formica fusca*).



Obrázek 5: Druhové složení a abundance zemních společenstev mravenců v závislosti na rodu stromu. Na zemi v lesním podrostu bylo přítomno 8 druhů mravenců ze 7 rodů o celkové abundanci 1788 jedinců. Nejpočetnějšími druhy byly: *Lasius niger*, *Myrmica rufa* a *Myrmica ruginodis*.



Obrázek 6: Druhové složení a abundance mravenců v korunách stromů v závislosti na rodu stromu. V korunách stromů bylo zaznamenáno 6 druhů mravenců z 3 rodů o celkové abundanci 333 jedinců. Dominantními druhy byly: *Lasius brunneus*, *Dolichoderus quadripunctatus* a *Lasius niger*. Mravenci byli přítomni na všech rodech experimentálních stromů, avšak nejvíce mravenců bylo pozorováno na rodu *Prunus*, *Acer* a *Quercus*.

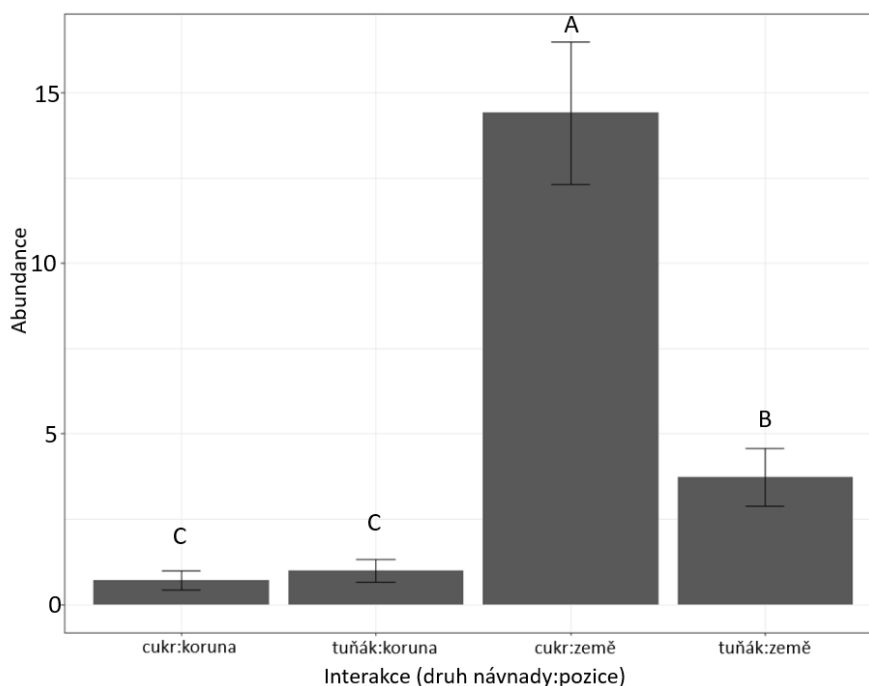
3.3.1.1 POTRAVNÍ AKTIVITA A PREFERENCE ŽIVIN

Sezóna, druh návnady a rod stromu měly signifikantní efekt na počty pozorovaných mravenců (zobecněný lineární model s negativně binomickou distribucí). Signifikantí vliv na počet mravenců měl i druh návnady v interakci s její pozicí, typ návnady v interakci s rodem stromu, typ návnady v interakci se sezónou a nakonec i rod stromu v interakci se sezónou. (Tab. 1). Nejvýraznější vliv z vysvětlujících proměnných zastupovala proměnná „pozice“. Tento průkazný rozdíl je dobře viditelný i na matici návštevnosti jednotlivých druhů stromů jednotlivými druhy mravenců (Obr. 5), kde je mnohem více druhů s vyšší abundancí zastoupeno v podrostu.

Tabulka 1: Výsledek vlivu vysvětlujících proměnných (druh návnady, pozice, sezóna, rod stromu) na potravní aktivitu mravenců. Test byl proveden pomocí zobecněného smíšeného modelu s negativně binomiálním rozložením s využitím funkce glmmTMB.

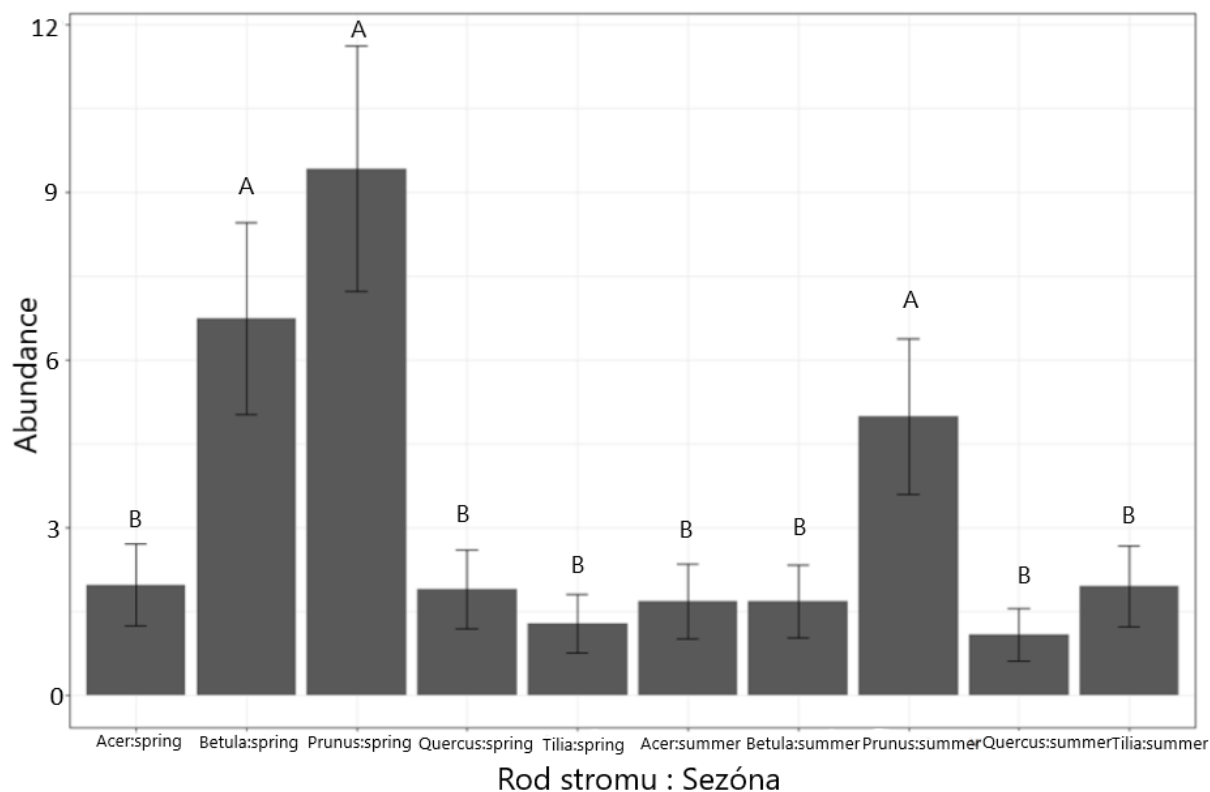
| Vysvětlují proměnné | Wald chisq | Stupně volnosti | p |
|-------------------------|------------|-----------------|---------|
| Druh návnady | 13,4845 | 1 | < 0,001 |
| Pozice | 58,6844 | 1 | < 0,001 |
| Rod stromu | 31,9978 | 4 | < 0,001 |
| Sezóna | 6,0356 | 1 | 0,014 |
| Druh návnady:pozice | 11,2139 | 1 | < 0,001 |
| Druh návnady:rod stromu | 12,6734 | 4 | 0,013 |
| Druh návnady: sezóna | 5,0499 | 1 | 0,025 |
| Rod stromu:sezóna | 10,9478 | 4 | 0,027 |

Druh návnady byl zároveň průkazný ve všech testovaných interakcích, což značí, že se preference mravenců lišily mezi pozicemi návnady, mezi druhy stromů i mezi časy v sezóně. Jednoduché porovnání odhadnutých marginálních středních hodnot jednotlivých hladin u samostatného vlivu návnady (zprůměrovaný přes pozice, rody stromů a sezónu) ukázalo marginálně neprůkazný rozdíl v abundancích mravenců ve prospěch cukru ($t_{\text{ratio}_{\text{cukr:tuňák}}} = 1,877$, $p = 0,062$). Při bližším prozkoumání tohoto trendu skrze následný Tukeyho HSD test pro interakci návnady a pozice (zprůměrovan přes rody stromů a sezónu), můžeme vidět, že průkazný rozdíl v preferencích cukru byl pouze v případě podrostu, zatímco v korunách stromů je neprůkazně preferován tuňák nad cukrem (Obr. 7).



Obrázek 7: Potravní preference mravenců v rámci korun stromů a lesního podrostu. Mravenci podle Tukey HSD testu preferovali cukr před tuňákem. Tento rozdíl byl prokázán na zemi v lesním podrostu ($t.ratio = -0,742$, $p < 0,001$), nikoliv však v korunách stromů ($t.ratio = 6,074$, $p = 0,88$).

Další jednoduchá porovnání odhadnutých marginálních středních hodnot jednotlivých hladin u samostatných vlivů proměnných ukázaly průkazně vyšší abundance mravenců (zprůměrováno přes návnadu, pozici a rod stromu) na jaře ve srovnání s létem ($t.ratio_{\text{jaro:léto}} = 2,352$, $p = 0,019$). Návnady byly také podle Tukeyho HSD testu průkazně více navštěvovány (zprůměrované přes návnadu, pozici a sezónu) u rodu *Prunus* oproti rodům *Acer* ($t.ratio_{\text{Acer:Prunus}} = -4,082$, $p < 0,001$), *Quercus* ($t.ratio_{\text{Prunus:Quercus}} = 4,819$, $p < 0,001$) a *Tilia* ($t.ratio_{\text{Prunus:Tilia}} = 4,498$, $p < 0,001$) a marginálně neprůkazně více oproti rodu *Betula* ($t.ratio_{\text{Betula:Prunus}} = -2,512$, $p = 0,091$), rozdíly mezi ostatními rody stromů nejsou průkazné. Při testování rozdílů v interakci mezi rodem stromu a druhem návnady (zprůměrováno přes pozici a sezónu) se ukázalo, že průkazné interakce spočívají v porovnávání irelevantních kombinací (např. *Tilia*:tuňák vs *Prunus*:cukr). Naproti tomu interakce pro rod stromu a dobu v sezóně (zprůměrováno přes návnadu a pozici) ukázala, že mravenci na jaře průkazně více navštěvují stromy rodů *Prunus* a *Betula* před ostatními druhy a stromy rodu *Prunus* v létě. Rozdíl v návštevnosti mezi jarem a létem vyšel průkazný pouze u rodu *Betula* ($t.ratio_{\text{Jaro:léto}} = 3,492$, $p = 0,019$; Obr. 8)



Obrázek 8: Rozdíly v abundancích mravenců na rodech stromů v interakci se sezónou (spring = jaro; summer = léto).

Přestože testované interakce druhého řádu (návnada:pozice:rod stromu a návnada:sezóna:rod stromu) byly z výsledného modelu vyjmuty, kvůli zhoršení kvality výsledného modelu otestovaného poměrovým srovnáním AIC ($dAIC = 16,4$; kde $dAIC = 0$ pro model nejvíce parsimonní). Vizualizace dat se zlogaritmovanými abundancemi ukazuje přehledněji průměrné rozdíly v návštěvovanosti jednotlivých typů návnad separátně pro rody stromů, pozice a pro rody stromů a období v sezóně (Příloha 8).

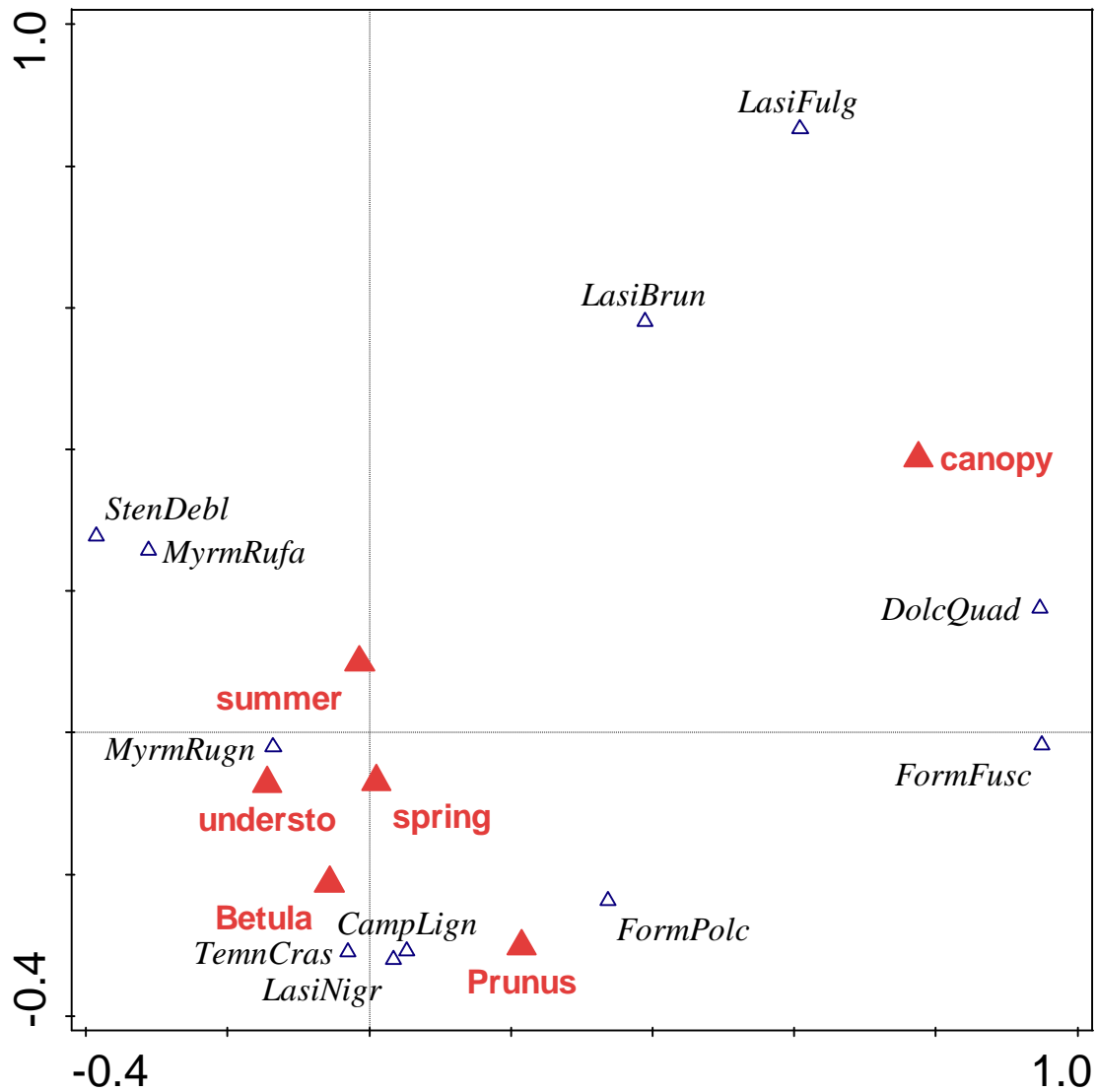
3.3.1.2 POTRAVNÍ AKTIVITA NA DRUHOVÉ ÚROVNI

Pomocí postupného výběru (= forward selection), v přímé gradientové analýze CCA, byly vybrány a promítnuty průkazné hladiny vysvětlujících proměnných (Tab. 2), ovlivňující potravní aktivitu mravenců na druhové úrovni (Obr. 9, $F = 4,5$, $p = 0,002$). Zvolené proměnné vysvětlily 21,4% celkové variability - (adjusted explained var. 16,8%). První osa vysvětlila 8,29% variability, osa druhá společně s první 16,47% variability.

Tabulka 2: Výsledek vlivu vysvětlujících proměnných (pozice, rod stromu, sezóna) na potravní aktivitu mravenců. Test byl proveden pomocí gradientové analýzy CCA.

| Vysvětlující proměnné | Vysvětleno variability (%) | Příspěvek (%) | Pseudo-F | p |
|-----------------------|----------------------------|---------------|----------|------|
| Lesní podrost | 8,1 | 37,4 | 10,6 | 0,02 |
| Koruny stromů | 8,1 | 37,4 | 10,6 | 0,02 |
| Rod <i>Prunus</i> | 5,0 | 23,4 | 6,9 | 0,02 |
| Rod <i>Betula</i> | 3,7 | 17,0 | 5,2 | 0,02 |
| Jaro | 2,4 | 11,0 | 3,4 | 0,02 |
| Léto | 2,4 | 11,0 | 3,4 | 0,02 |
| Cukr | Neprůkazné | | | |
| Tuňák | Neprůkazné | | | |
| Rod <i>Acer</i> | Neprůkazné | | | |
| Rod <i>Quercus</i> | Neprůkazné | | | |
| Rod <i>Tilia</i> | Neprůkazné | | | |

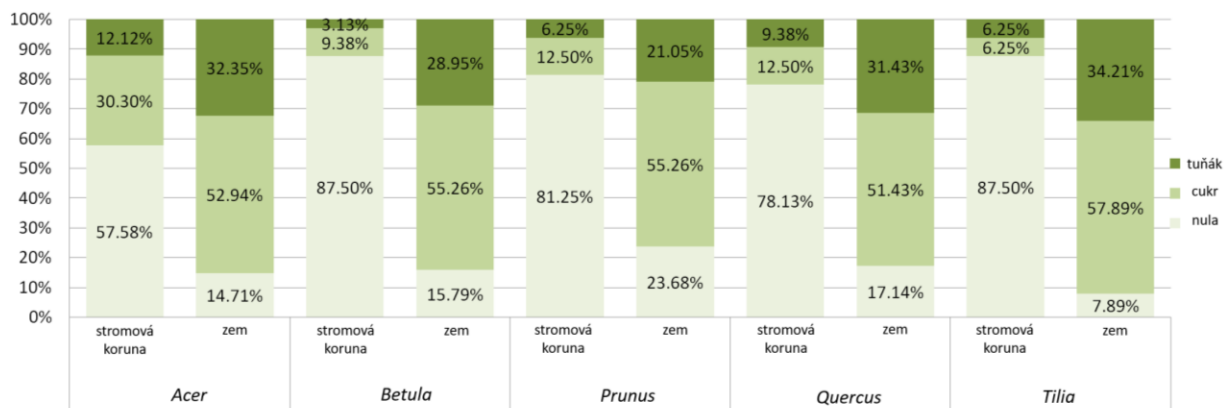
Ordinační diagram znázorňuje, podobně jako matice druhů mravenců a rodů stromů (Obr. 5, 6), že druhy mravenců se dělí na základě výskytu výskytu buď na druhy korun stromů (*Dolichoderus quadripunctatus*, *Formica fusca*, *Lasius brunneus*, *Lasius fuliginosus*) nebo na druhy lesního podrostu (*Camponotus ligniperda*, *Formica polyctena*, *Lasius niger*, *Myrmica rufa*, *Myrmica ruginodis*, *Temnothorax crassispinus*, *Stenamma debile*). Aktivita jednotlivých druhů se v sezóně lišila např. *Stenamma debile* a *Myrmica rufa* byly nalézány v hojnějších počtech v létě, zatímco *Formica polyctena* nebo *Lasius niger* ve větších počtech na jaře. Nejmenší rozdíl v druhovém složení je zobrazen pro rody stromů *Prunus* a *Betula*. V lesním podrostu tyto stromy sdílejí podobné druhové složení mravenců.



Obrázek 9: Ordinační diagram potravní aktivity mravenců na druhové úrovni ($n = 11$), vytvořený pomocí gradientové analýzy CCA. Znárodnující vliv vysvětlujících proměnných (sezóna, pozice návnady, rod stromu) na potravní aktivitu mravenců. Červené trojúhelníky znázorňují umístění hladin faktorů sezóna: spring = jaro, summer = léto; understo = podrost, canopy = koruna) prázdné trojúhelníky druhy mravenců.

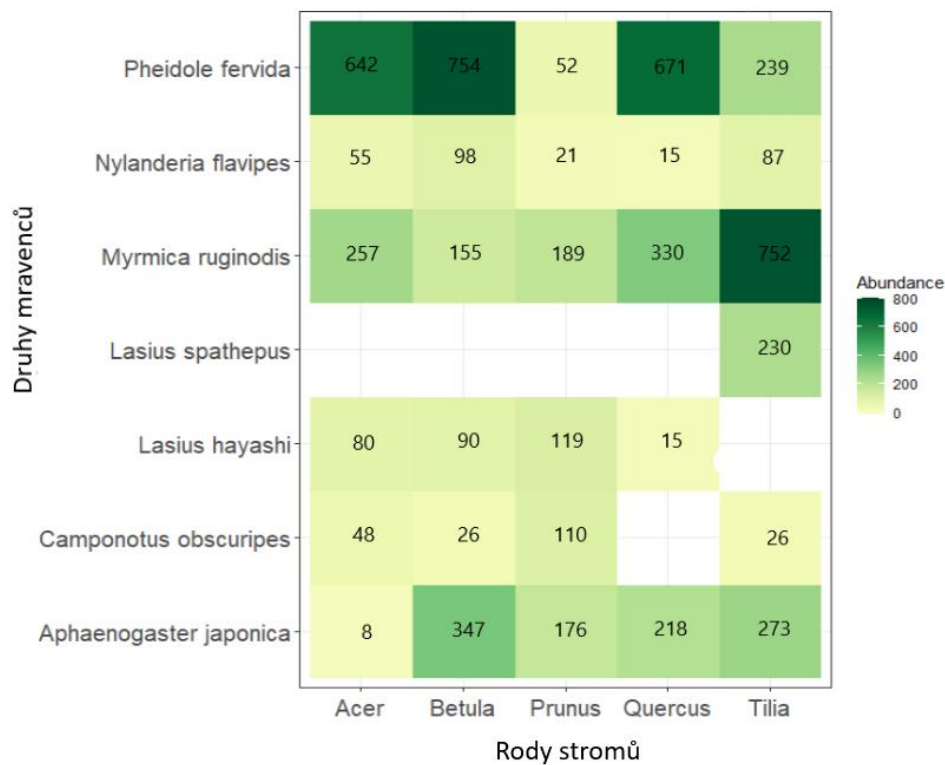
3.3.2 JAPONSKO

Mravenci navštívili 173 z 320 potravních návnad (54,06%), z toho 86% návnad bylo obsazeno na zemi v lesním podrostu a 24% ve stromové koruně (Obr. 11). Zaznamenáno bylo celkem 7 druhů mravenců z 6 rodů o celkové abundanci 6702 jedinců (Příloha 3).

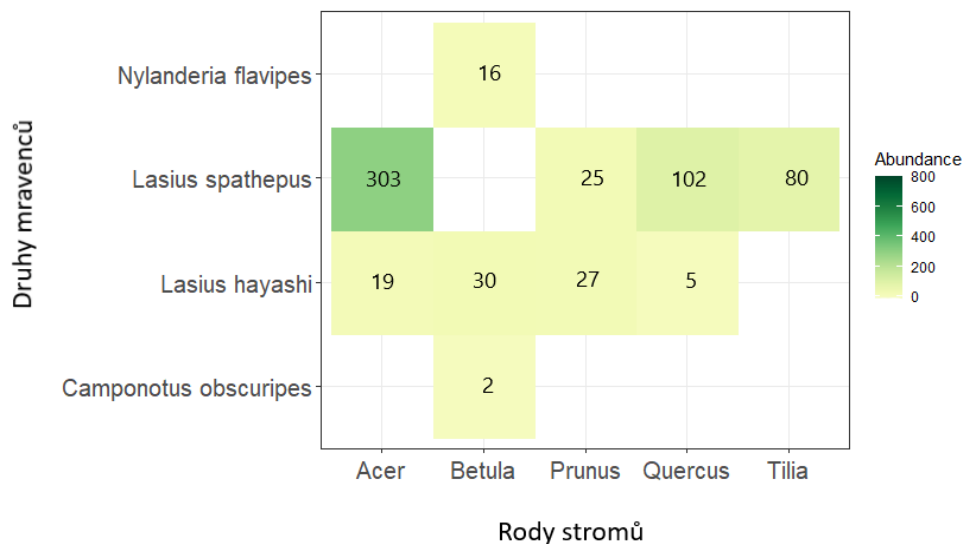


Obrázek 9: Procentuální obsazenost návnad v závislosti na pozici, druhu stromu a druhu návnad. Obsazenost návnad byla v rámci jednotlivých rodů stromů vyrovnaná. Nejvíce mravenců však bylo zaznamenáno na návnadách stromů rodu *Tilia*.

Dominantními druhy, které tvořily přes 76% jedinců, byly: *Pheidole fervida*, *Myrmica ruginodis* a *Aphaenogaster japonica*. V lesním podrostu dominoval mravenec druhu *Pheidole fervida* (39%, Obr. 10), v korunách dominoval *Lasius spathopus* (84%, Obr. 11). V stromové koruně byly přítomny jen druhy semiarboreální, tedy druhy, které hledají v korunách pouze potravu (*Camponotus obscuripes*, *Lasius spathopus*, *Lasius hayashi*, *Nylanderia flavipes*).



Obrázek 10: Druhové složení a abundance zemních společenstev mravenců v závislosti na rodu stromu. V lesním podrostu bylo přítomno 7 druhů mravenců z 6 rodů o celkové abundanci 6083 jedinců. Nejpočetnějšími druhy byly: *Pheidole fervida*, *Myrmica ruginodis*, *Aphaenogaster japonica*.



Obrázek 11: Druhové složení a abundance mravenců v korunách stromů v závislosti na rodu stromu. V korunách stromů byly zaznamenány 4 mravenců z 3 rodů o celkové abundanci 609 jedinců. Dominantními druhy byly: *Lasius spathepus* a *Lasius hayashi*. Mravenci byli přítomni na všech rodech experimentálních stromů, avšak nejvíce mravenců bylo pozorováno na stromech rodu *Acer*, *Quercus* a *Tilia*.

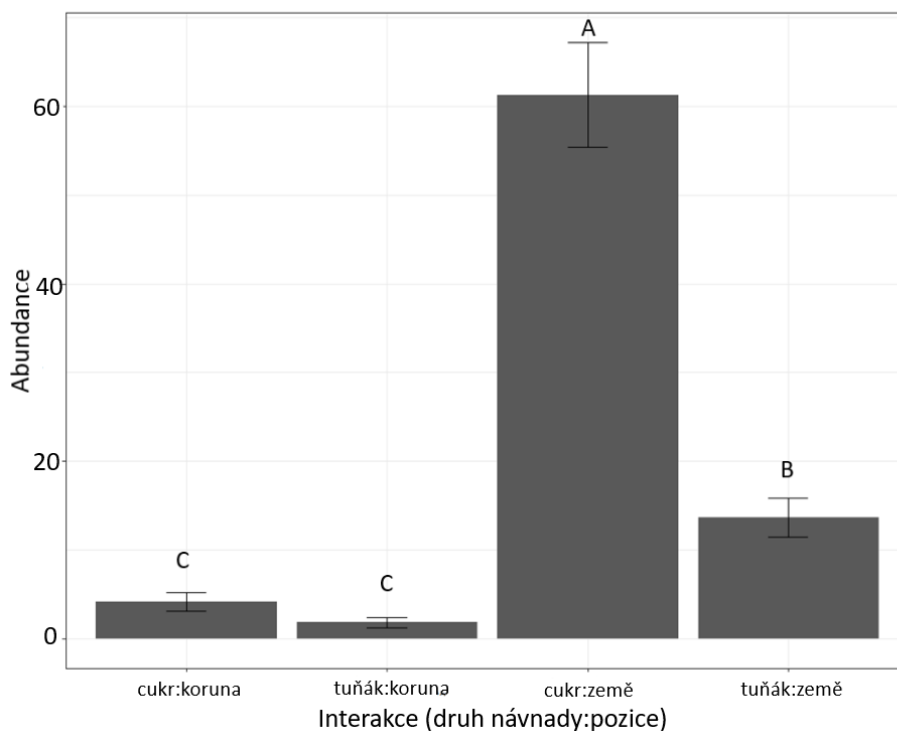
3.3.2.1 POTRAVNÍ AKTIVITA A PREFERENCE ŽIVIN

Druh návnady a rod stromu měly signifikantní efekt na počty pozorovaných mravenců (zobecněný lineární model s negativně binomickou distribucí). Samostatný efekt rodu stromu vyšel marginálně neprůkazný a vliv sezóny vyšel neprůkazný (Tab. 3). Stejně jako u ČR vyšel pro abundance japonských mravenců nejsilnější vliv pozice. Rozdíl v náštěvnosti mezi lesním podrostem a korunou stromů je opět dobře patrný i z druhových matic (Obr. 10, 11). Kromě samostatného vlivu pozice, je průkazný vliv skrze interakce s druhem návnady a rodem stromu (Tab. 3).

Tabulka 3: Výsledek vlivu vysvětlujících proměnných (druh návnady, pozice, sezóna, rod stromu) na potravní aktivitu mravenců. Test byl proveden pomocí zobecněného smíšeného modelu s negativně binomiálním rozložením s využitím funkce glmmTMB.

| Vysvětlují proměnné | Wald chisq | Stupně volnosti | p |
|---------------------|------------|-----------------|---------|
| Druh návnady | 5,27 | 1 | 0,020 |
| Pozice | 24,90 | 1 | < 0,001 |
| Rod stromu | 13,25 | 4 | 0,010 |
| Sézóna | 0,59 | 1 | 0,441 |
| Druh návnady:pozice | 3,01 | 1 | 0,083 |
| Pozice:rod stromu | 11,64 | 4 | 0,020 |

Jednoduché porovnání odhadnutých marginálních středních hodnot jednotlivých hladin u samostatného vlivu návnady (zprůměrováno přes pozici, rod stromu a sezónu) ukázalo, že mravenci signifikantně více preferovali cukry před tuňákem ($t.\text{ratio}_{\text{cukr:tuňák}} = 5,882$, $p < 0,001$). Tukeyho HSD test pro interakci pozice a druhu návnady ukázal průkazný rozdíl ve prospěch cukru v podrostu, v korunách stromů pak rovněž mírně ve prospěch cukru, avšak neprůkazně (Obr. 12).



Obrázek 12: Potravní preference mravenců v rámci korun stromů a lesním podrostem. Mravenci podle Tukey HSD testu preferovali cukr před tuňákem. Tento rozdíl byl prokázán na zemi v lesním podrostu (t.ratio = 9,074, $p = < 0,001$), nikoliv však v korunách stromů (t.ratio = 2,296, $p = 0,1$).

Podle Tukeyho HSD testu byl na hranici průkaznosti průkazný rozdíl v návštěvnosti mravenců (zprůměrované přes návnadu, pozici a sezónu) pouze mezi rodem *Acer* a *Prunus* (t.ratio = 2,785, $p = 0,045$). Při testování rozdílů v interakci mezi rodem stromu a dobou sezóny (zprůměrováno přes pozici a druh návnady) se ukázalo, že průkazné interakce spočívají v porovnávání irelevantních kombinací (např. *Tilia*:jaro vs *Prunus*:léto). Přestože testované interakce druhého řádu (návnada:pozice:rod stromu a návnada:sezóna:rod stromu) byly, stejně jako u výsledku z ČR, z výsledného modelu vyjmuty, kvůli zhoršení kvality výsledného modelu otestovaného poměrovým srovnáním AIC (dAIC = 8,8; kde dAIC = 0 pro model nejvíce parsimonní), vizualizace dat se zlogaritmovanými abundancemi znázorňuje přehledněji průměrné rozdíly v návštěvovanosti jednotlivých typů návnad separátně pro rody stromů a pozice a pro rody stromů a čas v sezóně (Příloha 9).

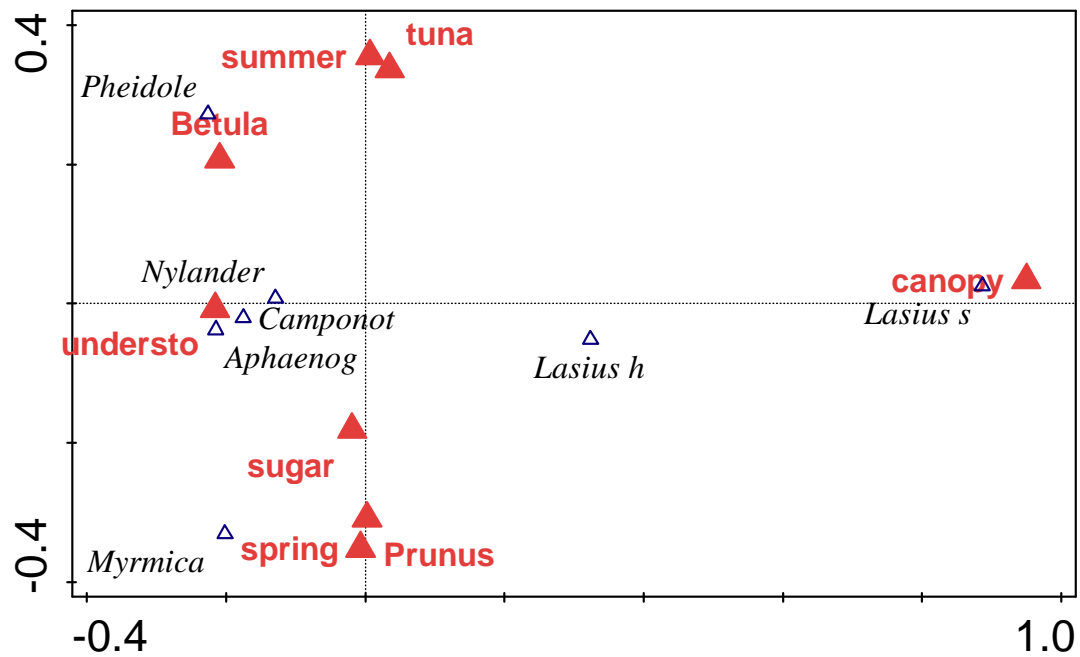
3.3.2.2 POTRAVNÍ AKTIVITA NA DRUHOVÉ ÚROVNI

Pomocí postupného výběru (=forward selection), v přímé gradientové analýze CCA, byly vybrány proměnné (Tab. 4), které prokazatelně ovlivňují potravní aktivitu mravenců na druhové úrovni (Obr. 13, $F = 4,5$, $p = 0,002$). Zvolené proměnné vysvětlily 19,8% celkové variability - (adjusted explained var. 18, 3%). První osa vysvětlila 13,45% variability, osa druhá společně s první 19,01% variability.

Tabulka 4: Výsledek vlivu vysvětlujících proměnných (pozice, rod stromu, sezóna) na potravní aktivitu mravenců. Test byl proveden pomocí gradientové analýzy CCA.

| Vysvětlující proměnné | Vysvětleno variability (%) | Příspěvek (%) | Pseudo-F | p |
|-----------------------|----------------------------|---------------|----------|-------|
| Lesní podrost | 13,6 | 64,7 | 25,7 | 0,002 |
| Koruny stromů | 13,6 | 64,7 | 25,7 | 0,002 |
| Jaro | 2,3 | 10,7 | 4,4 | 0,002 |
| Léto | 2,3 | 10,7 | 4,4 | 0,002 |
| Rod <i>Prunus</i> | 1,5 | 7,2 | 3,0 | 0,008 |
| Rod <i>Betula</i> | 1,2 | 5,9 | 2,5 | 0,024 |
| Tuňák | 1,2 | 5,5 | 2,3 | 0,044 |
| Cukr | 1,2 | 5,5 | 2,3 | 0,058 |
| Rod <i>Acer</i> | Neprůkazné | | | |
| Rod <i>Quercus</i> | Neprůkazné | | | |
| Rod <i>Tilia</i> | Neprůkazné | | | |

Ordinační diagram znázorňující, podobně jako matice druhů mravenců a rodů stromů (Obr. 10, 11), že pozorované druhy nejsou tolik specifické ve smyslu pozice (koruna stromu/lesní podrost). Jediným druhem vyskytujícím se spíše v korunách stromů byl *Lasius spathepus*. Druh s vyrovnaným výskytem mezi korunami a podrostem byl *Lasius hyashi*. Aktivita druhů mravenců byla konzistentní napříč sezónou, nicméně *Pheidole fervida* se vyskytovala v hojnějších počtech v létě a *Myrmica ruginodis* naopak na jaře. Stejný trend jako u sezóny se objevuje i v případě rodů stromů s průkazným vlivem (*Betula* vs *Prunus*). Mravenec *Pheidole fervida* byl zároveň také druhem, který vykazoval největší preferenci pro tuňáka oproti ostatním druhům ze společenstva lesního podrostu (Obr. 13).



Obrázek 13: Ordinační diagram potravní aktivity mravenců na druhové úrovni ($n = 7$), vytvořený pomocí gradientové analýzy CCA. Znárodnující vliv vysvětlujících promenných (sezóna, pozice, rod stromu) na potravní aktivitu mravenců. Červené trojúhelníky znázorňují umístění hladin faktorů, prázdné trojúhelníky druhy mravenců.

3.4 DISKUZE

3.4.1 ČESKÁ REPUBLIKA

Na dvou lokalitách v České republice jsem v lesním podrostu a korunách stromů zaznamenal 11 druhů mravenců, což představuje zhruba 6 % středoevropské myrmekofauny. Druhy v rámci korun stromů a lesního podrostu vykazovaly rovnoměrné rozdělení z hlediska druhové bohatosti. Z celkového počtu jsem pozoroval 6 druhů mravenců v korunách stromů a 7 druhů mravenců v lesním podrostu. Mým cílem bylo odhalit případné nové arboreální druhy, což se mi bohužel nepodařilo. Můj výzkum nezaznamenal ve srovnání s dosavadními pracemi, které se zabývaly touto problematikou na území Evropy, žádné nové druhy arboreálních a semiarboreálních mravenců (Seifert, 2008; Floren, 2014).

Na rozdíl od druhové bohatosti, která byla mezi pozicemi návnady vyvážená, jsem pozoroval, že počet jedinců na návnadách byl v korunách stromů zhruba 5x nižší než v lesním podrostu. Mé výsledky tak podporují dříve publikovanou práci, která dokazuje, že celková biomasa mravenců je v korunách stromů temperátních lesů mnohonásobně nižší ve srovnání s lesním podrostem (Seifert, 2008). Celkově jsou tedy mé výsledky v souladu s 2. hypotézou pouze částečně, protože jsme v korunách stromů pozoroval pouze nižší abundanci, ale nikoli nižší druhovou bohatost.

Dále jsem prokázal signifikantní vliv rodu stromu na abundanci mravenců. Průkazně vyšší návštěvnost jsem zaznamenal u stromů rodu *Prunus* a *Betula*. Tento výsledek opět podporuje práci Seifert (2008), která ukazuje, že druhová/ rodová identita stromu má vliv na abundanci mravenců v korunách stromů. Problémem mé práce s ohledem na tuto otázku je, že v rámci obecné analýzy byly využity souhrnné výsledky jak z korun stromů, tak z lesního podrostu. Bohužel, pro analýzu korun stromů nemám dostatek dat z důvodu nízké návštěvnosti návnad. Mé výsledky jsou tak ovlivněny především vysokým počtem mravenců na zemi u experimentálních stromů. Rozdíl v abundancích mravenců u jednotlivých rodů stromů je tak pravděpodobně způsoben vyšší heterogenitou prostředí mezi dvěma lokalitami, než identitou stromu. (lokalita č. 1: smíšený les – *Acer*, *Tilia*, *Quercus*; lokalita č. 2: stromy rodu *Betula* – okraj lesa, stromy rodu *Prunus* – starý třešnový sad naokraji lesa). Tento závěr by podporoval i můj neprůkazný výsledek z experimentálního lesa Tomakomai, kde je mnohem menší heterogenita prostředí. V Tomakomai byly zvolené rody stromů rozmístěny více méně rovnoměrně na dvou lokalitách v rámci jednoho lesa. Z hlediska hrubých dat však bylo rozložení mravenců v České republice v rámci korun stromů nerovnoměrné. Nejvíce

mravenců jsem pozoroval na stromech rodu *Prunus*, *Acer* a *Quercus*. Na stromech rodu *Prunus* jsem zaznamenal jak druhy semiarboreální, které v korunách hledají pouze potravu (*Formica fusca*, *Formica polyctena*, *Lasius niger*), tak i jeden druh arboreální, který v korunách hnízdil (*Dolichoderus quadripunctatus*). Vyšší počet jedinců a množství semiarboreálních mravenců na tomto rodu stromu, by mohl být způsoben přítomností mimokvětních nektárií (EFN), která jsou důkazem koevoluce rostlin a mravenců (např. Tilman, 1978) – u rostlin je známo více než 3940 druhů s EFN, z nichž nejvýznamnější počet zástupců je právě z čeledi Rosaceae (59% ze všech druhů rostlin s EFN), kam rod *Prunus* patří (Weber & Keeler, 2013). Na stromech rodu *Quercus* a *Acer* jsem zaznamenal pouze druhy arboreální (*Dolichoderus quadripunctatus*, *Lasius brunneus*). Arboreální mravenci podle Seifert (2008) preferují z hlediska hnízdění určité druhy stromů, mezi takové patří i stromy rodu *Quercus* a *Acer*. Přesné faktory, které ovlivňují výběr hnízdního stromu u arboreálních mravenců však nejsou v závislosti na jednotlivých druzích/rodech stromů dobře známi. Jedním z těchto faktorů jsou zřejmě vhodná místa k hnízdění (dutiny, tlející dřevo). Arboreální druhy mravenců preferují především měkké, odumřelé dřevo, které je snadno penetrovatelné. Právě tento faktor je pro mravence při výběru stromu limitující (Seifert, 2008).

Dále jsem zaznamenal signifikantně vyšší potravní aktivitu mravenců na jaře než v létě. Můj výsledek je tak v rozporu s výsledky jiné bakalářské práce, dříve zpracované na podobné téma, podle které se potravní aktivita mravenců na našem území v rámci sezóny neliší (Nosková, 2014). Nicméně, má vlastní data z Tomakomai se shodují spíše s výsledky Noskové (2014), než s mými vlastními daty z České republiky. V Tomakomai jsem žádný rozdíl v potravním chování mravenců během sezóny nezaznamenal. Nicméně v rámci mé práce byla provedena pouze jedna replikace (jaro, léto). Pro objektivní porovnání potravní aktivity mravenčích společenstev v rámci sezóny tedy nemám dostatek replikací během jednotlivých měsíců.

Návnada měla průkazný vliv na potravní aktivitu mravenců. Mravenci preferovali více sacharidy (cukrová pasta) než proteiny a tuky (tuňák). Můj výsledek se shoduje s výsledky předešlých prací (Nosková, 2014; Fowler 2014). V těchto publikacích bylo prokázáno, že temperátní společenstva mravenců preferují sacharidy, před ostatními makroživinami. Jedním z hlavních faktorů, který u mravenců údajně řídí preferenci živin, je jejich limitace. Podle Kaspari *et al.*, 2008 poměr abundance mravenců na potravních návnadách přímo vypovídá o limitaci dané živiny v prostředí (čím je živina méně dostupná, tím víc je preferovaná). Tuto teorii nezávisle na sobě potvrdilo několik prací z tropických oblastí (Wheeler & Hahn, 2002;

Yanoviak & Kaspari 2000). V temperátu se tedy jeví sacharidy, jako limitující živina. Dále byla prokázána interakce mezi druhem návnady a sezónou. Na jaře mravenci vykazovali vyváženou preferenci živin, avšak v létě preferovali více sacharidy. Tento výsledek by mohl přímo souviset s reprodukčním stádiem hnízda. Sezonalita výrazně ovlivňuje životní cyklus mravenců, a tím i přítomnost larev v hnízdě (Laskis & Tschinkel, 2009), což má signifikantní efekt na preferenci živin celé kolonie (přítomny – preference proteinů, nepřítomny – preference sacharidů, Dussurour & Simpson, 2009). Při porovnání potravních preferencí mezi lesním podrostem a korunami stromů jsem dále prokázal signifikantní rozdíl v preferenci živin u zemních společenstev, která prokazatelně více preferovala sacharidy, a to během celé sezóny (Příloha 8). V korunách stromů jsem tento rozdíl neprokázal, což bylo pravděpodobně zapříčiněno nízkou návštěvností návnad. Mé výsledky jsou tak v souladu s 1. hypotézou pouze částečně, kvůli neprůkaznému rozdílu v preferenci živin v korunách. Při kontrole hrubých dat jsem však pozoroval tendenci společenstev korun stromů upřednostňovat proteiny a tuky před sacharidy. Již dříve bylo popsáno, že temperátní druhy mravenců preferují sacharidy před ostatními živinami, a to jak v lesním podrostu, tak i v korunách stromů (Fowler, 2014). Mé výsledky naznačují, že tato problematika nemusí být takto jednoznačná a je zřejmě silně ovlivněna mezidruhovou variabilitou v preferenci živin. Dle hrubých dat mravenci druhu *Myrmica rufa* i *Myrmica ruginodis* preferovali sacharidy před proteiny (6:1), dalším druhem, který preferoval sacharidy, byl *Dolichoderus quadripunctatus* (9:1). Mravenci preferující proteiny byli *Temnothorax crassispinus* a *Lasius brunneus* (4:1, 3:1). Vyvážený příjem živin měl z pozorovaných druhů pouze *Lasius niger* (1:1). Z dat je tedy patrné, že potravní preference temperátních mravenců v České republice jsou na úrovni druhů značně variabilní. Na návnadách v korunách stromů byl nejpočetnějším druhem *Lasius brunneus*, v lesním podrostu *Lasius niger* a mravenci rodu *Myrmica*. Preference mravenců tak byla pravděpodobně ovlivněna vlivem dominantních druhů a v případě korun stromů i malým počtem pozorování. Pro přesnější analýzu a interpretaci potravních preferencí je tedy do budoucna nutné zvýšit počet pozorování (počet experimentálních stromů, replikací, lokalit).

3.4.2 JAPONSKO, OSTROV HOKKAIDÓ

Na dvou lokalitách v experimentálním lese Tomakomai jsem v lesním podrostu a korunách stromů zaznamenal 7 druhů mravenců, což představuje zhruba 9 % myrmekofauny ostrova Hokkaidó. Z celkového počtu jsem pozoroval 4 druhy mravenců v korunách stromů a 7 druhů mravenců v lesním podrostu. V této oblasti nebyla doposud vypracována žádná práce, která by se zabývala mravenci v korunách stromů. Z tohoto důvodu jsem zaznamenané druhy mravenců porovnával s výsledky z oblasti Joyama Park z ostrova Honšú (Harada, 2011). Jako jediným novým druhem se jevil *Lasius spathepus*, který tvořil přes 80 % z celkového počtu pozorovaných jedinců. Tento druh nebyl v korunách stromů zřejmě doposud zaznamenán (Hirokami, 2003; Harada, 2011).

V rámci této práce jsem prokázal signifikantní efekt pozice návnady na abundanci mravenců. Počet jedinců na návnadách byl v korunách stromů zhruba 9x nižší, než v lesním podrostu. I v tomto případě jsem potvrdil, že biomasa mravenců v korunách stromů temperátních lesů je mnohonásobně nižší ve srovnání s lesním podrostem (Seifert, 2008). Výsledky jsou tedy v souladu s mojí 2. hypotézou. V korunách stromů jsem pozoroval nižší druhovou bohatost i abundanci mravenců.

I přesto, že jsem neprokázal signifikantní vliv rodu stromu na abundanci mravenců, bylo rozložení mravenců z hlediska hrubých dat v rámci korun stromů nerovnoměrné. V porovnání s výsledky z České republiky jsem pozoroval na lokalitě nižší abundanci u rodu *Prunus* ve srovnání s většinou ostatních stromů (*Acer*, *Betula*, *Quercus*). Preference stromu z hlediska lovu/ sběru potravy tak byla u semiarboreálních druhů pravděpodobně ovlivněna více faktory, než jen přítomností mimokvětních nektarů.

Stejně jako v České republice jsem i pro Japonsko prokázal signifikantní efekt návnady na potravní aktivitu mravenců. Mravenci prokazatelně více preferovali sacharidy (cukrová pasta) před proteiny a tuky (tuňák). Mé výsledky tak prokázaly obdobný trend jako práce předešlé, které na toto téma byly zpracovány (Nosková, 2014; Fowler, 2014). Při porovnání potravních preferencí mezi lesním podrostem a korunami stromů jsem prokázal signifikantní rozdíl v preferenci živin u zemních společenstev mravenců, která prokazatelně více preferovala sacharidy, a to u všech rodů stromů během celé sezóny (Příloha 9). Mé výsledky jsou však v souladu s mou 1. hypotézou pouze částečně, protože z důvodu malého množství pozorování jsem v korunách stromů tento rozdíl neprokázal. Na rozdíl od předchozí lokality jsem v korunách stromů z hlediska hrubých dat pozoroval preferenci sacharidů před proteiny a tuky. Toto pozorování se shoduje s výsledky studie ze Spojených států (Fowler, 2014),

avšak i v tomto případě byla preference mravenčích společenstev v korunách stromů ovlivněna vlivem dominantního druhu mravence *Lasius spathopus* a malým počtem pozorování. Při kontrole hrubých dat všechny druhy mravenců preferovaly sacharidy před proteiny a tuky např: *Aphaenogaster japonica* (9:1), *Camponotus obscuripes* (8:1), *Myrmica ruginodis* (79:1), *Pheidole fervida* (3:1). Ve srovnání s Českou republikou jsem tedy variabilitu potravních preferencí na úrovni druhu nepozoroval.

3.5 ZÁVĚR

Práce shrnuje výsledky studia potravních preferencí mravenců v lesním podrostu a korunách stromů v temperátních lesích na území České republiky a Japonska (Hokkaidó, Tomakomai).

Studie potvrdila stávající druhy arboreálních a semiarboreálních mravenců na výše uvedených lokalitách. Na ostrově Hokkaidó byl v korunách stromů pravděpodobně poprvé zaznamenán druh mravence *Lasius spathopus*, který tvořil až 80% celkové abundance. Celková biomasa mravenců v korunách stromů byla na obou lokalitách prokazatelně nižší ve srovnání s lesním podrostem. V České republice byla pozorována vyšší potravní aktivita mravenců na jaře než v létě. V rámci obou lokalit měla návnada vliv na potravní aktivitu mravenců. Mravenci preferovali více sacharidy (cukrová pasta) než proteiny a tuky (tuňák). Dále byla na našem území prokázána interakce mezi druhem návnady a sezónou. Na jaře mravenci vykazovali vyváženou preferenci živin, avšak v létě preferovali sacharidy.

První hypotéza, že mravenci budou preferovat v korunách stromů i v lesním podrostu sacharidy před proteiny a tuky nebyla potvrzena ani na jedné z lokalit, z důvodu neprůkazného rozdílu v preferenci živin v korunách. Druhá hypotéza, že v korunách stromů budou pozorovat jak nižší druhovou bohatost, tak nižší abundanci mravenců byla splněna pouze na území Japonska. V České republice byla splněna pouze částečně, a to z důvodu pozorování nižší abundance, nikoliv však druhové bohatosti.

Práce přispěla k lepší znalosti potravních preferencí mravenců v temperátních oblastí, a to především v korunách stromů, pro které doposud není dostatek publikací. Avšak díky nízké návštěvnosti mravenců na návnadách v korunách stromů a vysoké variabilitě potravních preferencí na úrovni druhu v České republice je do budoucna nutné zvýšit počet pozorování (počet experimentálních stromů, replikací, lokalit)

4. LITERATURA

AKAIKE, H. (1998). A Bayesian analysis of the minimum AIC procedure. In Selected Papers of Hirotugu Akaike. Springer New York. 275–280.

ANDERSON, A. N. Parallels between ants and plants: implications for community ecology. In C. R. Huxley and D. F. Cutler, eds. Ant-plant interactions, Oxford: Oxford University Press. 1991.

ANDERSON, A. N., MORRISON, S. C. (1998) Myrmecochory in Australia's seasonal tropics: effects of disturbance on distance dispersal. Australian Journal of Ecology. 23, 483–91.

ARCILA HERNÁNDEZ, L. M., TODD, E. V., MILLER, G. A. FREDERICKSON, M. E. (2012) Salt intake in Amazonian ants: too much of a good thing? Insectes Sociaux. 59, 425432.

AYERE, G. L. (1967) The relationships between food and digestive enzymes in five species of ants (Hymenoptera: Formicidae). Canadian Entomologist. 99, 408–11.

BATHKAR, A. P., WHITCOMB, W. H. (1970) Artificial diet for rearing various species of ants. Florida Entomologist. 53, 229–232.

BEATTIE, A. J., HUGHES, L. In Ant-plant interactions. HERRERA, C. M a O. PELLMYR. Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Malden, MA: Blackwell Science, 2002.

BECK, L. (1971) Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenswaldes. Amazoniana. 3, 69–132.

BERG, R. Y. (1975) Myrmecochorous plants in Australia and their dispersal by ants. Australian Journal of Ecology. 23, 475–508.

BERNSTEIN, R. A. (1974) Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. Am. Natural. 108, 490–498.

BEZDĚČEK, P., BEZDĚČKOVÁ, K.. Mravenci ve sbírkách českých, moravských a slezkých muzeí. Jihlava: Muzeum Vysočina. 2011.

BIHN, J. H., VARHAAGH, M., BRANDL, R. (2008) Ecological Stoichiometry along a Gradient of Forest Succession: Bait Preferences of Litter Ants. *Biotropica*. 40, 597–599.

BISHOP T. R. *et al.* (2017) Coping with the cold: minimum temperatures and thermal tolerances dominate the ecology of mountain ants. *Ecol. Entomol.* 42, 105–114.

BOEVE, J. L., WACKERS, F. L. (2003) Gustatory perception and metabolic utilization of sugars by *Myrmica rubra* ant workers. *Oecologia*. 136, 508–14.

BOLTON, B. (1995) A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*. 29, 1037–1056.

BOLTON, B. (2003) Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*. 71, 1–370.

BOLTON, B. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Cambridge, MA: Harvard University Press. 1994.

BOND, W. J., SLINGSBY, P. (1984) Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. *Ecology*. 65, 1031–7.

BOUGRINE, S. *et al.* (2014) Ant System with Acoustic Communication. *International Journal of Computer, Information Science and Engineering*. 8, 29–33.

BROOKS. B. (2017) GlmmTMB balances speed and flexibility among packals for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal*. 9, 378–400.

BROWN, W. L. A Comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. 1973.

BRUHL, C. A., MOHAMED, M., LINSENMAYER, K. E. (1999) Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forest on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*. 15, 265–7.

BUCKLEY, R. C. Ant-plant interactions: a world review. In R. C. Buckley, ed. *Ant-plant Interactions in Australia*. The Hague: W. Junk. 1982.

BUCKLEY, R. C., GULLAN, P. (1991) More aggressive ant species (Hymenoptera: Formicidae) provide better protection for soft scales and mealybugs (Homoptera: Coccidae, Pseudococcidae). *Biotropica*. 23, 282–6.

BUCHINGER, A. (2009) Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*. 12, 219–235.

CAMACHO, L. F. (2019) AVILÉS, L. Decreasing Predator Density and Activity Explains Declining Predation of Insect Prey along Elevational Gradients. *The American Naturalist*. 194, 334-343.

CASSILL, D. L., TSCHINKEL, W. R. (1999) Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Behavior*. 12, 307–328.

CERDÁ, X., DEJEÁN, A. Predation by ants on arthropods and other animals. In book: *Predation in the Hymenoptera: An Evolutionary Perspective*. India: TransWorld Research Network. 2011.

COGNI, R., OLIVEIRA, P. S. (2004) Recruitment Behavior During Foraging in the Neotropical Ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae: Ponerinae): Does the Type of Food Matter? *Insect Behav.* 17, 443–458.

COOK S. C. *et al.* (2011) Seasonality Directs Contrasting Food Collection Behavior and Nutrient Regulation Strategies in Ants. *PLoS One*. 6, e25407.

COOK, S. C., BEHMER, S. T. (2010) Macronutrient regulation in the tropical terrestrial ant *Ectatomma ruidum* (Formicidae): A field study in Costa Rica. *Biotropica*. 42, 135–139.

CURRIE, C. R. (2001) A community of ants, fungi, and bacteria: a multilateral approach to studying symbiosis. *Annual Review of Microbiology*. 55, 357–80.

CURRIE, C. R. *et al.* (2006) Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants. *Science*. 311, 81–3.

CUSHMAN, J. H., WHITHAM, T. G. (1989) Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density dependent effects. *Ecology*. 70, 1040–7.

CZECHOWSKI, W., MARKO, B. RADCHENKO, A., SLIPINSKI, P. (2013) Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species. *European Journal of Entomology*. 110, 327–337.

CZECHOWSKI, W., RADCHENKO, W., CZECHOWSKA, A. The ants of Poland. Warszawa: Museum and Institute of Zoology PAS, 2002.

DALY-SCHVEITZER, S., BEUGNON, G., LACHAUD, J. P. (2007) Prey weight and overwhelming difficulty impact the choice of retrieval strategy in the neotropical ant *Gnamptogenys sulcata*. *Insectes Sociaux*. 54, 319–328.

DANIELS, H., GOTTSBERGER, G., FIEDLER, K. (2005) Nutrient composition of larval nectar secretions from three species of yrmecophylous butterflies. *J. Chem. Ecol.* 31, 2805–2821.

DAVIDSON, D. W., COOK, S. C., SNELLING R. R., CHUA, T. H. (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*. 300, 969–972.

DEJEAN, A., SCHATZ, B., KENNE, M. (1999) How a group foraging Myrmicine ant overhelms large prey items (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 34, 407–418.

DEL-CLARO, K., OLIVEIRA, P. S. (2000) Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia*. 124, 156–65.

DIAL, R. J. *et al.* (2006) Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. *Biotropica*. 38, 643–652.

DIAL, R. J., ELLWOOD, M. D. F., TURNER, E. C., FOSTER, W. A. (2006) Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. *Biotropica*. 38, 643–652.

DUNCAN, E. J., RATNIEKS, F. L. W. (2006) Communication in ants. *Current Biology*. 6, R570–4.

DUSSUTOUR, A., SIMPSON, S. J. Ant workers die young and colonies collapse when fed a high-protein diet. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. 279, 2402–2408.

DUSSUTOUR, A., SIMPSON, S. J. Communal Nutrition in Ants. *Current Biology*. 2009. 19, 740–744.

EISNER, T., HAPP, G. (1962) The infrabuccal pocket of a formicine ant a social filtration device. *Psyche*. 69, 107–116.

ERWIN, T., L. (1982) Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bull.* 36, 74–75.

ERWIN, T., L. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal Fogging. (1983) *Tropical rain forest: ecology and management*. 2, 74–75.

FERNÁNDEZ, F., SENDOYA, S. (2004) List of Neotropical ants (Hymenoptera: Formicidae). *Biota Colombiana*. 5, 3 – 93

FIEDLER, H. *et al.* (2007) Nutritional upgrading for omnivorous carpenter ants by the endosymbiont *Blochmannia*. *BMC Biology*. 5, 5–48.

FISHER, B. L. (1996) Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Naturelle Integrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana Zoology*. 85, 93–105.

FISHER, B. L. (1998) Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Special d'AnjanaharibeSud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana Zoology*. 90, 39–67.

FISHER, B. L. *Ants (Formicidae: Hymenoptera)*. S. M. Goodman and J. P. Benstead, eds. *The Natural History of Madagascar*: University of Chicago Press. 2003.

FISHER, R. C. *et al.* (2008) Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. *Oecologia*. 155, 539–47.

FITTKAU, E. J., KLINGE, H. (1973) On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*. 5, 2–14.

FLOREN, A., BIUN, A., LINSENMAIR, E. K. (2002) Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia*. 131, 137–144.

FLOREN, A., SCHMIDL, J. *Canopy Arthropod Research in Europe*. Nuremberg, Germany: Bioform Entomology. 2008.

FOKUHL, G., HEINZE, J., POSCHLOD, P. (2007) Colony growth in *Myrmica rubra* with supplementation of myrmecochorous seeds. *Ecological Research*. 22, 845–7.

FOWLER, D. *et al.* (2014) Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities. *Journal of Animal Ecology*. 83, 943–952.

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

FROUZ, J., SANTRUCKOVA, H., KALCIK, J. (1997) The effect of wood ants (*Formica polyctena* Foerst.) on the transformation of phosphorus in a spruce plantation. *Pedobiologia*. 41, 437–447.

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

- GORDON, D. M. (1996) The organization of work in social insect colonies. *Nature*. 380, 121–4.
- GOTTWALD, W. H. *Army Ants*. United States: NCROL. 1995.
- GOVE, A. D., DUNN, R. R., MAJER, J. D. (2007) A keystone ant species promotes seed dispersal in a “diffuse” mutualism. *Oecologia*. 153, 687–97.
- GRIMALDI, D., AGOSTI, D. A formicine in New Jersey cretaceous amber (Hymenoptera: formicidae) and early evolution of ants. (2000) *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 97, 13678–13683.
- HAHN, M., MASCHWITZ, U. (1985) Foraging strategies and recruitment in the European harvest ant *Messor rufitarsis*. *Oecologia*. 68, 45–51.
- HALKIN, S. L. (2003) Foraging behavior of ants, or picnics: an ant's-eye view. *Exploring animal behavior in laboratory and field*. 113–125.
- HARADA, Y. (2011) Arboreal ant fauna of Joyama Park, Kagoshima Prefecture, southern Japan. *Asian Myrmecology*. 4, 79–97.
- HEIL, M., RATTKE, J., BOLAND, W. (2005) Postsecretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. *Science*. 308, 560–3.
- HIROTAMI, T. I. *et al.* *Ants of Japan*, Tokyo, Gakken. 2003.
- HÖLLDOBLER, B. A E. O. WILSON. *Cesta k mravencům*. Praha: Academia, 1997.
- HÖLLDOBLER, B., WILSON, E. O. *The Ants*. Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge. 1990.
- HÖLLDOBLER, B., WILSON, E. O. *The Leafcutter Ants*. United States: W. W. Norton Company. 2010.

HÖLLDOBLER, B., WILSON, E. O. The Superorganism. United States: W. W. Norton & Company. 2009.

HUGHES, L., JURADO, E. (1994) Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology*. 8, 358–65.

CHRISTENSEN, K. L. *et al.* (2010) Nutrient compensatory foraging in a free-living social insect. *Naturwissenschaften*. 97, 941–944.

JEANNE, R. L. (1979) A Latitudinal Gradient in Rates of Ant Predation. *Ecology*. 60, 1211–1224.

JONES, C. G. *et al.* (1994) Organisms as Ecosystem engineers. *Oikos*. 69, 373–378.

KAJAK, A. BREYMEYER A., PETAL, J., OLECHOWICZ, E. (1972) The influence of ants on the meadow invertebrates. *Ekologia Polska*. 20, 163–171.

KARHU, K. J. (1998) Effects of ant exclusion during outbreaks of a defoliator and a sap-sucker on birch. *Ecological Entomology*. 23, 185–194.

KASPARI, M., YANOVIK, L. (2001) Bait use in tropical litter and canopy ants-Evidence of differences in nutrient limitation. *Biotropica*. 33, 207–211.

KASPARI, M., YANOVIK, S. P., DUDLEY, R. (2008) On the biogeography of salt limitation: a study of ant communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105, 17848 – 17851.

KAY, A. (2004) The relative availabilities of complementary resources affect the feeding preferences of ant colonies. *Behavioral Ecology*. 15, 63–70.

KIER, G. *et al.* (2005) Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography*. 32, 1107–16.

KODRÍK, D. Fyzilogie hmyzu učební texty. České Budějovice: Entomologický ústav Akademie věd České republiky a Biologická fakulta, Jihočeská Univerzita. 2004.

- KUTTER, H. (1968) Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. – Neujahrsblatt herausgegeben von der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. 171, 1–62.
- LACH, L., C. L. PARR a K. L. ABBOTT. Ant ecology. Oxford: Oxford University Press, 2010.
- LANZA, J., VARGO, E. L., PULIM, S., CHANG. Y. Z. (1993) Preferences of the fire ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) for amino acid and sugar components of extrafloral nectar. *Environmental Entomology*. 22, 411–417.
- LASKIS, K. O., TSCHINKEL, W. T. (2009) The Seasonal Natural History of the Ant, *Dolichoderus mariaae*, in Northern Florida. *Journal of Insect Science*. 9.
- LENGYEL, S. *et al.* (2010) Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey Lenoir L. Effects of ants on plant diversity in semi-natural grasslands. *Arthropod-Plant Interactions*. 3, 163–172.
- LONGINO J. T., BRANSTETTER, M. G. (2019) Truncated bell: an enigmatic but pervasive elevation diversity pattern in Middle American ants. *Ecography*. 42, 272–283.
- MAITSON, W. J. (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. of Ecol. Syst.* 11, 119–161.
- MARK, S., OLESON, J. M. (1996) Importance of elaiosome size to the removal of ant-dispersed seeds *Oecologia*. 107, 95–101.
- MASCHWITZ, U., WUST, M., SCHURIAN, K. (1975) Blaulinksraupen als Zuckerleideranten für Ameisen. *Oecologia*. 18, 17–21.
- MILEWSKY, A., BOND, W. J. Convergence of myrmecochory in mediterranean Australia and South Africa. The Hague: Ant-plant interactions in Australia 8: Junk Press. 1982.
- MOJA-LARAN˜O, J., WISE, D. H. (2007) Direct and indirect effects of ants on a forest-floor food web. *Ecology*. 88, 1454–1465.

- MORALES, M. A., HEITHAUS, E. R. (1998) Food from seed-dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant *Aphaenogaster rudis*. *Ecology*. 79, 734–9.
- MOREAU, C. S., *et al.* (2006) Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperm. *Science*. 312, 101–104.
- MUNYAI, T. C., FOORD, S. H. (2012) Ants on a mountain: spatial, environmental and habitat associations along an altitudinal transect in a centre of endemism. *J. Insect Conserv.* 16, 677–69.
- NATION, J. L. *Insect physiology and biochemistry*. Boca Raton: CRC Press, 2002.
- NESS, J. H. (2004) Forest edges and fire ants alter the seed shadow of an ant-dispersed plant. *Oecologia*. 138, 448–54.
- NESS, J. H., MORIN, D. (2008) Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. *Biological Conservation*. 141, 838–47.
- NOSKOVÁ, L. *Preference základních složek potravy mravenci se zaměřením na středoevropskou faunu*. České Budejovice: Jihočeská univerzita, Přírodovědecká fakulta. 2014.
- OBERRATH, R., BOHNING – GAESE, K. (2002) Phenological adaptation of ant-dispersed plants to seasonal variation in ant activity. *Ecology*. 83, 1412–20.
- OLIVER, T. H., LEATHER, S. R., COOK, J. M. (2008) Macroevolutionary patterns in the origin of mutualisms involving ants. *Journal of Evolutionary Biology*. 21, 1597–608.
- OLSON, D. M. (1994) The distribution of leaf litter invertebrates along a neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology*. 10, 129–150.
- OSTER, G. F., WILSON, E. O. *Caste and Ecology in the Social Insects*. Princeton: Princeton University Press. 1978.

PEAKIN, G. J., JOSENS, G. Respiration and energy. Production ecology of ants and termites. Cambridge: Cambridge University Press. 1978.

PETERS, S. R. *et al.* (2011) The Tamil of an impossible child: a standardized all – in approach to the phylogeny of Hymenoptera using public database sequences. *BMC Biology*. 9.

PETRALIA, R. S., SORENSEN, A. A., VINSON, S. B. (1980) The labial gland system of larvae of the imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Cell and Tissue Research*. 206, 145156.

PFEIFFER, M., HUTTENLOCHER, H., AYASSE, M. (2010) Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants. *Funct. Ecol.* 24, 545–555.

PIMMS, S. Food webs. England: Chapman and Hall. 1982.

POL, R. DE CASENAVE, J. L. (2004) Activity patterns of Harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte desert, Argentina. *J. Insect Behav.* 17, 647–661.

PORTER, S. D. TSCHINKEL, W. R. (1993) Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32, 321–329.

POULSEN, M., CURRIE, C. R. Complexity of insect-fungal associations: exploring the influence of microorganisms on the attine ant-fungus symbiosis. In B. Kostas, ed. *Insect Symbiosis*. Hoboken: CRC Press. 2006.

POWELL, S., TSCHINKEL, W. R. (1999) Ritualized conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants. *Animal Behaviour*. 58, 965–72.

PREISSER *et al.* (1998) Canopy and ground level insect distribution in a temperate forest. *Selbyana*. 19, 141–146.

QIAN, H., RICKLEFS, R. E. (2008) Global concordance in diversity patterns of vascular plants and terrestrial vertebrates. *Ecology Letters*. 11, 547–53.

QUINLAN, R. J., CHERRETT, J. M. (1979) The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology*. 4, 151–60.

R CORE TEAM (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL.

RABELING, C., BROWN, J. M., VERHAAGH, M. (2008) Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105, 14913 – 14917.

RICKS, B. L., VINSON, S. B. (1970) Feeding acceptability of certain insects and various water-soluble compounds to two varieties of the imported fire ant. *Journal of Economic Entomology*. 63, 145–8.

RICO-GRAY, V., OLIVEIRA, P. S. (2010) The ecology and evolution of ant-plant interactions. *Austral Ecology*. 35, 116–117.

RICO-GRAY, V., OLIVEIRA, P. S. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. Chicago: University of Chicago Press, 2007.

ROCES, F., HOLLOBLER, B. (1996) Use of stridulation in foraging Leaf-cutting ants: mechanical support during cutting or short-range recruitment signal? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39, 293–299.

ROCKSTEIN, M. *Biochemistry of insects*. New York: Academic Press, 1978.

RODRIGUEZ, J., CALLE, Z., MONTOYA-LERMA, J. (2008) Herbivory of *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) on three plant substrates. *Revista Colombiana de Entomologia*. 34, 156–162.

RUST, M. K. *et al.* (2000) Seasonal activity and bait preferences of the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Agricultural and Urban Entomology*. 17, 201–212.

RUST, M. K., REIERSON, D. A., PAINE, E., BLUM, L. J. (2000) Seasonal activity and bait preferences of the argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of agricultural and urban entomology*. 17, 201–212.

SADIL, J. *Naši mravenci*. Praha: Orbis, 1955.

SAMPSON, D. A., RICKART, E. A., GONZALES, P. C. (1997) Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica*. 29, 349–363.

SANDERS, D., PLATNER, C. (2007) Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a dry grassland. *Oecologia*. 150, 611–624.

SANDERS, N. J., MOSS, J., WAGNER, D. (2003) Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology & Biogeography*. 12, 93–102.

SANTAMARÍA, C., ARMBRECHT, I., LACHAUD, J. P. (2009) Nest distribution and food preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in shaded and open cattle pastures of Colombia. *Sociobiology*. 53, 517–541.

SEIDEL, J. L., EPSTEIN, W. W., DAVIDSON, D. W. (1990) Neotropical ant gardens. *J Chem Ecol*. 16, 1791–1816.

SEIFERT, B. (2008) The ants of Central European tree canopies (Hymenoptera: Formicidae) – an underestimated population? In: FLOREN, A. & SCHMIDL, J. (Eds.): *Canopy arthropod research in Europe*. – Bioform Verlag, Nürnberg. 157–173.

SERVIGNE, P., DETRAIN, C. (2008) Ant-seed interactions: combined effects of ant and plant species on seed removal patterns. *Insectes Sociaux*. 55, 220–230.

SHATTUCK, S. O. *Australian ants: their biology and identification*. Australia: CSIRO. 2000.

SCHMITZ, O. J., HAMBACH, P. A., BECKERMAN, A. P. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist*. 2017. 155, 141.

STADLER, B., DIXON, A. F. G. (2005) Ecology and evolution of aphid- ant interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36, 345–372.

STADLER, B., DIXON, T. *Mutualism: ants and their insect partners*. Cambridge: University Press, Cambridge. 2008.

STEIN, M. B. *et al.* (1990) Seasonal changes in Bait Preference by Red Imported Fire Ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *The Florida Entomologist*. 77, 117–123.

STORCH, D. Proč žije v tropech tolik organismů? *Vesmír*. 1998. 77.

STORK, N. E. (1996) Tropical forest dynamics: the faunal components. In *Tropical Rainforest Research*. 74, 1–20.

STORK, N. E. (1996) Tropical forest dynamics: the faunal components. *Tropical Rainforest Research-Current Issues*. 1–20.

STRADLING, D. J. Food and feeding habits of ants. BRIAN, M. V. *Production ecology of ants and termites*. Cambridge: Cambridge University Press, 1978.

STYRSKY, J. D., EUBANKS, M. D. (2007) Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274, 151–164.

SUMNER, S., NASH, D. R., BOOMSMA, J. J. (2008) The adaptive significance of inquiline parasite workers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270, 1315–1322.

SWIFT, M. HEAL, O., ANDERSON, J. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. California: California Press, Berkeley. 1979.

SZEWCYK, T., MCCAIN, C. M. (2016) A systematic review of global drivers of ant elevational diversity. *PLoS One*. 11, 1–18.

- TERBRAAK, C. J., ŠMILAUER, P. (2012) Canoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0. Microcomputer Power, Ithaca, USA, 496.
- TILMAN, D. Cherries, Ants and Tent Caterpillars: Timing of Nectar Production in Relation to Susceptibility of Caterpillars to Ant Predation. *Ecology*, Ecological Society of America. 59, 686–692.
- TRANIELLO, J. F. A. (1989) Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* 34, 191–210.
- TRIPLEHOM, CH., JOHNSON, N. Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects. United States. United States: Brooks Cole, CA. 2004.
- TURNER, K. M., FREDERICKSON, M. E. (2013) Signals can trump rewards in attracting seed-dispersing ants. *PLoS One*. 8, e71871.
- VASCONCELOS, H. L., CHERRETT, J. M. (1997) Leaf-cutting ants and early forest succession in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*. 13, 357–70.
- VÉLE, A., HOLUŠA, J., FROUZ, J. (2009) Sampling for ants in different-aged spruce forests: A comparison of methods. *European journal of soil biology*. 45, 301–305.
- VÉLE, A., MODLINGER, R. (2017) Foraging strategy and food preference of *Formica polyctena* ants in different habitats and possibilities for their use in forest protection. *Forestry Journal*. 62, 223–228.
- VITOUSEK, L. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.* 119, 553–572.
- VYSOKÝ, V, ŠUTERA, V. Mravenci severozápadních Čech. Ústí nad Labem: Albis international, 2001.
- WAGNER, D., KURINA, L. (2003) The influence of ants and water availability on oviposition behaviour and survivorship of a facultatively ant-tended herbivore. *Ecological Entomology*. 22, 352–60.

WARD, P. S. Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. In D. Agosti, J. D. Majer, L. E. Alonso, and T. R. Schultz, eds. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. 2000.

WAY, M. J. (1963) Mutualism between ants and honeydewproducing Homoptera. *Annual Review of Entomology*. 8, 307–44.

WEBER, M. G., KEELER, K. H. (2013) The phylogenetics distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany*. 111, 1251–1261.

WHEELER, D. E., HAHN, D. A. (2002) Seasonal Foraging Activity and Bait Preferences of Ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*. 34, 348–356.

WHITFORD, W. G., DEPREE, E. JOHNSON, P. (1980) Foraging ecology of two Chihuahuan desert ant species: *Novomessor cockerelli* and *Novomessor albisetosus*. *Insect Soc.* 27, 148–156.

WILKINSON, M. T., RICHARDS, P. J., HUMPHREYS, G. S. (2009) Breaking ground: pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *EarthScience Reviews*. 97, 257–272.

WILLOT, S. J., COMPTON, S. J, INCOLL, L. D. (2000) Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting and *Messor bouvier*. *Oecologia*. 125, 35–44.

WILSON, E. O. (1984) Tropical social parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*. 31, 316–334.

WIRTH, R. *et al.* *Herbivory of Leaf-Cutting Ants: a case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest*. Heidelberg: Springer-Verlag. 2003.

YANOVIK, L., KASPARI, M. (2000) Community structure and the habitat templet: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos*. 89, 259–266.

ŽDÁREK, J. Hmyzí rodiny a státy. Praha: Academia. 2015.

INTERNETOVÉ ZDROJE

Antwiki: [online]. 2020. Dostupné z https://www.antwiki.org/wiki/Welcome_to_AntWiki.

Antmaps [online]. 2020. Dostupné z <https://antmaps.org/>.

Britannica [online]. 2020. Dostupné z <https://www.britannica.com>.

5. PŘÍLOHY

Příloha 1.: Přehled arboreálních a semiarboreálních druhů mravenů na území České republiky. N: hnízdění, F: lov, sběr potravy (dle Seiferta, 2008).

| č. | druh | kmen/koruna (>5m) | kmen (2-5m) | kmen (0-2m) | na/v půdě |
|----|--|-------------------|-------------|-------------|-----------|
| 1 | <i>Camponotus fallax</i> (Nylander, 1856) | N, F | N, F | N, F | X |
| 2 | <i>Camponotus lateralis</i> (Olivier, 1702) | N, F | N, F | N, F | X |
| 3 | <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Linnaeus, 1771) | N, F | N, F | N, F | F |
| 4 | <i>Temnothorax affinis</i> (Mayr, 1855) | N, F | N, F | N, F | X |
| 5 | <i>Temnothorax clypeatus</i> (Mayr, 1853) | N, F | N, F | N, F | X |
| 6 | <i>Temnothorax corticalis</i> (Schenck, 1852) | N, F | N, F | N, F | X |
| 7 | <i>Temnothorax jailensis</i> (Arnoldi, 1997) | N, F | N, F | N, F | X |
| 8 | <i>Lasius brunneus</i> (Latreille, 1798) | N, F | N, F | N, F | N, F |
| 9 | <i>Liometopum microcephalum</i> (Panzer, 1798) | N, F | N, F | N, F | N, F |
| 10 | <i>Camponotus herculeanus</i> (Linnaeus, 1758) | N, F | N, F | N, F | N, F |
| 11 | <i>Camponotus ligniperda</i> (Latreille, 1802) | F | N, F | N, F | N, F |
| 12 | <i>Camponotus vagus</i> (Scopoli, 1763) | F | N, F | N, F | N, F |
| 13 | <i>Lasius fuliginosus</i> (Latreille, 1798) | F | N, F | N, F | N, F |
| 14 | <i>Lasius platythorax</i> (Seifert, 1991) | F | F | N, F | N, F |
| 15 | <i>Formica rufa</i> (Linnaeus, 1761) | F | F | N, F | N, F |
| 16 | <i>Formica fusca</i> (Linnaeus, 1758) | F | F | N, F | N, F |
| 17 | <i>Lasius alienus</i> (Forster, 1850) | F | F | N, F | N, F |
| 18 | <i>Myrmica ruginodis</i> (Nylander, 1846) | F | F | N, F | N, F |
| 19 | <i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758) | F | F | N, F | N, F |
| 20 | <i>Formica gagates</i> (Latreille, 1798) | F | F | N, F | N, F |
| 21 | <i>Formica sanguinea</i> (Latreille, 1798) | F | F | N, F | N, F |
| 22 | <i>Formica aquilonia</i> (Yarrow, 1955) | F | F | F | N, F |
| 23 | <i>Formica exsecta</i> (Nylander, 1846) | F | F | F | N, F |
| 24 | <i>Formica lugubris</i> (Zetterstedt, 1838) | F | F | F | N, F |
| 25 | <i>Formica polyctena</i> (Forster, 1850) | F | F | F | N, F |
| 26 | <i>Formica pratensis</i> (Retzius, 1783) | F | F | F | N, F |
| 27 | <i>Formica truncorum</i> (Fabricius, 1804) | F | F | F | N, F |
| 28 | <i>Lasius niger</i> (Linnaeus, 1758) | F | F | F | N, F |
| 29 | <i>Camponotus aethiops</i> (Latreille, 1798) | F | F | F | N, F |
| 30 | <i>Camponotus piceus</i> (Leach, 1825) | F | F | F | N, F |
| 31 | <i>Formica cinerea</i> (Mayr, 1853) | F | F | F | N, F |
| 32 | <i>Formica cunicularia</i> (Mayr, 1853) | F | F | F | N, F |
| 33 | <i>Formica foreli</i> (Bondroit, 1918) | F | F | F | N, F |
| 34 | <i>Formica lemani</i> (Bondroit, 1917) | F | F | F | N, F |
| 35 | <i>Formica pressilabris</i> (Nylander, 1846) | F | F | F | N, F |
| 36 | <i>Formica rufibarbis</i> (Fabricius, 1793) | F | F | F | N, F |
| 37 | <i>Lasius emerginatus</i> (Olivier, 1792) | F | F | F | N, F |
| 38 | <i>Lasius psammophilus</i> (Seifert, 1992) | F | F | F | N, F |

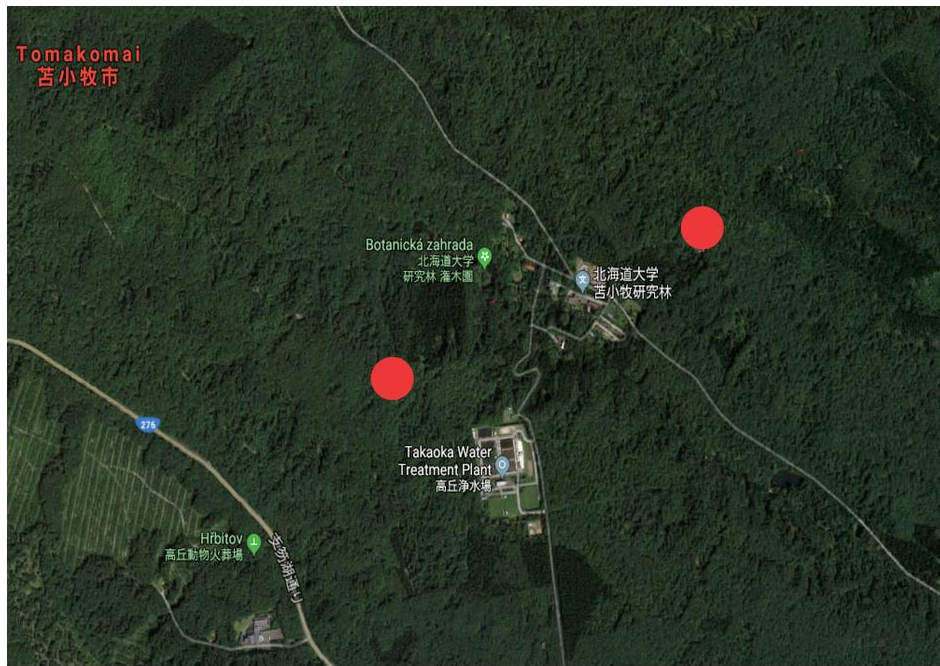
Příloha 2: Seznam zaznamenaných druhů mravenců na zemi v lesním podrostu a v korunách stromů na dvou podlokalitách u vesnice Lipí v České republice

| č. | druh | podčeleď | zem | koruna | abundance |
|----|--|----------------|-----|--------|-----------|
| 1 | <i>Formica fusca</i> (Linnaeus, 1758) | Formicinae | NA | 7 | 7 |
| 2 | <i>Formica polyctena</i> (Förster, 1850) | Formicinae | 85 | 19 | 104 |
| 3 | <i>Camponotus ligniperda</i> (Latreille, 1802) | Formicinae | 7 | NA | 7 |
| 4 | <i>Lasius brunneus</i> (Latreille, 1798) | Formicinae | 28 | 185 | 213 |
| 5 | <i>Lasius fuliginosus</i> (Latreille, 1798) | Formicinae | NA | 5 | 5 |
| 6 | <i>Lasius niger</i> (Linnaeus, 1758) | Formicinae | 53 | 688 | 741 |
| 7 | <i>Dolichoderus quadripunctatus</i> (Linnaeus, 1771) | Dolichoderinae | NA | 64 | 64 |
| 8 | <i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758) | Myrmicinae | 510 | NA | 510 |
| 9 | <i>Myrmica ruginodis</i> (Nylander, 1846) | Myrmicinae | 256 | NA | 256 |
| 10 | <i>Stenamma debile</i> (Förster, 1850) | Myrmicinae | 5 | NA | 5 |
| 11 | <i>Temnothorax crassispinus</i> (Karavaiev, 1926) | Myrmicinae | 209 | NA | 209 |

Příloha 3: Seznam zaznamenaných druhů mravenců na zemi v lesním podrostu a v korunách stromů na dvou podlokalitách v experimentálním lese Tomakomai v Japonsku.

| č. | druh | podčeleď | zem | koruna | abundance |
|----|--|------------|------|--------|-----------|
| 1 | <i>Camponotus obscuripes</i> (Mayr, 1879) | Formicinae | 210 | 2 | 212 |
| 2 | <i>Lasius hayashi</i> (Yamauchi & Hayashida, 1970) | Formicinae | 304 | 81 | 385 |
| 3 | <i>Lasius spathepus</i> (Wheeler, 1910) | Formicinae | 230 | 510 | 740 |
| 4 | <i>Nylanderia flavipes</i> (Smith, 1874) | Formicinae | 276 | 16 | 292 |
| 5 | <i>Aphaenogaster japonica</i> (Forel, 1911) | Myrmicinae | 1022 | NA | 1022 |
| 6 | <i>Pheidole ferdida</i> (Smith, 1874) | Myrmicinae | 2358 | NA | 2358 |
| 7 | <i>Myrmica ruginodis</i> (Nylander, 1846) | Myrmicinae | 1683 | NA | 1683 |

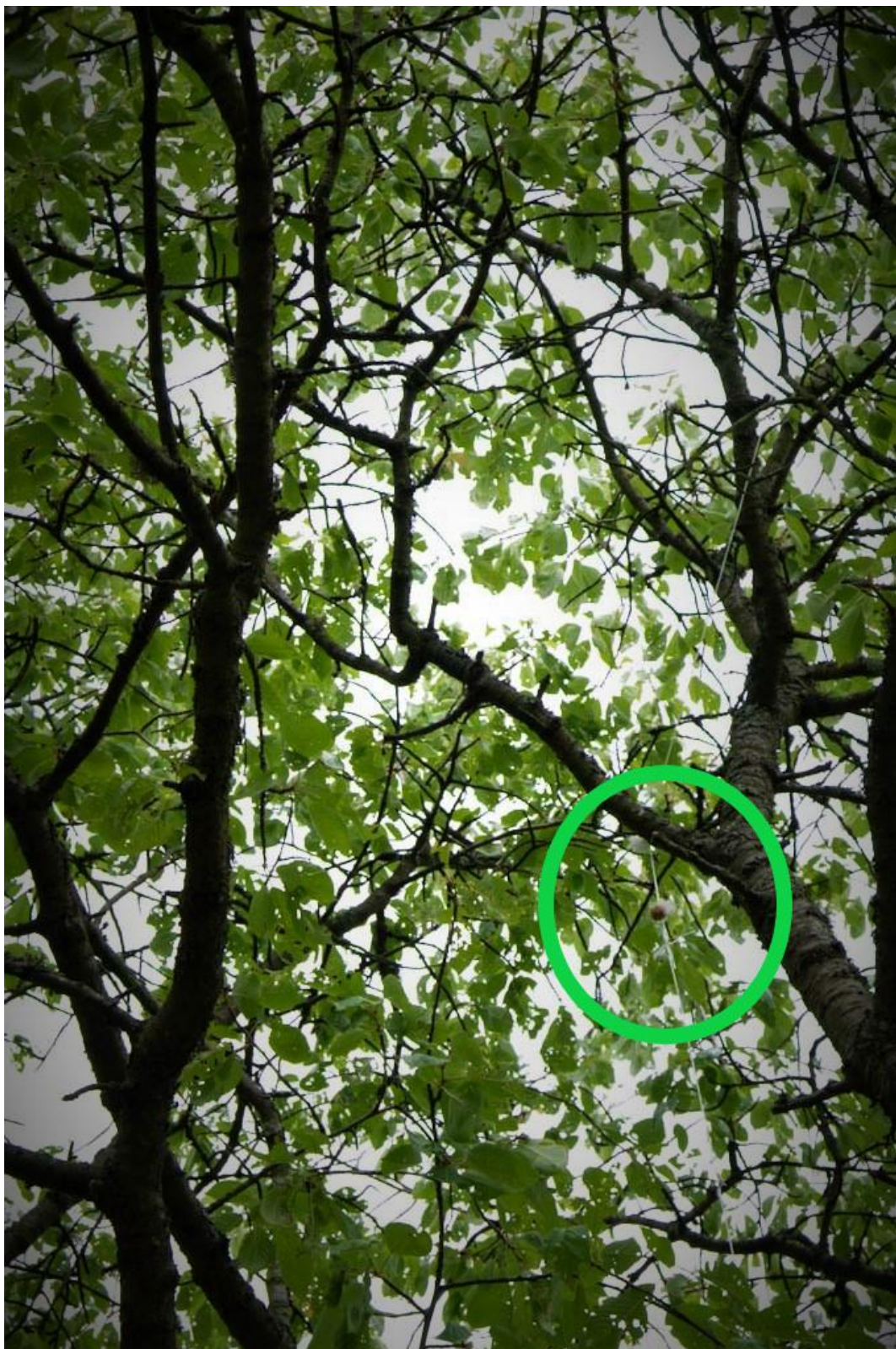
Příloha 4: Vyznačení dvou podlokaltí v experimentálním lese Tomakomai na ostrově Hokkaido v Japonsku.



Příloha 5: Vyznačení dvou podlokaltí v blízkosti vesnice Lipí nedaleko Českých Budějovic v České republice.



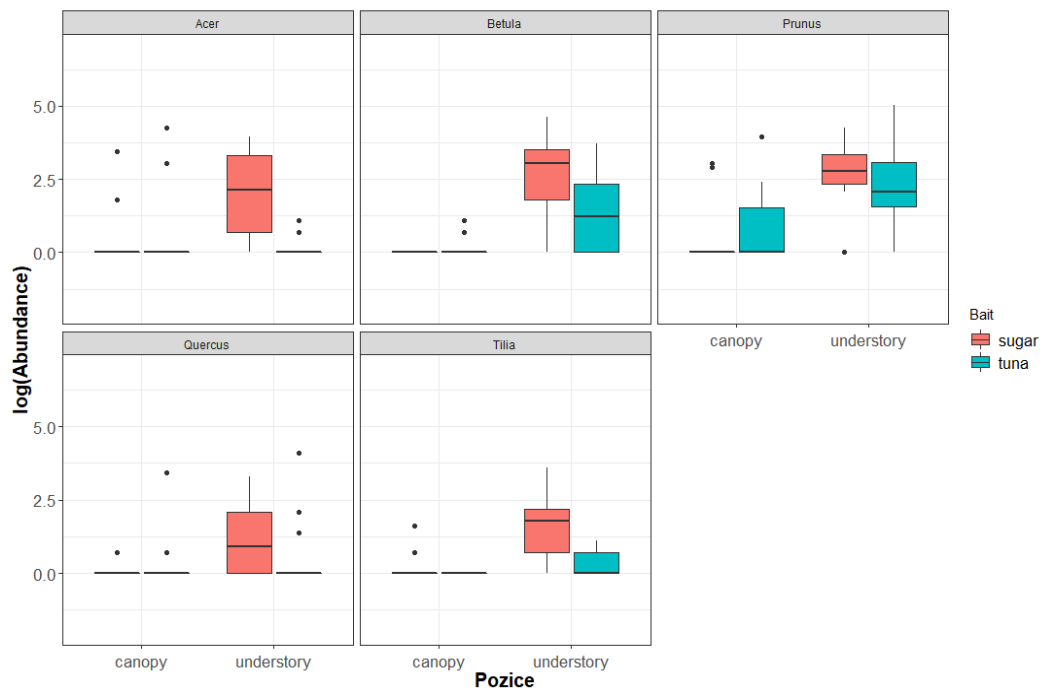
Příloha 6: Fotografie potravních návnad, které byly do koruny umístěny za pomoci praku a jednoduchého kladkového systému (Česká republika).



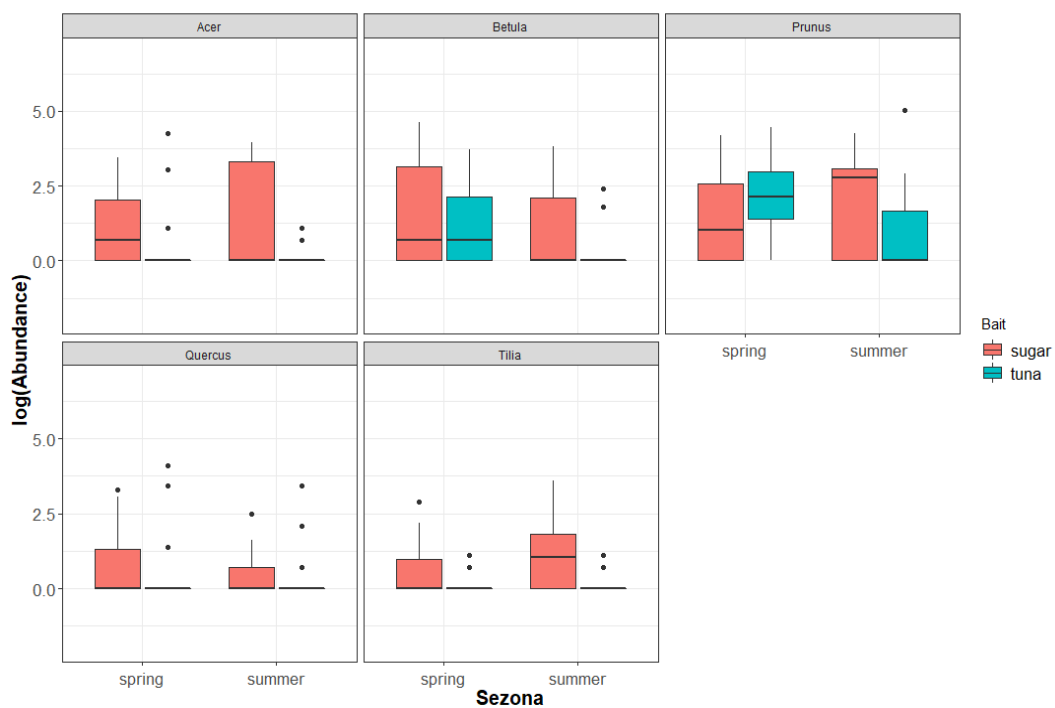
Příloha 7: Fotografie potravních návnad (tuňák, cukr) na zemi v lesním podrostu (Česká republika).



Příloha 8: Vizualizace dat se zlogaritmovanými abundancemi ukazuje průměrné rozdíly v návštěvovanosti jednotlivých typů návnad separátně pro rody stromů a pozice návnady a pro rody stromů a období v sezóně (Česká republika).

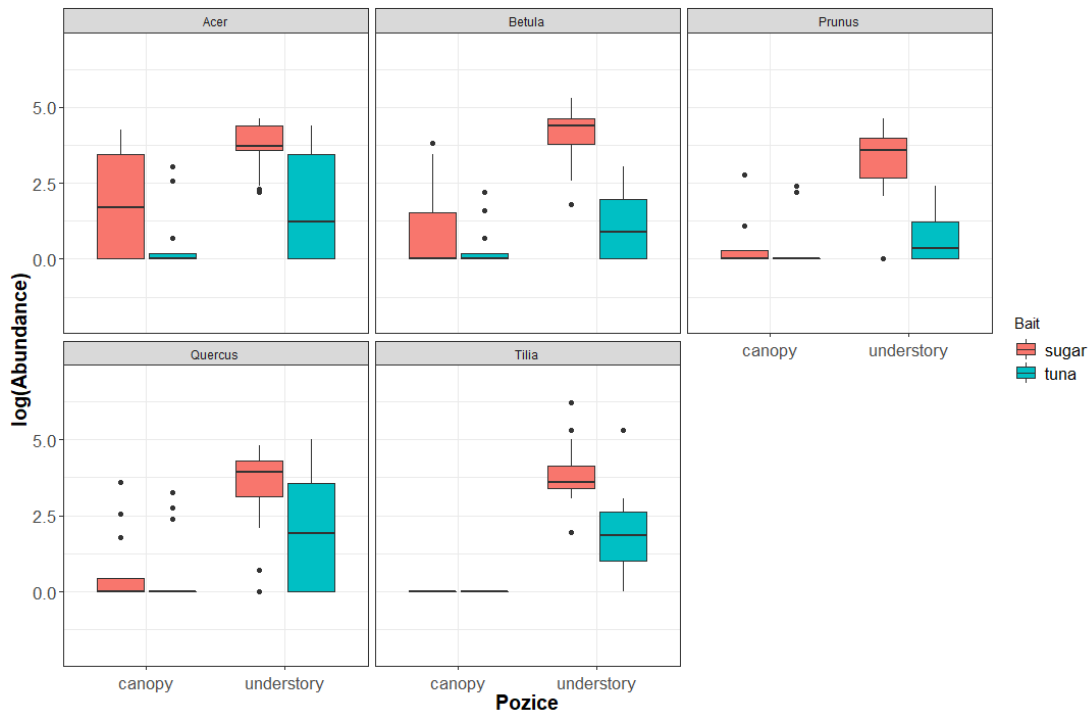


Obrázek 1: Potravní preference mravenců v závislosti na druhu stromu a pozici umístění návnady

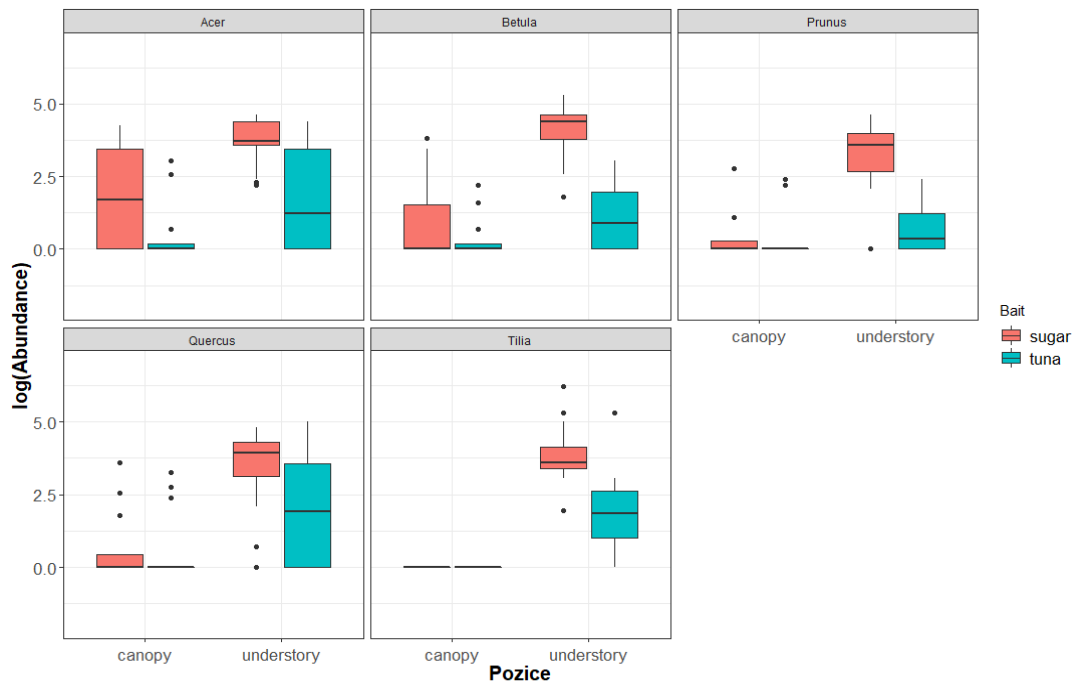


Obrázek 2: Potravní preference mravenců v závislosti na druhu stromu a sezóně.

Příloha 9: Vizualizace dat se zlogaritmovanými abundancemi ukazuje průměrné rozdíly v návštěvovanosti jednotlivých typů návnad separátně pro rody stromů a pozice návnady a pro rody stromů a období v sezóně (Japonsko).



Obrázek 14: Potravní preference mravenců v závislosti na druhu stromu a pozici umístění návnady.



Obrázek 15: Potravní preference mravenců v závislosti na druhu stromu a sezóně.