

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Preference základních složek potravy mravenci
se zaměřením na středoevropskou faunu**

Bakalářská práce

Lenka Nosková

**Školitel: RNDr. Petr Klimeš, Ph.D.
Odborný konzultant: Mgr. Pavel Pech, Ph.D.**

České Budějovice 2014

Bakalářská práce:

Nosková, L., 2014: Preference základních složek potravy mravenci se zaměřením na středoevropskou faunu [Preference of the basic components of food by central European species of ants. Bc. Thesis, in Czech] - 57 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

This thesis has two parts: the first brings an overview of the role of various foods and nutrients in ants, the second presents the results of an experiment focused on preference of the basic components of food by central European species of ants. In the experiment we provided ants with six different baits (water, 1% sodium chlorid, olive oil, 20% amino acid glutamine, artificial honey [10% sucrose + 10% amino acid] and 20% sucrose). Total, 187 of 690 traps were visited by ants. There were 26 recorded species of ants. Preference of four most abundant species differed. *F. polycтена* attended most of the offered baits, while other species preferred the sugar components. In general, ants preferred artificial honey and sucrose, regardless of the season and habitats. Additional field tests with different bait concentration of salt and sucrose showed the same preferences regardless of bait type and no additive effects of the amino acid in the sucrose baits. The results of the experiment show a surprisingly consistent and strong preference of central European species of ants for sugars.

Prohlášení:

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

V Českých Budějovicích 10. 12. 2014

Poděkování:

Děkuji svému školiteli Petru Klimešovi za jeho odborné vedení práce a cenné připomínky. Dále bych chtěla poděkovat Pavlu Pechovi za zkontrolování vzorků a poskytnuté konzultace a rady. Další poděkování patří Martinu Librovi a Michalu Michlewiczovi, kteří se stejně jako oba školitelé podíleli na sběru terénních dat. Tomovi Fayle, který mi poradil s rozšířeným designem. Dále také prof. Janu Lepšovi a Pavlu Fibichovi za rady při statistickém zpracování. A v neposlední řadě bych chtěla poděkovat rodičům a všem svým přátelům, kteří mě podporovali při studiu.

Obsah

| | |
|--|----|
| 1 Úvod..... | 1 |
| 2 Literární přehled | 3 |
| 2.1 Mravenci a jejich ekologická role s ohledem na jejich potravní nároky..... | 3 |
| 2.2 Přehled preferencí potravy a potravních specializací mravenců..... | 4 |
| 2.2.1 Herbivorie | 5 |
| 2.2.2 Trofobióza | 6 |
| 2.2.3 Granivorie | 8 |
| 2.2.4 Predace..... | 8 |
| 2.2.5 Mrchožroutství | 9 |
| 2.2.6 Parasitizmus | 9 |
| 2.2.7 Houby | 10 |
| 2.2.8 Pyl..... | 11 |
| 2.3 Potrava a život v kolonii | 12 |
| 2.3.1 Role různých živin..... | 12 |
| 2.3.2 Dělbá potravin a živin v kolonii | 15 |
| 2.3.3 Vliv sezonality a dostupnosti potravy na kolonie | 16 |
| 2.4 Preference základních živin mravenci..... | 19 |
| 2.4.1 Výzkum v laboratoři | 20 |
| 2.4.2 Výzkum v přírodě..... | 22 |
| 2.4.3 Směr budoucích výzkumů..... | 25 |
| 3 Experimentální část..... | 27 |
| 3.1 Úvod k experimentu | 27 |
| 3.2 Metodika | 27 |
| 3.3 Výzkumné otázky..... | 28 |
| 3.4 Výsledky | 29 |
| 3.5 Obrázky | 30 |
| 3.6 Tabulky | 35 |
| 3.7 Diskuze | 36 |
| 4 Závěr | 41 |
| 5 Bibliografie..... | 42 |
| 6 Přílohy | 56 |
| 6.1 Příloha 1 | 56 |
| 6.2 Příloha 2..... | 58 |

1 Úvod

Říká se „být pilný jako mravenec“. Je to asi především způsob života tohoto hmyzu, který fascinoval a stále fascinuje mnohé ekology a biology.

Od svého vzniku před asi 120 miliony lety se mravenci (Hymenoptera: Formicidae) vyvinuli do nejvíce druhově bohaté a ekologicky různorodé skupiny sociálního hmyzu (Hölldobler a Wilson, 1990; Grimaldi a Engel, 2005). V současné době existuje asi 12 500 popsanych druhů žijících mravenců (Bolton a kol., 2006). Avšak s přihlédnutím ke skutečnosti, že mnoho tropických a horských oblastí bylo studováno nedostatečně, odhadují někteří myrmekologové celkový počet druhů až na 20 000. Myrmekofauna Evropy je v porovnání s tropy naopak poměrně dobře známa. Vyskytuje se zde téměř 600 druhů mravenců a toto číslo se může zvýšit pouze nepatrně a pravděpodobně spíše v důsledku taxonomických revizí, nežli objevem nových forem (Czechowski a kol., 2002). Z tohoto velkého bohatství mravenců žije v ČR jen 110 druhů (<http://www.antweb.org/taxonomicPage.do?rank=species&project=czechants>). Z těch znají milovníci přírody dobře zpravidla jen několik, protože jsou si jednak naše druhy mravenců na první pohled velmi podobné, jednak mnohé z nich žijí skrytým způsobem, kdy často jde o vzácné druhy vázané na specifická stanoviště (Sadil, 1955).

Mravenci mají několik znaků, které je odlišují od ostatního hmyzu. Jedním z těchto znaků jsou lomená tykadla, charakteristická tím, že jejich první článek je značně prodloužený, kdežto zbytek tykadla je vyvinut normálně. Druhý znak je jejich zřetelně vyvinutá tělní stopka, která je jednočlenná nebo dvojjčlenná a spojuje hrud', je morfologicky přeměněným druhým, nebo druhým a třetím zadečkovým článkem, a nazývá se petiolus (Sadil, 1955; Hölldobler a Wilson, 1990). Třetí důležitý znak mravenců je tvorba kast a tzv. dimorfismus. To znamená, že se u nich vedle okřídlených samiček a samečků vyskytuje ještě třetí kasta mravenčích jedinců, jimž se říká dělnice. Jsou to bezkřídle neplodné samičky, které tvoří u valné většiny našich druhů hlavní populaci hnízda a počtem převládají nad samci a plodnými samičkami (královnami). V tom se shodují mravenci s příbuznými včelami a vosami (Sadil, 1955). Čtvrtým a nejdůležitějším znakem je metapleurální žláza, umístěná na třetím hrudním článku, která vylučuje sekret s baktericidními a fungicidními účinky (Hölldobler a Wilson, 1990). Velice důležitým smyslem je pro mravence čich. Používají pachových stop, podle nichž se orientují. Tzv. stopovací feromony pocházejí z Dufourový žlázy v blízkosti špičky zadečku. Při chůzi se mravenci opakovaně zadečkem dotýkají povrchu země a tak zanechávají jemnou stopu kyseliny mravenčí (Wigglesworth, 1965).

Mravenci jsou velmi početnou a úspěšnou skupinou hmyzu. To pramení především z jejich koloniálního způsobu života v eusociálních společenstvech a také jejich široké potravní specializaci (Hölldobler a Wilson, 1990). Stali se ekologicky velmi významnou skupinou a hrají velkou roli ve fungování přírody. I pro člověka získali na významu – ať už pozitivním či negativním. Z těchto důvodů je zřejmé, že studium mravenců je dalším krůčkem pro pochopení procesů v přírodě a mravenci jsou vhodnou modelovou skupinou pro studium potravních a nutričních preferencí u bezobratlých.

Podle Lacha a kol. (2010) jsou poznatky o nutriční a hnízdní ekologii mravenců velmi důležité k pochopení organizace mravenčích komunit a to nejen s ohledem na jejich soužití, ale i na strategie sběru potravy nebo územní chování. Díky svému koloniálnímu způsobu života a existenci kast není potrava přijímaná všemi jedinci stejná. Dělnice shánějí potravu nejen pro sebe, ale také pro ostatní společníky své kolonie a tomu se musí přizpůsobit. Kromě toho může výběr potravy ovlivnit mnoho faktorů. Například druh mravence, prostředí, sezóna atd. Některé studie prováděné v tropech naznačují, že tropičtí mravenci mohou upřednostňovat tuk a sůl. Navzdory dlouholetému výzkumu myrmekofauny v Evropě jsou naše poznatky o potravních preferencích živin v přírodě mravenci poměrně kusé a omezené spíše na studie jednotlivých druhů, než-li celá jejich společenstva.

Cílem této práce je vypracovat i) literární rešerši k tématu role různé potravy a živin u mravenců. ii) otestovat preference živin mravenců v ČR a rozšířit tak poznatky o jejich reakci v přírodě na základní potravní (cukry, tuky, aminokyseliny, soli) formou velmi jednoduchého preferenčního experimentu, a získaná data diskutovat v globálním kontextu nedávných moderních studií, které využívají stejnou „ant picnic“ metodiku (Peters a kol., 2014; Fowler a kol., 2014). Základní experiment práce, který bude sloužit jako část globálního experimentu ve spolupráci s myrmekology z celého světa (N. Sanders, R. Dunn a kol. v přípravě; data z roku 2012), je rovněž obohacen o zvýšený počet transektů a experiment testující vliv různých koncentrací živin, který jsem provedla v letech 2013-2014. Díky tomu bylo v této práci možno sledovat i srovnání preferencí mezi různými habitaty a sezónami (viz Příloha 1,2). Práce se zaměřuje na běžné biotopy (lesy, louky, pastviny) a druhy středoevropské fauny.

První část představuje souhrn literárních faktů o mravenčích, jejich ekologické roli, způsobu života a to vše v závislosti na přijímané potravě. Velký důraz je pak především kladen na přehled různých preferencí potravy a distribuci živin u mravenců. Druhá, experimentální část se věnuje samotnému experimentu. Tuto část tvoří metodika, výsledky a diskuze experimentální části práce.

2 Literární přehled

2.1 Mravenci a jejich ekologická role s ohledem na jejich potravní nároky

Mravenci jsou pravděpodobně nejvíce dominantní skupinou hmyzu na Zemi a to jak z ekologického hlediska, tak numericky. Jsou tak početní, že na jednom hektaru amazonského deštného pralesa žije v podzemí přibližně 8 miliónů jedinců (Hölldobler a Wilson, 1990). Odhaduje se, že mravenci tvoří v mnoha terestrických ekosystémech 10% až 15% celkové živočišné biomasy (Beattie a Hughes, 2002). Získali dominantní postavení na mnohých suchozemských stanovištích obývaných i jinými skupinami hmyzu. Jejich počty jim umožňují měnit nejen prostředí svých hnízd, ale i celé prostředí, v němž žijí a řadí tak mravence k organismům, které mají největší ekologický vliv vůbec (Hölldobler a Wilson, 1997; Czechowski a kol., 2002).

Mravenci zauímají v přírodě velmi důležité a nezastupitelné funkce, které můžeme hodnotit z celé řady hledisek, z nichž jedním jsou právě různé potravní nároky (Hölldobler a Wilson, 1990). Jedná se o významné predátory jiného hmyzu a dalších drobných živočichů, případně hrají roli i při odstraňování mršin v přírodě. Sami mravenci jsou pak rovněž významnou složkou potravy jiných živočichů - savců (hmyzožravé druhy), ptáků a dalších obratlovců, ale i některých bezobratlých (pavouků) (Vysoký a Šutera, 2001).

Dále mají mravenci významný vliv rovněž na šíření semen rostlin a predaci semen, známou především u tzv. mravenců zrnojedů (Rico-Gray a Oliveira, 2007). Ti pomáhají rozšiřovat rostliny tím, že sbírají a přenášejí jejich semena (přičemž při cestě do hnízda jich řadu poztrácí). Kromě toho patří mravenci i k významným opylovačům některých rostlin (Beattie, 1985). Mohou je také chránit proti jejich nepřítelům (např. hmyz), zvláště intenzivně se to děje u rostlin, na nichž (nebo v nichž) hnízdí. Mravenci mají úzké vztahy i s mnohými živočichy, kterým díky své přítomnosti umožňují život (Hölldobler a Wilson, 1990; Vysoký a Šutera, 2001).

Při budování a neustálém přestavování svého hnízda mravenci přemístí mnoho zeminy a rostlinné hmoty, čímž hnojí půdu a ovlivňují složení její mikroflóry (Czechowski a kol., 2002). Je dokázáno, že při přemísťování půdy jsou mravenci efektivnější než žížaly a mimoto se dostávají i do větších hloubek (Vysoký a Šutera, 2001). Tyto vlivy někdy mohou souviset i s potravními nároky mravenců. Např. Wagner a Nicklen (2010) zkoumali hypotézu, že potravní zdroje rostlinného původu (mimokvětní nektary), mohou podpořit mravenčí kolonie ke stavbě jejich hnízd do blízkosti rostlin, čímž jim bezděčně poskytují

dodatečné zdroje minerálních živin. Tato studie zaměřená na severoamerický keř *Acacia constricta* ukázala, že nektarové zdroje mohou přilákat hnízda některých druhů mravenců, a rostliny tak mohou mít prospěch z přístupu k půdním živinám získaných z těchto hnízd. Existuje řada dalších studií zabývajících se vlivem mravenců na půdu a její vlastnosti (Frouz a kol., 2005; Frouz a Jílková, 2008).

Kromě výše uvedených vlivů s pozitivními dopady na přírodu i člověka se však mravenci dopouštějí i řady škod. Na jaře ohryzávají čerstvé výhonky některých rostlin a v létě okusují ovoce. Někteří z nich se stávají hospodářskými škůdci (Sadil, 1955). Mnoho druhů vniká i do lidských obydlí, kde si mohou budovat samostatná hnízda (Lee, 2002). V přírodě může útok mravenců stříhačů rodu *Atta* významně snížit kondici jednotlivých rostlin (Rockwood, 1973; Marquis, 1984) a může potenciálně ovlivnit strukturu neotropických lesů (Gilbert, 1980). Některé druhy škodí pěstováním a přenášením mšic (ale i červců nebo některých druhů křísů) na jejich živné rostliny a jejich ochranou před přirozenými predátory (Hölldobler a Wilson, 1990; Nagy a kol., 2013).

Celkově lze shrnout, že potravní nároky a specializace mravenců (podrobněji rozvedené v kapitole 2.2) významně souvisí s ekologickým vlivem mravenců na ekosystémy a ekologii vztahů rostlin a živočichů vůbec. Proto je potřeba dobře znát potravní preference mravenců v závislosti na různém jejich životním prostředí a potřebách jejich kolonií, vzhledem ke globálnímu ekologickému významu i výskytu této hmyzí skupiny (viz kapitoly 2.2-2.4).

2.2 Přehled preferencí potravy a potravních specializací mravenců

Většina mravenců je považována za všežravce kombinující predaci, sběr mrtvých zvířat a jejich exkrementů, konzumaci stravy rostlinného původu a to v různém rozsahu (Stradling, 1978). Mezi mravenci můžeme najít také více specializované lovce, primární konzumenty různé rostlinné stravy a dokonce i fungivory (Lach a kol., 2010). Avšak pouze menší část druhů se specializuje na určitou stravu. Zvláštní oblibu mají mravenci ve sladkých věcech (Sadil, 1955). Většina druhů jsou nesespecializovaní dravci, jejichž strava je velmi pestrá, kdy mnoho druhů využívá živočišné a rostlinné bílkoviny, ale i sacharidy, hlavně medovice. Díky této polyfáгии jsou mravenci schopni změnit svůj jídelníček podle dostupných zdrojů v jejich přirozeném prostředí (Czechowski a kol., 2002). Rozdíly v morfologii a trávicí schopnosti mravenců omezují dostupnost potravních zdrojů. Například

schopnost nebo neschopnost trávit trisacharidy může přispět k druhově specifickému výběru zdrojů medovice. Velikost potravy sebrané jednotlivými dělnicemi může být omezena velikostí jejich těla. Toto omezení řeší několik druhů mravenců vzájemnou spoluprací (Lach a kol., 2010). Šíře využívané potravy mravenci je tak velmi široká, nicméně se objevují zároveň i případy specializace jednotlivých rodů nebo druhů mravenců na určitý typ potravy. Následující sekce se podrobněji zaměřují na jejich přehled.

2.2.1 Herbivorie

I když občas lízají rostlinné mízy, mravenci - na rozdíl od klasických folivorů – nežvýkají listy, a nejsou tak herbivory v užším sova smyslu (požírající celé listy a části rostlin). Důvody tohoto omezení mohou být různé, od zažívacích, přes morfologické až po detoxikační (Rico-Gray a Oliveira, 2007).

V tropických lesích je jedním z nejvíce využívaných tekutých potravinových zdrojů pro mravence mimokvětní nektar (Lach a kol., 2010). Mimokvětní nektary obsahují především sacharidy (obvykle sacharózy, glukózy a fruktózy), aminokyseliny a stopové množství jiných látek a jsou vysoce variabilní v kvalitě i množství. Kromě výrazných preferencí pro některé cukry, mravenci obecně dávají přednost nektaru rostlin, který obsahuje rovněž více aminokyselin (Lanza a kol., 1993).

Ne vždy ale rostlina nabízí mravencům nektar přímo, někdy se jedná i jen o produkt při napadení rostliny jiným hmyzem. Např. někteří mexičtí mravenci rodu *Myrmecocystus* získávají med z duběnek na listech dubu zakrslého (*Quercus undulatus*), které zde vytváří žlabatka "medová". Mravenci zde slizují medové kapičky a to pouze v noci. Med potom ukládají do zásobníků, což jsou zvláště utvářené dělnice se silně roztažitelným zadečkem (Vysoký a Šutera, 2001). Podobnou zásobárnou potravy bývají i některé dělnice druhu *Prenolepis imparis* ssp. *Nitens* z jižního Slovenska; i dělnice některých druhů rodu *Lasius* mohou své zadečky potravou tak naplnit, a připomínat tak exotické medonoše rodu *Myrmecocystus* s extrémně zvětšenými zadečky, a sloužit jako „zásobárna“ pro ostatní členy kolonie (Sadil, 1955).

Existují také případy úplné vzájemné závislosti mezi rostlinou a mravencem. Klasickým případem je symbióza mezi dřevinami rodu *Acacia* v Africe a tropické Americe a mravenci, kteří v těchto rostlinách žijí (Hölldobler a Wilson, 1990). Z těchto vztahů byla nejlépe dokumentována symbióza mezi americkými trnitými akáciemi a jejich mravenci. Akácie, které patří k převládajícím keřům a stromům v lesích v suchých oblastech, vypadají, že jsou vytvořeny tak, aby poskytovaly mravencům potravu a přístřešek. Jejich silné párové

trny jsou silnostěnné a „nafouklé“, a jejich středy vyplněné dužinou slouží tak mravencům jako ideální přístřešek pro jejich kolonie. Nektária vylučující cukrovou tekutinu jsou umístěna u báze zpeřených složených listů. Dělnicím stačí jen vyjít z vchodových otvorů, které do trnů vykousaly a běžet několik centimetrů, aby se napily z kapiček nektaru. K tomuto „zaopatření“ přidávají akácie ještě malé výživné kuličky, které vytvářejí na koních lístků. Tyto částice zvané Beltova tělíska mravenci snadno odtrhávají. Všechny poznatky napovídají tomu, že hlavní obyvatelé akácií, štíhlí žahaví mravenci rodu *Pseudomyrmex*, mohou žít pouze z nektaru a Beltových tělísek, produkovaných rostlinou, a jsou tak vlastně herbivory (Hölldobler a Wilson, 1997).

2.2.2 Trofobióza

Trofobióza je druh potravního mutualismu, při kterém mravenci získávají od mšic (i dalších skupin hmyzu) jejich výměšky (medovici) a na oplátku je chrání před jejich predátory a parazitoidy (Hölldobler a Wilson, 1990). Tento druh potravy charakterizuje její konzumenty jako „skryté herbivory“ (Davidson a kol., 2003). Studie se stabilními izotopy ukázaly, že mnoho druhů mravenců žijících v klenbě deštného pralesa často využívá medovici a nektar jako svou hlavní potravu, a nejsou tak pravděpodobně význační predátoři jak se dříve myslelo (Blüthgen a kol., 2000; Davidson a kol., 2003). Další izotopová studie, na úrovni společenstva (Fiedler a kol., 2007), ukazuje velkou variabilitu v potravních nárocích stredoevropských rodů mravenců a rovněž jejich využití nektaru či bílkovin jako potravy.

Mnoho druhů mravenců se zapojuje do mutualismu s býložravými zástupci polokřídlého hmyzu (Way, 1963; Stadler a Dixon, 2005), 41% mravenců patří mezi trofobiotické druhy (Oliver a kol., 2008). Mšice, červci (speciálně zástupci čeledi Pseudococcidae), ostnohřbetky, housenky motýlů modrásků (Lycaenidae) a motýlů z čeledi Riodinidae poskytují mravencům jako potravu cukrové výkaly. Mravenci je na oplátku chrání před nepřáteli, někdy si je také berou do hnízda jako skutečné členy svých kolonií. Tato symbióza se osvědčila jako jedna z nejúspěšnějších v historii suchozemských ekosystémů. Podstatně přispěla k početní dominanci jak mravenců, tak i jejich symbiontů (Hölldobler a Wilson, 1997).

Nejhojnějšími a nejznámějšími trofobionty severního mírného pásma, a tedy u i nás, jsou mšice (Hölldobler a Wilson, 1997). Mšice zásobují mravenčí kolonie potravou, a mravenci zase instinktivně chrání mšice a jejich vajíčka před přirozenými škůdci, především před larvami sluneček a před lumčíky (Sadil, 1955). Je běžné, že mravenci vajíčka mšic na

zimou ukrývají do hnízda a opatrují je až do jara, kdy vylíhlá mladá vývojová stadia přenášejí ke kořenům (druhy žijící v podzemí) nebo na listy živných rostlin (Vysoký a Šutera, 2001). Dělnice rodu *Lasius* začleňují své hosty do kolonie úplně. Vajíčka mšic přechovávají spolu se svými. Když stěhují hnízdo na nové místo, seberou vajíčka nebo v teplém období nymfy a dospělce a jemně a bez poškození je přenášejí. Po celou dobu chrání mšice před vetřelci se stejným nasazením, s nímž pečují o své vlastní potomstvo (Hölldobler a Wilson, 1997; Keller a Gordon, 2009).

Od mšic mravenci získávají medovici, což je vlastně jejich sekret, který často vylučují na pokyn mravenčích dělnic (Vysoký a Šutera, 2001). Při sbírání medovice se dělnice přibližuje ke mšici a lehce se jí dotýká tykadly či předními nohama. Mšice odpovídá tím, že vypustí ze zadečku kapičku cukrové tekutiny. Nato mravenec medovici (výkal mšic) rychle olíže. Dělnice přechází od jedné mšice ke druhé, dokud není její zadeček plný. Se zásobami se pak vrací do hnízda, aby část sladké tekutiny vydávala svým družkám (Hölldobler a Wilson, 1997). Tímto způsobem však mravenci získávají potravu jen od takzvaných myrmekofilních druhů mšic, které cukernaté exkrementy z těla jinak nevylučují. Ostatní mšice vystřikují čas od času exkrementy volně kolem sebe a vytvářejí tak na listech rostlin leskle stříbrný povlak, zvaný „medová rosa“. I tu mravenci vyhledávají a důkladně olizují (Sadil, 1955).

Kromě sladkých výkalů mšic se mravenci živí tělními výměšky (sekrety) různého hmyzu, např. housenek motýlů modrásků. Tyto housenky vypouštějí sladkou tekutinu ze žlázy ústící na hřbetní části těla (Sadil, 1955). Podobnou hojnost živin poskytují i jiné skupiny zástupců stejnokřídlého hmyzu, dříve řazeného do řádu Homoptera, sajících mízu, například červci z čeledí Coccidae, Pseudococcidae a zástupci čeledí Membracidae (ostnohřbetky), Cicadellidae (pidikřisci), Cercopidae (pěnodějky) a Fulgoridae (svítilky) (Hölldobler a Wilson, 1997). V mraveništi žijí i různí cizopasní brouci, takzvaní praví mravenčí hosté. Jejich výpotky (exsudáty) jsou však tak skrovné, že mohou sloužit mravencům spíše jen jako pochutina a nikoli jako potrava (Sadil, 1955).

Ve své studii (1993) Del-Claro a Oliveira testovali, zda mravenci (*Camponotus spp.*) zastaví svou péči o medovici produkujícího brouka (*Guayaquila Xiphias*), pokud budou mít k dispozici na hostitelské rostlině (*Didymopanax vinosum*) alternativní zdroj cukru. Výsledky ukazují, že nález alternativního zdroje cukru (falešné mimokvětní nektary) nezastavil péči mravenců. Místo toho pokračovala péče dále a ve stejném období se také neustále zvyšovala spotřeba medové vody. Zvýšení produkce medovice od symbionta *Guayaquila* pravděpodobně vysvětluje, proč úroveň mravenčí péče zůstala i v přítomnosti

alternativního zdroje cukru nezměněna. Experimentální studie a dostupné terénní důkazy nepodpořily předpoklad, že mravenci zanedbávají péči o medovici produkující hmyz v přítomnosti mimokvětních nektarů.

2.2.3 Granivorie

Mezi mravenci najdeme sběratele obilek různých trav a jiných tvrdých semen (Sadil, 1955), kteří je sbírají jako pravidelnou součást své stravy (Hölldobler a Wilson, 1997). Granivorie, někdy také nazývaná predace semen, je vlastně rovněž druhem herbivorie, ale je obvykle uvažována už v literatuře jako samostatná potravní specializace (Rico-Gray a Oliveira, 2007). Sběrači představují širokou škálu mnoha různých vývojových linií (více než 100 druhů po celém světě), a to především v rámci podčeledi Myrmicinae (zejména rody *Messor*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex* a *Tetramorium*), ale také Ponerinae a Formicinae (Hölldobler a Wilson, 1990; Andersen, 1991; Taber, 1998). Kromě obilek různých trav a jiných tvrdých semen sbírají někteří mravenci semena takzvaných myrmekochorních rostlin, které přizpůsobují svá semena odnosu mravenci. Na těchto semenech jsou totiž zvláštní olejnaté výrůstky, elaiosomy, které mravenci požírají (Sadil, 1955). Elaiosomy obsahují mravenčí atraktanty, především olejové a linolové kyseliny, které podněcují mravence k odnesení celého semene nebo diaspory zpět do hnízda (Brew a kol., 1989; Lanza a kol., 1992). Sadil (1955) pozoroval tento jev u mravenců druhu *Lasius emarginatus*, kteří roznášeli po zahradě semínka známé violky vonné. Elaiosom je oddělen bez poškození semen, které jsou potom odloženy buď pod mateřskou rostlinu, do opuštěné chodby, nebo do hromady odpadu v blízkosti vchodu do hnízda (O'Dowd a Hay, 1980; Buckley, 1982; Beattie, 1985; Keeler, 1989; Westoby a kol., 1991). V důsledku nutriční hodnoty a chemické složky elaiosomu a osemení, konzumují mravenci elaiosom, a tím plní rovněž funkci roznašeče semen (Rico-Gray a Oliveira, 2007).

2.2.4 Predace

Kromě látek rostlinného původu tvoří obvykle největší část potravy mravenců živý nebo mrtvý hmyz. Mezi mravence, kteří mají převážně nebo výhradně dravý životní styl, se řadí takzvaní „mravenci legionáři“ (Dorylinae) a většina druhů podčeledi Ponerinae, Leptanillinae a mnoho dalších z podčeledi Myrmicinae (Lach a kol., 2010). Potravní strategie dravých mravenců spadají především do dvou kategorií. Kořist malé velikosti je zachycena buď jednotlivými dělnicemi, které v takové situaci využívají svá kusadla nebo žihadlo, nebo shánějí skupiny mravenců potravu kooperativně. Tvoří přitom velké útočné

skupiny nebo roje, které jim umožní přemoci velkou kořist (Hölldobler a Wilson 1990). Draví mravenci se obvykle živí jinými bezobratlými, někteří z nich se specializují ale i na určité dominantní skupiny bezobratlých, jako jsou termiti, chvostokoci, nebo mnohonožky (Hölldobler a Wilson, 1997). Kromě toho se mravenci často živí jinými mravenci a je u nich výrazná úroveň intraguild predace (Lach a kol., 2010). Např. mravenci našeho druhu *Tapinoma erraticum* často zavlékají do hnízda jako kořist mrtvé nebo i poraněné větší mravence. Některé naše druhy mravenců (*Formica rufibarbis*, *F. fusca*) loupí jiným drobnějším druhům nejenom jejich larvy a kukly, ale často i dělnice a samičky – patrně proto, že získání této masité kořisti bývá snazší než namáhavé shánění jiného hmyzu (Sadil, 1955). U jiných druhů pak již mluvíme o otrokářství, které se pravděpodobně z této predáčnické strategie vyvinulo (viz. 2.2.6).

2.2.5 Mrchožroutství

Většina druhů mravenců žijících v půdě jsou dravci nebo mrchožrouti, kteří se živí bezobratlými a členovci podílejícími se na degradaci dřeva a jiného organického materiálu (Polidori, 2011). Tito mravenci jsou aktivní po celý den a noc a mohou zkonsumovat až 100% mrtvých členovců nacházejících se v jejich okolí (Jeanne, 1979; Fellers a Fellers, 1982; Retana a kol., 1991). Kromě mrtvých členovců konzumují mravenci i mršiny obratlovců (Clark a Blom, 1991).

Rozlišovat mezi predací a mrchožroutstvím může být někdy u mravenců složité. Obecně je predace definována jako dravý způsob života, při němž živočich (predátor) aktivně vyhledává a loví kořist pro potravu; mrchožrout je naproti tomu živočich živící se mrtvolami jiných živočichů, kteří sami uhynuli (viz Mottl, 2013 pro hlubší literární přehled). Zdá se být snadné rozlišit mezi dravými mravenci, kteří shromažďují (a zabíjejí) živou kořist a mrchožrouty, kteří sbírají mrtvou kořist. Problém je však v tom, že většina druhů mravenců jsou všežravci a generalisté, což znamená, že i když jsou dravci, mohou také sbírat mrtvoly členovců, naproti tomu mrchožrouti velmi často působí také jako dravci, vezmeme-li v potaz jejich některou kořist (např. vajíčka členovců, kukly, nebo zranění členovci).

Několik druhů mravenců také využívá trus ptáků a savčí výkaly a moč, které jsou bohaté na dusík (Lach a kol., 2010).

2.2.6 Parazitismus

Parazitismus není u mravenců příliš častý jev, z více než 10 000 popsaných druhů je pouze okolo 220 druhů parazitických, z nichž se nejvíce druhů vyskytuje v temperátních

oblastech. V podčeledích jsou paraziti rozděleni nerovnoměrně; nevyskytují se v podčeledi Ponerinae a u podčeledí Myrmicinae a Formicinae jsou soustředěni pouze v určitých rodech (Hölldobler a Wilson, 1990).

I když se parazitismus u mravenců neobjevuje často, rozlišujeme u nich několik jeho druhů. U kleptobiózy (nazývané také kleptoparazitismus) se kleptobiotičtí mravenci krmí na zásobách potravy svého hostitele, nebo kradou potravu během trofalaxe mezi hostitelskými dělnicemi (Hölldobler a Wilson, 1990; Lenoir a kol., 2001).

Velmi důležitý je takzvaný sociální parazitismus, u kterého spoléhají parazitičtí mravenci na práci vynaloženou dělnicemi hostitelského druhu. Tito mravenci zahrnují druhy, jejichž královna napadne hnízdo jiného druhu (přitom může nebo nemusí zabít hostitelskou královnu) a používá dělnice jako otroky, tedy jev, který se nazývá duloze (Pech, 2008). Pokud je hostitelská královna zabita, rozpoznávají se dvě kategorie: dočasní sociální paraziti a otrokářští mravenci (Hölldobler a Wilson, 1990). V prvním případě paraziti postupně vytvářejí své vlastní dělnice, které nahrazují hostitelské dělnice. Kolonie se tak pomalu vyvíjí ze smíšené kolonie zahrnující parazity a hostitele na čistou společnost, která hostitele nepotřebuje. Ve druhém případě se jedná o mravence, kteří, aby obnovili svou pracovní sílu, musí pořádat neustálé nájezdy na jiná mravenčí hnízda kvůli zisku vajíček dělnic (Hölldobler a Wilson, 1990; Mori a kol., 1995; Maschwitz a kol., 2000; Lenoir a kol., 2001; Savolainen a Deslippe, 2001; Johnson a kol., 2002)

Inkvilinismus je permanentní svazek parazita-hostitele bez otrokářství. Při jeho extrémnějším projevu produkuje parazitující královna pouze sexuální potomky, čímž umožňuje hostitelské královně přežít a poskytovat nepřetržitou zásobu dělnic. Jedná se o nejvíce morfologicky degenerativní stupeň parazitismu (Hölldobler a Wilson, 1990; Bourke a Franks, 1991; Lenoir a kol., 2001). Celkově lze říci, že se parazitující druhy mravenců živí podobnou potravou jako jejich hostitelé, i když u odvozených parazitů se již neživí sami, ale nechávají se krmit (Pech, 2008).

2.2.7 Houby

Mravenci tribu Attini využívají listy k výživě jejich pěstovaných hub (Martin, 1970). Tito mravenci patří mezi nejčastější býložravce neotropických pralesů a patří mezi nejvíce polyfágní hmyz vůbec. Více než 210 druhů mravenců v 13 rodech podčeledi Myrmicinae v tribu Attini kultivuje houby ze skupiny basidiomycéty jako jejich hlavní zdroj potravy díky sběru a přípravě vhodného kultivačního substrátu (Currie, 2001; Poulsen a Currie, 2006). Jedná se o monofyletickou a morfologicky výraznou skupinu mravenců, geograficky

omezenou na americký kontinent, přičemž většina se vyskytuje především v neotropické oblasti (Mexiko a Střední a Jižní Amerika) (Hölldobler a Wilson, 1990; Stradling, 1991; Chapela a kol., 1994; North a kol., 1997; Wilkinson, 1999). Jedna kolonie může sklídit mnoho kilogramů listového materiálu ročně (Lugo a kol., 1973; Haines, 1978) a nastříhat až 50 druhů rostlin ve své potravní oblasti (Cherrett, 1968; Rockwood, 1976; Shepherd, 1985). Mravenci používají pevný materiál z listů k pěstování symbiotické houby, která je jediným zdrojem potravy pro larvy. Dospělí mravenci mohou získat více než 90 % ze svých energetických nároků přímým popíjením tekutiny z řezu a drcené listové tkáně (Quinlan a Cherrett, 1979). Ačkoli stříhači útočí na mnoho druhů rostlin, dávají přednost některým druhům před jinými (Rockwood, 1976; Blanton a Ewel, 1985) a tyto preference se v průběhu času mění (Rockwood 1975, 1976). Mnoho druhů stříhá pouze sezónně, přičemž dávají přednost novým listům před starými (Fennah, 1950; Rockwood 1975, 1976). Pěstování hub je pro *Atta* druhy obývající neotropické lesy velkou výhodou, protože jim umožňuje překonat širokou škálu rostlinných chemických obran a tím pádem být "ekologicky polyfágní" (ve skutečnosti jsou to monofágové) uprostřed velmi rozmanité flory (Stradling, 1991). Z tohoto mutualistického vztahu mravenci profitují, protože houba obsahuje enzymy, které rozkládají rostlinné tkáně a detoxikují některé rostlinné sekundární sloučeniny. Tyto sloučeniny mohou mít insekticidní vlastnosti, využití hub tedy mravencům umožňuje využití rostlinného materiálu, který by pro ně byl jinak nedosažitelný. Houba také může mravencům poskytnout základní chemické látky (Powell a Stradling, 1991; Kacelnik, 1993; North a kol., 1997). Výměnou za to je houba kultivována v prostředí, které je udržováno prakticky bez konkurence jiných mikroorganismů a to díky neustálé péči a antibiotikům, které mravenci produkují (North a kol., 1997; Wilkinson, 1999).

Celkově lze shrnout, že kromě několika tropických druhů mravenců je přímá specializace na divoce rostoucí druhy hub a jejich výtrusnice zcela ojedinělá, a u středoevropských druhů není vůbec známa (Von Beeren a kol., 2014), ačkoliv někteří mravenci (např. podrody *Dendrolasius* a *Chthonolasius*) mohou pěstovat houby za účelem zpevnění hnízdních stěn (Schlick-Steiner a kol., 2008).

2.2.8 Pyl

Mnoho druhů hmyzu se živí pylem, to ovšem neplatí pro mravence. Existuje pouze několik přímých zmínek o mravencích živících se touto potravou. Všechny z nich se týkají dvou druhů *Zacryptocerus*: *Z. texanus* (Creighton, 1963; Creighton, 1967) zaznamenaného v Texasu a Mexiku a *Z. rohweri* (Creighton a Nutting, 1965) zaznamenaného z Arizony a

Mexika. Společně jsou tyto dva druhy nejsevernějšími zástupci jihoamerických mravenců kmene Cephalotini obsahujícího v současné době 137 druhů ve třech rodech. Tito mravenci se pohybují na krátké vzdálenosti a kompenzují svoji neschopnost navštívit větší počet květin tím, že olizují větrem roznášený pyl z listů. Pyl je uložen v předním střevě jako rezerva a vyvržen ostatním příslušníkům kolonie jako potrava (Urbani a de Andrade, 1997).

U naší (Evropské) fauny mravenců je požírání pylu velmi vzácné, ačkoliv někdy mravenci mohou navštěvovat květy pro nektar (Sadil, 1955) a u dvou druhů rodu *Myrmica* bylo zdokumentováno i přímo ožírání pylu (Czechowski a kol., 2008). Obecně lze předpokládat, že pyl má v mravenčí výživě nepatrný význam, i když jde o téma málo prozkoumané.

2.3 Potrava a život v kolonii

2.3.1 Role různých živin

V této kapitole se budu snažit shrnout spíše obecné informace o výživě hmyzu a tam kde to půjde, připojit poznatky týkající se přímo mravenců. Avšak co se týče fyziologie a biochemie hmyzí výživy, je podstatná část, až na některé úchylinky u jednotlivých živin, u všech skupin hmyzu podobná.

Obecně potřebuje hmyz stejné základní nutriční složky, jaké potřebují větší zvířata. Velmi důležitá je jejich správná vyváženost. Základními složkami potravy jsou bílkoviny, cukry, tuky. Dalšími důležitými složkami jsou vitamíny a minerální látky. Příjem sacharidů, proteinů a lipidů je pro metabolický systém důležitý vzhledem k jeho požadavkům zásobování energií. Každá z těchto látek může být oxidována pomocí Krebsova cyklu, a část její energie může být zachycena ve vysokoenergetické fosfátové vazbě pro následné využití (Nation, 2002) Pro údržbu metabolického systému je ale potřeba více než energie; je třeba syntetizovat enzymy, musí být k dispozici různé druhy kofaktorů a musí být zpracována řada velmi složitých molekul, které následně mohou sloužit jako složky intracelulární a extracelulární architektury organismu (Bursell, 1970; Rockstein, 1978; Nation, 2002).

Je patrné, že jednotlivé složky potravy mají v organismu velmi široké využití. Proto se na následujících řádcích budu zabývat funkcí těchto jednotlivých látek v těle hmyzu.

Proteiny jsou ze všech známých chemických sloučenin nejsložitější a zároveň nejvíce charakteristické pro živou hmotu. Jsou přítomny ve všech živých buňkách. Jedná se o sloučeniny, které mají, jako nukleoproteiny, zásadní význam v procesu buněčného dělení a jako enzymy a hormony řídí mnoho chemických reakcí v metabolismu buněk. (Rockstein, 1978).

Mravenci, stejně jako lidé, využívají protein pro tvorbu svalů a dalších částí konstrukce těla a také k vytvoření enzymů katalyzujících chemické reakce ve svých buňkách (Halkin, 2003). Bílkoviny, jako zdroj dusíkatých látek, jsou také důležité především k dozrání pohlavních produktů u dospělých jedinců. Většina druhů hmyzu má pravděpodobně optimální úroveň bílkovin potřebnou v potravě pro nejlepší růst, ale tato úroveň se u jednotlivých druhů velmi liší (Nation, 2002). Obecně je potřeba bílkovin u hmyzu v řádech miligramů na gram sušiny potravy (Bursell, 1970). Při některých výzkumech se v umělé stravě používají čisté proteiny jako je kasein z mléka, lepek z pšenice, albumin z vajec a někdy také sójové a arašídové preparáty (Nation, 2002).

Stavebními kameny bílkovin jsou aminokyseliny. Většina hmyzu získává aminokyseliny právě příjmem proteinů (Nation, 2002). Aminokyseliny jsou rozděleny na esenciální a neesenciální v závislosti na tom, zda jsou potřeba v potravě nebo zda mohou být syntetizovány z nedusíkatých zdrojů. Esenciálními aminokyselinami pro mravence jsou arginin, histidin, isoleucin, leucin, lysin, methionin, fenylalanin, threonin, tryptofan a valin. Jedná se o stejných deset aminokyselin jako u většiny jiných zvířat (Bursell, 1970; Nation, 2002).

Další složkou potravy mravenců jsou sacharidy. U hmyzu jsou nejdůležitějšími sacharidy glukóza, fruktóza a sacharóza. Nutriční studie prokázaly, že kvantitativní požadavky na sacharidy se často liší v závislosti na věku, pohlaví a stupni metamorfózy (Rockstein, 1978). Většina dospělých jedinců potřebuje sacharidový zdroj energie (Nation, 2002).

Sacharidy přítomné v potravě mohou mít také významný vliv na potravní chování. Mnoho sekundárních rostlinných látek se vyskytuje přirozeně jako glykosidy, u kterých byla prokázána regulace potravní aktivity hmyzu (Rockstein, 1978).

Většina druhů hmyzu nemá absolutní růstový požadavek na konkrétní sacharidy v potravě. Obecně platí, že hmyz může syntetizovat sacharidy z aminokyselin a lipidů (Nation, 2002).

Poslední ze tří základních složek potravy mravenců jsou lipidy. Většina hmyzu má potřebné metabolické nástroje k přeměně sacharidů na lipidy a mnoho druhů hmyzu syntetizuje lipidy a ukládá je do tukové tkáně. Specifický lipid vyžadovaný ve stravě je sterol (Nation, 2002).

Lipidy jsou prostorově velmi nenáročný způsob, jak ukládat energii, a proto jsou podle hmotnosti nejbohatším zdrojem energie; energie v sacharidech je však pohotověji dostupná (Halkin, 2003). Vzhledem k tomu, že jsou lipidy důležitou složkou tepelné izolace

a akumulace energie, zejména v době nízké dostupnosti potravy (Heinze a kol., 2003), mohou být důležitější ve vyšších nadmořských výškách, kde jsou nízké teploty a zdroje potravy jsou relativně vzácné (Peters a kol., 2014). Požadované množství určitých lipidů, včetně nenasycených mastných kyselin a steroidů v potravě, je obvykle mnohem menší než miligram na gram sušiny potravy (Bursell, 1970)

Důležitou součástí stravy hmyzu, jako u většiny živočichů, jsou vitamíny, které slouží jako koenzymy (Halkin, 2003). Z tohoto důvodu jsou zapotřebí pouze v katalytickém množství. Optimální množství v potravě se pohybuje na úrovni mikrogramů na gram sušiny potravy (Bursell, 1970). Hmyz obecně potřebuje vitamíny B, vitamin A (nebo karotenoid) a kyselinu askorbovou (Nation, 2002). Bylo prokázáno, že některé vitamíny nabízené ve vodných roztocích (např. kyselina listová, B12 a inositol), stimulují u mravenců příjem potravy (Ricks a Vinson, 1970).

Kromě výše vyjmenovaných látek jsou pro mravence důležité také některé sloučeniny, jako je sůl a voda. Sůl potřebují mravenci k udržení homeostáze, jejím příjmem kompenzují metabolickou ztrátu sodíku, chloridu a draselných iontů (Denton 1982). Voda hraje klíčovou roli v mnoha metabolických procesech (Halkin, 2003). V poslední době se ukazuje, že preference solí mravenci se významně mění geograficky a sůl hraje významnější roli v potravě mravenců, než se dříve myslelo (Kaspari a kol., 2008; Kaspari a kol., 2010) (více v kapitole 2.4)

V následující části přidávám příklad několika druhů mravenčí potravy a jejího chemického složení.

Medovice je velice důležitou potravou pro některé druhy mravenců. Devadesát až pětadevadesát procent hmotnosti sušiny medovice tvoří cukry. Různé směsi cukrů v medovici, jejichž složení a koncentrace se liší podle druhu mšic, se skládají z fruktózy, glukózy, sacharózy, trehalózy a vyšších oligosacharidů. Trehalóza, jež je přirozenou součástí hemolymfy hmyzu, tvoří v typické medovici 35 % celkového množství cukrů. K cukrům patří i trisacharidy, fruktomaltóza a melezitóza, z nichž poslední tvoří 40-50 % směsi cukrů (Hölldobler a Wilson, 1997). Kromě toho obsahuje tato potrava ale i aminokyseliny, amidy, minerální látky, lipidy, steroly a proto se má zato, že poskytuje kompletní stravu pro mravenčí larvy (Stradling, 1978), i když byla tato myšlenka pouze zřídka zkoumána podrobněji. Řada aminokyselin v některých medovicích může být širší, než ta, co se nachází u typických květních i mimokvětních nektarů, které mravenci konzumují (Blüthgen a Fiedler, 2004b). Lach a kol. (2010) uvádí, že ve srovnání s kořistí z řad členovců obsahuje nektar a medovice velmi nízké koncentrace aminokyselin a proteinů. Proto musí dělnice

sklízet velké objemy těchto kapalin vzhledem k požadavkům na bílkoviny rostoucích larev.

Myrmekochorní semena mají na sobě zvláštní na lipid bohatou potravu zvanou elaiosom, která přitahuje mravence. Vzhledem k tomu, že složení mastných kyselin v elaiosomu je podobné jako u hmyzí kořisti (Hughes a kol., 1994), je diaspora (semeno + elaiosom) atraktivní pro všežravé sběrače. Lze předpokládat, že elaiosomy z geofyt poskytují důležité zdroje pro lesní mravence zejména na jaře (Gammans a kol., 2005; Fischer a kol., 2008). V poslední době se ukazuje, že by mohl mít elaiosom význam především pro krmení a vývoj larev, nebo i vývoj královen (Gammans a kol., 2005). Kromě živin obsahují elaiosomy i další látky, jako je například kyselina olejová, která u mravenců vyvolává specifickou odezvu (Brew a kol., 1989).

2.3.2 Dělnice potraviny a živiny v kolonii

Mravenci jsou holometabolní hmyz s různými požadavky na larvální stadia a dospělé (Weeks a kol., 2004). Kromě shánění potravy pro své vlastní metabolické potřeby, shánějí dělnice potravu také pro larvy, které jsou mravenci krmeny. Potravní preference dělnic proto může odrážet nejenom svoji potřebu, ale také larev a královen, mimoto může poskytnout obraz o vývoji kolonie (Christensen a kol., 2010). Larvální potravina je zásadní pro růst a složení biomasy kukly, zatímco potravina dospělců je potřeba pouze k udržení tělesných funkcí (Hölldobler a Wilson, 1990; Seeley, 1995; Cassil a Tschinkel, 1999; Schmickl a Crailsheim, 2004; Lach a kol., 2010). Z tohoto důvodu dělnice používají jako zdroj energie převážně sacharidy, zatímco královny produkující vajíčka vyžadují více kontinuální příjem dusíku (Markin, 1970; Brian a Abbott, 1977; Abbott, 1978; Sorensen a Vinson, 1981; Howard a Tschinkel, 1981; Sorensen a kol., 1985; Hölldobler a Wilson, 1990; Cassil a Tschinkel, 1999; Lach a kol., 2010). Některé studie (Gammans a kol., 2005) ukazují na to, že potravina může mít vliv na počet larev a královen. Quinlan a Cherrett (1979) uvádí, že královny a larvy v koloniích mravenců *Attini* se živí výhradně houbami, zatímco dělnice mohou doplnit houbovou stravu rostlinnými šťávami.

Obecně mají dělnice, na rozdíl od larev, omezenou schopnost trávit objemnou bílkovinnou potravu ve středním střevě a to ze dvou hlavních důvodů: kvůli jejich útlému pasu (stopce), oddělujícího hrud' od zadečku (Petralia a kol., 1980; Glancey a kol., 1981; Hölldobler a Wilson, 1990) a protože ve svém středním střevě produkují jen velmi malé množství proteáz (Ricks a Vinson, 1972; Petralia a kol., 1980). Larvy jsou naproti tomu schopné štěpení bílkovin extraorálně díky vysoké úrovni proteázy v sekretu labiální žlázy a také ve středním střevě (Petralia a kol., 1980). Tento rozdíl mezi dělnicemi a larvami

vysvětluje, proč je kořist podávána mravenčím larvám v nestráveném stavu (Cassil a kol., 2005). Kromě toho mají dospělí mravenci problém požit větší kousky tuhé potravy (Wheeler a Bailey, 1920). Pokud jde o objem přijaté potravy, Judd a Fasnacht (2007) uvádí, že pokud se jedná o makroživiny, mají dělnice nižší potřebu stopových prvků než rostoucí larvy. Stále však není známo, jak sociální hmyz zachovává dávky vhodného poměru živin na kolektivní i individuální úrovni. Společenskost komplikuje nutriční regulační strategie (Seeley, 1995; Cassil a Tschinkel, 1999; Schmickl a Crailsheim, 2004).

Podle Dussutoura a Simpsona (2009) závisí vyváženost shromážděných živin a jejich regulace na přítomnosti larev v kolonii. Při nepřítomnosti larev v kolonii preferovaly dělnice cukr a oproti bílkovinám, jejichž nadměrná konzumace snížila jejich dosažený věk - efekt, který se značně zlepšil v přítomnosti larev. Jak tedy výsledky této studie naznačují, mohou dělnice překonat škodlivé účinky přebytečných proteinů tím, že je nechají zpracovat larvám, což potvrzuje hypotézu, že larvy nejsou pasivními příjemci výživy, ale spíše plní v kolonii roli trávícího orgánu (Markin, 1970; Went a kol., 1972; Sorensen a kol., 1983; Cassil a Tschinkel, 1999).

Všechny výše uvedené zákonitosti by měly být dále zohledněny i při určování potravní preference mravenců (Seeley, 1995; Cassil a Tschinkel, 1999; Portha a kol., 2002; Creemers a kol., 2003; Schmickl a Crailsheim, 2004).

2.3.3 Vliv sezonality a dostupnosti potravy na kolonie

Většina mravenců vyskytujících se na území České republiky shání potravu ve dne, kdežto v noci se drží v hnízdě. V době zimního spánku tyto mravenci potravu vůbec nepřijímají; nežijí tedy ze zásob, jak se někdy mylně soudí (Sadil, 1955). Toto však platí pouze pro naše mravence, ostatní mravenci, například tropické a subtropické druhy, přijímají potravu víceméně po celý rok. Některé invazní druhy tropických mravenců však mimo svá přirozená území v chladnějších obdobích roku snižují svou potravní aktivitu (Rust a kol., 2000).

Jak dokazují výzkumy uvedené níže, ovlivňuje sezonalita a dostupnost potravy především potravní aktivitu a chování mravenců. Avšak dostupnost potravy může mít vliv také na hnízdění. Pokud je potrava k dispozici nepřetržitě, může být mravenci upřednostňováno teritoriální chování a tvorba trvalých hnízd, zatímco krátkodobé zdroje potravy vyžadují častější přemístění hnízda (Lach a kol., 2010).

Cook a kol. (2011) zkoumali sezónní projevy v potravním chování na ohnivých mravencích druhu *Solenopsis invicta* v rámci laboratoře. Na podzim i v létě upřednostňovali

mravenci stravu založenou na sacharidech. Spotřebu bílkovin regulovali na podobnou úroveň, bez ohledu na roční období. U jiného druhu mravence, *Linepithema humile* byl sběr potravy sezónní, s vrcholem aktivity od června do října. Dělnice sbíraly potravu také v průběhu dalších, chladnějších měsíců, ale na mnohem nižší úrovni. Během letních měsíců bylo 26% až 60% (hm.) dělnicemi sbírané potravy protein, v zimě tato hodnota klesla na 16% - 40%. Pokud měli mravenci v průběhu pokusu na vybranou mezi sacharidy a bílkoviny, tak sbírali podstatně více sacharidů (Rust a kol., 2000).

Několik druhů mravenců tvoří významnou skupinu domácích škůdců. Byl proveden experiment (David a Venkatesha, 2013) zabývající se přitažlivostí některých těchto druhů (*Tapinoma melanocephalum*, *Solenopsis geminata*, *Paratrechina longicornis* a *Monomorium latinode*) k různým zdrojům potravy v různých obdobích (léto, deštivo, zima) roku. Výsledky této studie ukazují, že výběr potravy těchto domácích mravenců se mezi jednotlivými druhy liší a že drobné změny v preferenci potravy je možné pozorovat i v různých obdobích roku.

Podobně jako sezonalita může preferenci živin mravenci významně ovlivňovat dostupnost jednotlivých živin v prostředí nebo interakce obou těchto faktorů. Ve výzkumu Hahna a Wheelera (2002) se druhové složení tropických mravenců na předkládaných návnadách dramaticky změnilo spolu s obdobím. Návnady, které se nacházely na kmenech stromů, byly v období sucha primárně obsazeny stromovými druhy, zatímco v období dešťů byly obsazeny převážně pozemními druhy. Tyto dvě skupiny mravenců se lišily i ve svých preferencích pro návnady na proteinové nebo sacharidové bázi; stromoví mravenci upřednostňovali návnady na bázi bílkovin a pozemní mravenci preferovali návnady na bázi sacharidů. Potravní preference pro bílkoviny naznačuje, že proteinové zdroje byly limitující pro stromové mravence, zejména v období sucha a že sacharidové zdroje byly limitující pro pozemní mravence. Rozdíly mezi stromovými a zemskými biotopy mohou podporovat rozdíly v potravních strategiích zjištěných během ročního cyklu v sezónním tropickém pralese. Podobné rozdíly mezi preferencí pro bílkovinné zdroje v korunách stromů, ale spíše cukry v trop. lese, našli i Kaspari a Yanoviak (2000, 2001). Podobně i Fowler a kol. (2014) našli různé preference pro různé látky (včetně lipidů) mezi pozemními a stromovými společenstvy u temperátních mravenců v U.S.A. Na druhou stranu existují i studie, které tyto rozdíly nepozorovaly ani v tropech (Arcila Hernández a kol., 2012) a zda tyto rozdíly platí pro středoevropská společenstva mravenců je dosud neznámé.

V poslední době se ukazuje, že jednou z málo dostupných živin důležitých pro mravence v určitých typech prostředí je sodík. Kaspari a kol. (2008) studovali využití

sacharózy a NaCl návnad u 17 mravenčích kolonií nacházejících se v různých vzdálenostech od vnitrozemí. Využití sodíku i preference pro návnady s nejvyšší koncentrací sodíku byly vyšší u kolonií nacházejících se hlouběji ve vnitrozemí. Výsledky naznačily, že preference byla ovlivněna toxicitou sodíku v blízkosti pobřeží a deficitem sodíku dál ve vnitrozemí.

Podobná studie (Kaspari a kol., 2010) se zabývala předpokladem, že by se potřeba sodíku měla zvýšit při snížení jeho obsahu v půdě. Mravencům byly poskytnuty tři koncentrace NaCl a roztoku sacharózy v různé vzdálenosti od zdroje sodíku (silnice solené posypovou solí). U běžně rozšířeného mravence *Tapinoma sessile* mělo 10-násobné zvýšení vzdálenosti od silnice za následek zdvojnásobení jejich preference NaCl v poměru k sacharóze.

Teorie předpokládá, že mravenci vybírající si z doplňkových zdrojů potravy ukáží silnější preferenci pro živiny, které jsou relativně méně dostupné. Kay (2004) srovnával preferenci na úrovni kolonií mezi osmi druhy mravenců lišících se v jejich relativním přístupu k sacharidům a bílkovinám. Zjistil, že druhy s relativně snadným přístupem k sacharidům preferovaly protein, zatímco druhy s vyšším přístupem k bílkovinám daly přednost sacharidům. Tyto výsledky naznačují, že dostupnost živin může vysvětlit některé rozdíly v potravní preferenci mravenců v rámci druhů i mezi nimi.

Dostupnost potravy může rovněž ovlivnit mravenčí kolonie prostřednictvím účinků na jejich chování. Kay a kol. (2010) testovali tuto hypotézu pomocí změny poměru obsahu proteinů a sacharidů (P:C) v potravě a také pomocí úrovně mezidruhové konkurence u argentinských mravenců *Linepithema humile*. Kolonie chované na potravě s nízkým poměrem P:C a čelící konkurenci zvýšily aktivitu hlídkování na svém území. Autoři dále uvádí, že kolonie chované na potravě s nižším poměrem P:C měly také nižší úmrtnost dělnic a větší konečné velikosti kolonií. Ve své další studii (2012) studovali Kay a kol. vliv poměru bílkovin a sacharidů (P:C) na potravní chování, reprodukci, fyziologii a metabolismus u kolonií mravence *Ectatomma ruidum*. Zjistili, že chov kolonií po dobu 6 týdnů na stravě s různým poměrem P:C změnil reprodukční schopnost kolonií a ukládání živin u dělnic, ale vyšší příjem sacharidů nevedl oproti očekávání ke zvýšení metabolismu celé kolonie.

Klíčovým faktorem vztahu mezi dostupností potravy a dlouhověkostí u mravenců je rovnováha bílkovin a sacharidů v potravě. Přílišná konzumace proteinů na úkor sacharidů zkracuje délku života hmyzu. Dussutour a Simpson (2012) zkoumali souvislost mezi vysokým obsahem bílkovin v potravě a délkou života, a to na úrovni jednotlivců i kolonií mravence *Lasius niger*. Dokázali, že potrava s vysokým obsahem bílkovin a nízkým obsahem sacharidů snížila délku života dělnic až 10-násobně; že snížení délky života u

takové stravy bylo zejména v důsledku zvýšeného příjmu bílkovin, než-li nedostatku sacharidů; a že pouze jednodenní vystavení stravě s vysokým obsahem proteinů mělo katastrofální důsledky pro dělnice i celé kolonie, neboť velikost populace se snížila o více než 20 procent.

2.4 Preference základních živin mravenci

Potravní preference je nejlépe chápána jako interakce mezi chutí a trávící odezvou, určenou fyziologickým stavem zvířete a chemickými vlastnostmi potravy. Chut' (stejně jako čich a zrak) umožňuje zvířatům rozlišovat mezi potravou a poskytuje hédonické pocity spojené s jídlem. Potravní preference se zvyšuje, pokud potrava obsahuje přiměřené množství živin; naopak preference se snižuje, pokud potrava obsahuje nedostatečné množství živin, pokud obsahuje nadbytek toxinů, nebo obsahuje-li mnoho rychle stravitelných živin. Dále se preference snižuje, pokud je jeden druh potravy konzumován příliš často nebo v přebytku, což způsobuje, že zvířata přejdou na více pestrou stravu (Provenza, 1997).

Polyfágní hmyz (mezi který můžeme zařadit i mravence) může reagovat na živiny přímo, bez zásahu zprostředkujícího chemického podnětu; jakákoli zjevná volba je pravděpodobně založena na selektivním vyloučení z důvodu repelentní látky. Užitečnou experimentální technikou pro třídění relativní důležitosti chemických složek potravy je test potravní preference, ve kterém má hmyz na výběr z různých kombinací potravy; jako měřítko se používá množství spotřebované potravy (Matthews a Matthews, 2010).

Výsledky studie (Kay, 2004) naznačují, že potravní preference dělnic nemusí ve volné přírodě odhalit jejich fyziologické požadavky. V laboratorních experimentech si různý hmyz může vybrat nutričně optimální směs z různé potravy (Waldbauer a Friedman, 1991). Proto může volba potravy často sloužit k testování nutričních potřeb (Simpson a Raubenheimer, 1995). Nicméně ve volné přírodě budou dělnice dávat přednost potravě bohaté na vzácné živiny, protože tuto potravu je obtížné získat jinde a může být namíchaná s více běžnými živinami. Preference tedy často neukazují složení nutričně optimální potravy, pouze naznačují, jaká složka potravy je limitující nebo vzácná.

Studie potravních preferencí mravenců můžeme rozdělit na dvě skupiny: laboratorní a terénní. Zatímco laboratorní výzkumy probíhají v uměle navozených podmínkách, terénní výzkumy probíhají v přírodě. Dalším podstatným rozdílem je druh nabízené potravy, zatímco v laboratoři dostávají mravenci často na výběr z umělé stravy, někdy i předem definované diety, v přírodě většinou badatelé používají přírodní zdroje potravy. Laboratorní

studie byly prováděny především v minulých dobách, aktuální studie pocházejí často z přírody a začínají se zaměřovat více také na celá společenstva mravenců, i když je takových studií stále poměrně málo (Arcila Hernández a kol., 2012; Peters a kol., 2014; Fowler a kol., 2014). Obě kategorie mají samozřejmě své výhody a nevýhody. U úzce zaměřených studií v laboratorních podmínkách je snadná možnost ovlivnit i životní prostředí mravenců, ve kterém budou pokusy probíhat. Zatímco u některých výzkumů se to může zdát jako výhoda, nikdy není možné nasimulovat takové podmínky, které by odpovídaly těm přírodním. Další nevýhodou laboratorních studií je to, že se většina těchto studií zabývá pouze invazními a ekonomicky významnými druhy (především tropických mravenců) (Baker a kol., 1985; Lee, 2002; Eow a kol., 2005). Na druhou stranu je třeba přiznat, že díky početnosti těchto studií dnes existuje řada informací o těchto druzích a to i o jejich výživě. Přírodní studie jsou ale mnohem důležitější, protože probíhají přímo v přirozeném prostředí mravenců. Je však řada vlivů, které se do takových studií mohou promítnout a které v přírodě nelze ovlivnit, naopak se musí do výsledků zohlednit. I pro důležitost dat shromážděných přímo v přírodních ekosystémech se však v posledním desetiletí objevila řada výzkumů prováděných v terénu. Nevýhodou je však prozatím nepříliš vysoké množství těchto výzkumů a taky fakt, že se většina z nich zabývá preferencí určité potravy (např. semen rostlin, kořisti apod.), ale ne jejími jednotlivými složkami, jak je zvykem v laboratořích na studiích určitých druhů mravenců (Portha a kol., 2004).

2.4.1 Výzkum v laboratoři

Pro pokusy v laboratoři se často používá chemicky definovaná strava. Nejčastěji používaná umělá strava pro chov mravence je chemicky definovaná Bhatkar-Whitcombova dieta (Bhatkar a Whitcomb, 1970). Tato dieta se skládá ze směsi syrových vajec, medu a vitaminominerálních kapslí v agaru (Bhatkar a Whitcomb, 1970).

Dussutour a Simpson (2008) vyvinuli jednoduchou, standardizovanou stravu pro mravence rodu *Rhytidoponera* k usnadnění pokusů na regulaci výživy a vyvážení živin u těchto mravenců. Kolonie *Rhytidoponera metallica* byly krmeny standardizovanou stravou obsahující bílkoviny a sacharidy v poměru 1: 2. Po 8 týdnech byl výkon kolonie (navýšení počtu potomstva, hmotnost kukel a úmrtnost dělnic) vyšší než kolonií krmených Bhatkar-Whitcombovou dietou a podobný jako u kolonií krmených octomilkami (*Drosophila*) a medovou vodou. Z výsledků se dá usoudit, že výše uvedený poměr bílkovin a sacharidů ve stravě se zdá být pro *R. metallica* optimální a poskytuje více vybalancovaný přísun živin, než-li Bhatkar-Whitcombova dieta.

Při testech výběru potravy argentinského mravence *Iridomyrmex humilis* preferovalo 25% dělnic medovou nebo sacharózovou vodu před granulovaným hnědým cukrem nebo jinou pevnou potravou s vysokým obsahem bílkovin, jako je maso z tuňáka. Při konkurenci s přirozenou potravou, medovicí, se dělnice trvale živily na sacharózové a medové vodě po dobu 15 dnů a vykazovaly významnou preferenci pro sacharózovou vodu. Různé emulgátory a ethanol používané k regulaci toxických látek v sacharózové vodě samy o sobě významně neodradily dělnice, které se na ní snadno napájely a byly zabitě návnadami se sacharózovou vodou s obsahem 10 nebo 100 ppm avermektinů (Baker a kol., 1985).

Potravní preference tří druhů mravenců (*Monomorium pharaonis*, *Monomorium floricola* a *Monomorium destructor*) byly studovány poté, co byly jejich kolonie podrobeny nutričnímu hladu a sytosti (pro všechny živiny, pouze sacharidy, pouze protein nebo pouze lipid) (Eow a kol., 2005). Roztok sacharózy (10 %), konzervy tuňáků a arašídový olej byly použity jako zástupci sacharidů, bílkovin a lipidů a kolonie byly vyhladověny nebo nasyceny po dobu 7 dnů před tím, než započaly pokusy. Výsledky ukázaly, že potravní preference dělnic *M. floricola* byly vázány na živiny, o které byly připraveny. V případě, kdy byly vyhladovělé ze všech živin, zůstávaly oblíbenou volbou lipidy. Nutriční nasycení způsobilo, že *M. floricola* sháněl buď potravu založenou na lipidech, nebo proteinech. Na druhé straně, *M. pharaonis* soustavně vykazoval preferenci k potravě na bázi proteinu a to bez ohledu na to, z čeho byl vyhladověný nebo čím byl nasycený. Dělnice *M. destructor* preferovaly především potravu na bázi sacharidů a bílkovin a to pod oběma výše uvedenými krmnými podmínkami. Tyto výsledky ukazují, že často i velmi příbuzné druhy mravenců (invazivní druhy ze stejného rodu) mohou mít významně odlišné preference potravy, ale další studie z terénu by byly zapotřebí ke zjištění, proč se druhy liší a jaký to může mít ekologický dopad v přírodě.

Portha a kol. (2004) zkoumali, jak typ potravy (sacharóza nebo protein) a přítomnost potomstva ovlivní potravní strategii průzkumníků u našeho druhu *Lasius niger*. Konkrétně se zabývali, zda a jak tyto parametry změni funkci pití průzkumníků a přidělování dělnic k vyhledávání potravy a náboru úkolů. Analyzovali pití a náborové chování jednotlivých průzkumníků z hnízd, s nebo bez potomstva, kteří se vyskytli na bílkovinných nebo sacharózových kapkách. Podstatná část průzkumníků, která narazila na bílkovinnou kapku, ji nestrávila a nevrátila se potom do hnízda, zatímco téměř všichni vypili kapku cukru; přítomnost potomstva toto rozhodnutí neovlivnila. Jakmile mravenec začal pít, potřeboval před návratem do hnízda vypít kritický objem; tento objem nezávisel na druhu potravy a přítomnosti potomstva. Průzkumníci zanechali feromonovou stopu pouze tehdy, pokud se

vrátili do kolonie. Typ potravy a přítomnost potomstva změnila podíl jednotlivců, kteří zanechali stopu, ale nikoliv intenzitu tohoto úkonu.

Ne všechny studie se zabývají přímo laboratorními testy na umělých hnízdech, některé mohou využít i budovy a zástavbu. V jedné takové studii (Lee, 2002) reagovala většina druhů mravenců na arašídové máslo, kromě *Paratrechina longicornis* a *Tapinoma melanocephalum*, kteří dali přednost medu. Atraktivita arašídového másla a medu se v 18-měsíční studii u *Monomorium pharaonis* měnila. Všechny druhy, s výjimkou *Pheidole sp.* upřednostňovaly kapalnou návnadu.

2.4.2 Výzkum v přírodě

Mravenci konzumují širokou škálu tekutých potravinových zdrojů, včetně nektaru a medovice, které hrají klíčovou roli v jejich stravě (Hölldobler a Wilson, 1990; Davidson a kol., 2003). Komparativní studie těchto druhů potravy existují zejména z prostředí tropického lesa. Např. studie Blüthgena a kol. (2004) srovnávala sacharidy a aminokyseliny z reprezentativního spektra kapalných zdrojů (nektar, míza, medovice) využívaných mravenci v klenbě a podrostu tropického deštného pralesa. Složení jednotlivé potravy se značně lišilo. Medovice obsahovala širší spektrum cukrů než nektar. Výsledky naznačily, že variabilita aminokyselin a sacharidů může hrát v preferenci mravenčí potravy klíčovou roli. Podobná studie Blüthgena a Fiedlera (2004b) se zabývala preferencí nektarovorních mravenců pro cukry a aminokyseliny za použití roztoků umělého nektaru. Podle výsledků je zřejmé, že jak mezidruhoví variability v chuťových preferencích, tak podmíněné účinky, jako jsou kompetice a požadavky kolonií, ovlivňují výběr zdrojů ve vícedruhových komunitách.

Ačkoli je herbivorie mezi hmyzem rozšířená, rostlinné tkáně zřídka poskytují optimální bilanci živin pro jeho růst a reprodukci. Mnoho býložravého hmyzu se proto pro jednotlivé aminokyseliny a minerální látky poohlíží jinde. Nedávné studie ukázaly, že herbivorie a příjem sodíku jsou pro mravence žijící v tropických deštných pralesích samozřejmostí, ovšem málo se ví o tom, jak mravenci regulují jejich příjem sodíku individuálně a na úrovni kolonií (Kaspari a kol., 2008; Kaspari a kol., 2010). U sociálního hmyzu mohou sběrači reagovat nejen na své vlastní nutriční nedostatky, ale i příslušníků své kolonie, kteří mohou mít různé nutriční požadavky v závislosti na jejich vývojové fázi, pohlaví, nebo kastě. Arcila Hernández a kol. (2012) zkoumali, jak dostupnost soli u mravenců z deštného pralesa ovlivňuje jejich preferenci pro sůl a následně jejich přežití. Překvapivě zjistili, že mravenčí společenstva šla více na sůl, než na jakýkoli jiný typ

testovaných návnad (včetně cukrů), což potvrzuje silnou preferenci pro sůl u mravenců tohoto regionu. Autoři dále chovali umělé kolonie omnivorního druhu *Camponotus mirabilis*, u kterého byla preference pro soli nejvyšší. Zpočátku pozorovali podobně vysoký příjem soli mezi dělnicemi, když však dělnice *C. mirabilis* stále sůl preferovaly i za neomezeného přístupu k její vysoké koncentraci, trpěly výrazně vyšší úmrtností vzhledem ke kontrole, což naznačuje, že sháněly sodík až k bodu toxicity. Nicméně přeživší dělnice ukázaly na konci experimentu již sníženou preferenci pro sůl, takže někteří, ale ne všichni jedinci, byli schopni regulovat svůj příjem soli pod smrtelnou dávku.

Teorie předpokládá, že rozhodnutí živočichů hledajících potravu je ovlivněno rovněž jejich potravní historií. Kolonie mravenců *Iridomyrmex suchieri* byly opatřeny krmítky obsahujícími stravu bohatou na sacharidy nebo proteiny po dobu 6 dnů a poté byly opatřeny krmítkem obsahujícím stejnou nebo jinou stravu. Zatímco krmítka s obsahem sacharidové stravy obvykle přilákala více dělnic, než tomu bylo u krmítek s proteinem, rozdíl v příjmu mezi oběma živinami byl menší, pokud kolonie měly přednostní přístup k sacharidům. Dále méně mravenců navštívilo krmítka, pokud měly kolonie přednostní přístup k proteinu, což naznačuje, že v potravním chování dělnic hrály roli i potřeby larev (Christensen a kol., 2010). Preference potravy v rámci kolonie mohou být tak dosti komplexní.

Výzkum Weekse a kol. (2004) kvantifikoval výběr stravy s obsahem tří významných živin (sacharidy, bílkoviny a lipidy) u invazivního druhu *Solenopsis invicta* v přírodě. Typ stravy se významně lišil vzhledem k životní fázi (dělnice nebo larvy) a vzdáleností, ve které kolonie sbíraly návnady s potravou. Významně více proteinu bylo detekováno v larvách v porovnání s lipidy a sacharidy a také ve větších vzdálenostech od návnad. Naproti tomu ale dělnice shromáždily významně více sacharidů z větší vzdálenosti oproti lipidům a bílkovinám. Výsledky naznačily, že tok potravy mezi koloniemi mravenců je do značné míry závislý na vzdálenosti mezi koloniemi a zdrojích a typu shromažďované potravy.

Mnoho studií provedených v přírodě se často soustředí na jeden druh mravence a nabízení „přirozených zdrojů“ potravy. Např. potravní preference druhu *Ectatomma ruidum* byly hodnoceny na stinných i slunných pastvinách v jihozápadní Kolumbii (Santamaría a kol., 2009) a pro stanovení potravinové preference byl použit papírový disk poskytující pět živých klíšťat, pět medových kapek a pět semen rostliny *Passiflora ligularis* umístěný 30 cm od vchodu do hnízda. Sběrači prokázali vysokou kapacitu jako roznašeči semen, semena myrmekochorní rostliny *P. ligularis* představovaly 74,7% z celkové hmotnosti všech položek využití potravy. Podstatně méně byli přitahováni medem a klíšťaty (14,3% a 11,0% z celkové hmotnosti potravy). Celkem bylo dělnicemi *E. ruidum* sesbíráno 1614 položek

potravy (44,8% z celkového množství), z nichž bylo 896 medových kapek, 521 semen a 197 klíšťat.

Chong a Lee (2006) zkoumali potravní preference mravence *Tapinoma indicum*. Ve výběrových testech prokázal *T. indicum* mezi proteinovými zdroji nejvyšší preferenci pro tuňáka. Žádná preference nebyla zaznamenána na některý ze zdrojů sacharidové potravy. Kromě toho nebyl tento druh přitahován potravou na bázi lipidů. Výsledky ukázaly, že dává přednost sacharidové potravě před proteinovou či lipidovou.

Z výše uvedeného přehledu je zřejmé, že většina moderních studií v přírodě zabývajících se preferencí určité potravy či živiny mravenci pochází z tropických a subtropických oblastí, případně z výzkumu invazivních jednotlivých druhů. O běžných temperátních druzích jsou jejich potravní chování často alespoň částečně známy z pozorování v přírodě, ale roztroušeny ve starší literatuře, případně zmiňované v taxonomických klíčích (např. Wheeler a Bailey, 1920; Seifert, 2007). Teprve poměrně nedávno se začaly objevovat studie, které se soustředí spíše na celá společenstva mravenců a nabízení základních živin, které by umožnily jednoduché srovnání nejen v rámci určité lokality, ale i globální (Peters a kol., 2014; Fowler a kol., 2014). Při terénním pokusu Fowlera a kol. (2014) se procento návštěv (kolik návnad z celkového množství bylo mravenci navštíveno) významně lišilo mezi čtyřmi typy potravy a třemi biotopy. Napříč všemi biotopy se zdály být nejvíce limitujícím zdrojem sacharidy (průměrná návštěvnost $61\% \pm 3$), následovaly oleje ($39\% \pm 3$), aminokyseliny ($29\% \pm 3$) a NaCl ($16\% \pm 3$). Procento návštěv se také lišilo mezi jednotlivými biotopy: mravenci navštívili více než polovinu návnad na zemi ($62\% \pm 2$), zatímco na keřích a stromech pouze čtvrtinu ($25\% \pm 2$, respektive $22\% \pm 2$). Nicméně, interakce mezi typem potravy a biotopy byla významná, což naznačuje, že využívání zdrojů nebo limitace v mravenčích komunitách není nezávislá na biotopu.

Peters a kol. (2014) testovali, zda se potravní preference mravenců budou měnit spolu s nadmořskou výškou a mezi územními režimy (území využívané a nevyužívané člověkem). Jako návnada bylo použito šest různých živin [sacharidy (CHO), aminokyseliny, mix CHO-aminokyseliny, NaCl, H₂O a lipidy, tj. stejný protokol jako v experimentální části této diplomové práce]. Celkem byli mravenci nalezeni na 450 ze 1440 umístěných návnad. Napříč všemi sledovanými stanovišti preferovaly mravenčí komunity CHO-aminokyselinové návnady (134 výskytů) a CHO návnady (133 výskytů), následované lipidy (96 výskytů), aminokyselinami (62 výskytů), NaCl (55 výskytů) a H₂O (36 výskytů). Výsledky ukázaly, že relativní využití živin se silně měnilo spolu s nadmořskou výškou i využitím půdy.

Podobné studie provedené v přírodě na našich druzích mravenců chybí s výjimkou

několika srovnání aktivity druhů na tuňákové vs. cukerné návnadě (Véle a kol., 2009; Czechowski kol., 2013). Při studiu konkurence dvou teritoriálních druhů (*Formica polyctena* a *Lasius fuliginosus*) a jejich vlivu na výskyt dalších mravenců byly hodnoceny potravní preference. Byly zaznamenány významné rozdíly v potravních preferencích tří nejhojnějších druhů. *Lasius fuliginosus* preferoval tuňáka před medem. *Formica polyctena* také preferoval tuňáka, ale v menší míře než u předchozího druhu. *Myrmica spp.* preferoval ve všech případech med před tuňákem (Czechowski kol., 2013). Podobně při studii porovnávající tři metody odběru vzorků mravenců prováděné v České republice byly druhy a počty mravenců na návnadách silně ovlivněny typem návnady: rod *Myrmica* preferoval med, zatímco mravenci podčeledi Formicinae upřednostňovali tuňáka (Véle a kol., 2009).

2.4.3 Směr budoucích výzkumů

Většina dosud provedených studií v přírodě spíše nabízí „přirozenou potravu“, která je směsí více základních živin (nežli nabízení živin odděleně), případně tuňákovou nebo jinou konzervu jako zdroj bohatý na většinu látek včetně lipidů (Chong a Lee, 2006; Velé a kol., 2009; Czechowski kol., 2013) (viz také výše). Takové studie mají velký význam pro studium určitého druhu mravence a lokality, ale neumožňují snadné porovnání výsledků mezi různými společenstvy a habitaty. Dále použití zcela různých typů návnad znesnadňuje interpretaci pro rozdíly mezi mravenci v globálním měřítku.

Stejně jako ostatní živočichové, i mravenci potřebují ve své potravě vhodnou vyváženost bílkovin, sacharidů a lipidů. Otázka tedy zní, zda-li mohou svou stravu a živiny bilancovat. V laboratorních podmínkách byli mravenci schopni vybrat si potravu, která poskytovala vhodnou škálu živin, složení této potravy je však většinou umělé a často obsahující směs více živin (Baker a kol., 1985; Lee, 2002; Portha a kol., 2004; Eow a kol., 2005) a výzkumy v přírodě jsou vzácné.

Je třeba poznamenat, jak z výše uvedené literatury vyplývá, že je ale mnoho faktorů, které by měly dobře navrhované experimenty týkající se potravní preference mravenců vzít v úvahu, od nutričních požadavků, předchozích potravních zkušeností až po přítomnost larev v hnízdě. A tím tento výčet nekončí, jelikož roli hrají i sezónní změny, rozdíly mezi životními prostředími a druhy mravenců. Některé druhy například mohou vyžadovat potravu v závislosti na určité denní či roční době. Nemůžeme opomenout ani vlivy konkurence jiných mravenců či jiného hmyzu, či vlivy abiotické (teplota, vlhkost), u kterých bylo dokázáno, že mohou ovlivnit potravní aktivitu mravenců a tím případně i jejich zastoupení na experimentální návnadě. Mravenci se mohou stát méně selektivními tehdy, pokud dlouho

nemohou sehnat žádnou potravu. Při vyhladovění mohou přejít na potravu, kterou by jinak odmítali. Kromě toho je také důležitá dostupnost jednotlivých složek potravy v okolí hnízda.

Je jasné, že žádná jednotlivá studie ale nemůže vzít v úvahu všechny tyto výše zmíněné faktory. Záleží také na úrovni výzkumu (zda se otázky preference týkají spíše populační úrovně, či kolonií určitého druhu nebo se výzkum zabývá spíše otázkami na úrovni společenstev). Jednoduché experimenty opakovatelné ve stejném designu v různých prostředích (potažmo i biomech) a na různých taxonech mravenců (Peters a kol., 2014; Fowler a kol., 2014) by ale znamenaly významný posun ve znalosti té problematiky na úrovni právě celých mravenčích společenstev a umožnily srovnání i evolučně-ekologické v rámci skupiny v globálním měřítku.

3 Experimentální část

3.1 Úvod k experimentu

Cílem experimentu bylo otestovat preferenci živin středoevropských druhů mravenců v České republice v závislosti na sezóně, habitatu a koncentraci nabízených živin. Experiment probíhal v návaznosti na globální studii, tzv. „Global ant picnic project“. Této studii se zúčastnilo mnoho vědců po celém světě a data se v současné době připravují. Autorem základního designu pokusu pro preference živin mravenci je prof. Nathan Sanders a kol. z USA (Peters a kol., 2014). Výsledky našeho experimentu jsou v další části práce (viz kapitola 3.6 Diskuze) diskutovány s aktuálními studiemi využívajícími stejnou metodiku v jiných geografických oblastech (Peters a kol., 2014; Fowler a kol., 2014).

3.2 Metodika

Principem základního designu pokusu, vycházejícího z výše uvedených studií, je nabídnutí 6 různých druhů návnad [voda, 1% sůl, olivový olej, 20% aminokyselina glutamin, imitace medu (10% sacharóza, 10% aminokyselina) a 20% sacharóza] mravencům. Přibližně 20 ml roztoku bylo připraveno do 50 ml plastové epruvety uzavřené vatou nasáklou roztokem. Tyto návnady se umístily zcela náhodně (5 m od sebe) do transektu, každá návnada v pěti opakováních (celkem 30 návnad; délka transektu 150 m). Celkem bylo provedeno ve spolupráci s několika dalšími pracovníky 15 základních transektů. V rámci našeho pokusu jsme použili také ještě rozšířený design a navýšili nabídku návnad o různé koncentrace soli a sacharózy u dalších 9 transektů (Obr. 1, Příloha 1, celkem 60 návnad). Kromě 1% soli se použila koncentrace 0,5% a 2%. U imitace medu se použila návnada obsahující 10% sacharózy a 10% aminokyseliny. A sacharóza byla doplněna o koncentraci 2% a 10%. Tyto návnady se umístily náhodně střídavě nalevo či napravo (cca 2 m) od nabídky totožné jako u základního protokolu. Celkem bylo tedy provedeno 24 transektů (viz Příloha 1 a 2).

Pokus se prováděl v zalesněných až otevřených habitatech v několika částech České republiky (Příloha 1). Zalesněné části byly lesy smíšeného až jehličnatého typu (16 lokalit), v nadmořských výškách 220 - 880 m.n.m. Otevřené habitaty (8 lokalit) představovaly rozhraní les/louka nebo louky a pastviny (Příloha 2). Návnady se pokládaly v čase 10:00 až 17:30, kdy byla nejvyšší aktivita mravenců a to v denních rozmezích teplot minimálně 20°C a maximálně 35°C (Tab. 1). Návnady se po dvou hodinách sbíraly s nachytnými mravenci uvnitř lahviček a pouze mravenci nacházející se uvnitř lahvičky v čase kontroly byly

uvažovány pro výsledky experimentu. V průběhu pokusu se zapisoval čas, datum, teplota, nadmořská výška, typ habitatu, konkrétní lahvičky, pracovníci a případné poznámky s netypickými okolnostmi v blízkosti návnady. Následně se v laboratoři mravenci spočítali a konzervovali v lihu v 2ml epruvetách a pomocí Binolupy Olympus SZ51 se roztřídili do jednotlivých druhů a jedinci spočítali. Mgr. Pavel Pech, Ph.D. odborně mravence zkontroloval a opravil špatně určené druhy, jelikož určení některých našich druhů je obtížné.

Výsledky se zapsaly do tabulky programu Excel k dalšímu zhotovování výsledků a připravování grafických a tabulkových výstupů pomocí programu STATISTICA 12 (anglická verze). Pro účely této práce byly zanedbány možné vlivy a variabilita uvnitř jednotlivých transektů, kdy samotné transektly byly uvažovány jako nezávislá pozorování (celkem 23; Příloha 2). Ve všech statistických analýzách byla použita abundance mravenců na návnadě jako závislá proměnná, která byla transformována na logaritmické škále $\log(n+1)$ a spočítán její aritmetický průměr pro každý transekt a typ návnady. Testován byl nejprve vliv typu návnady (FOOD = šest hladin), sezóny (jaro vs. léto) a habitatu (otevřený vs. zalesněný) a jejich vzájemných interakcí (Tabulka 1, Příloha 1; data za 23 transektů). Následovaly analýzy faktoru FOOD separátně provedené na čtyřech nejpočetnějších druzích mravenců, kteří tvořili většinu počtu nalezených mravenců (Obr. 2). Rozšířený design byl následně použit i pro zhodnocení vlivu různých koncentrací soli a sacharózy a aditivního testu bílkoviny (Obr. 10; tři různé hladiny FOOD; data z 9 transektů). Pro všechny analýzy byla použita ANOVA opakovaných měření, jelikož jak hodnoty za jednotlivé typy návnad v základním designu pro každý transekt („šestice“), tak různé koncentrace použité v rozšířeném protokolu, („trojice“) nebyly navzájem nezávislé. V případě průkazného výsledku na hladině signifikance $\alpha = 0.05$ byl rovněž proveden Tukey post-hoc test pro srovnání jednotlivých hladin faktoru FOOD na stejné hladině průkaznosti. V grafických výsledcích práce jsou pro jednoduchost používány pouze zkratky nabízených návnad dle Obr. 1.

3.3 Výzkumné otázky

Otázky I (základní protokol)

- Jakou základní živinu mravenci nejvíce preferují? (kontrola: voda)
- Mění se preference v závislosti na druhu mravence a prostředí, kde žije (zalesněné vs. otevřené stanoviště)?
- Liší se preference v průběhu roku (jaro vs. léto)?

Otázky II (rozšířený protokol, srovnání různých koncentrací)

- Mění se preference soli a cukru v závislosti na jejich různé koncentraci?
- Preferují mravenci skutečně „med“ nebo pouze jeho cukernou složku (hraje aminokyselina vůbec nějakou roli)?

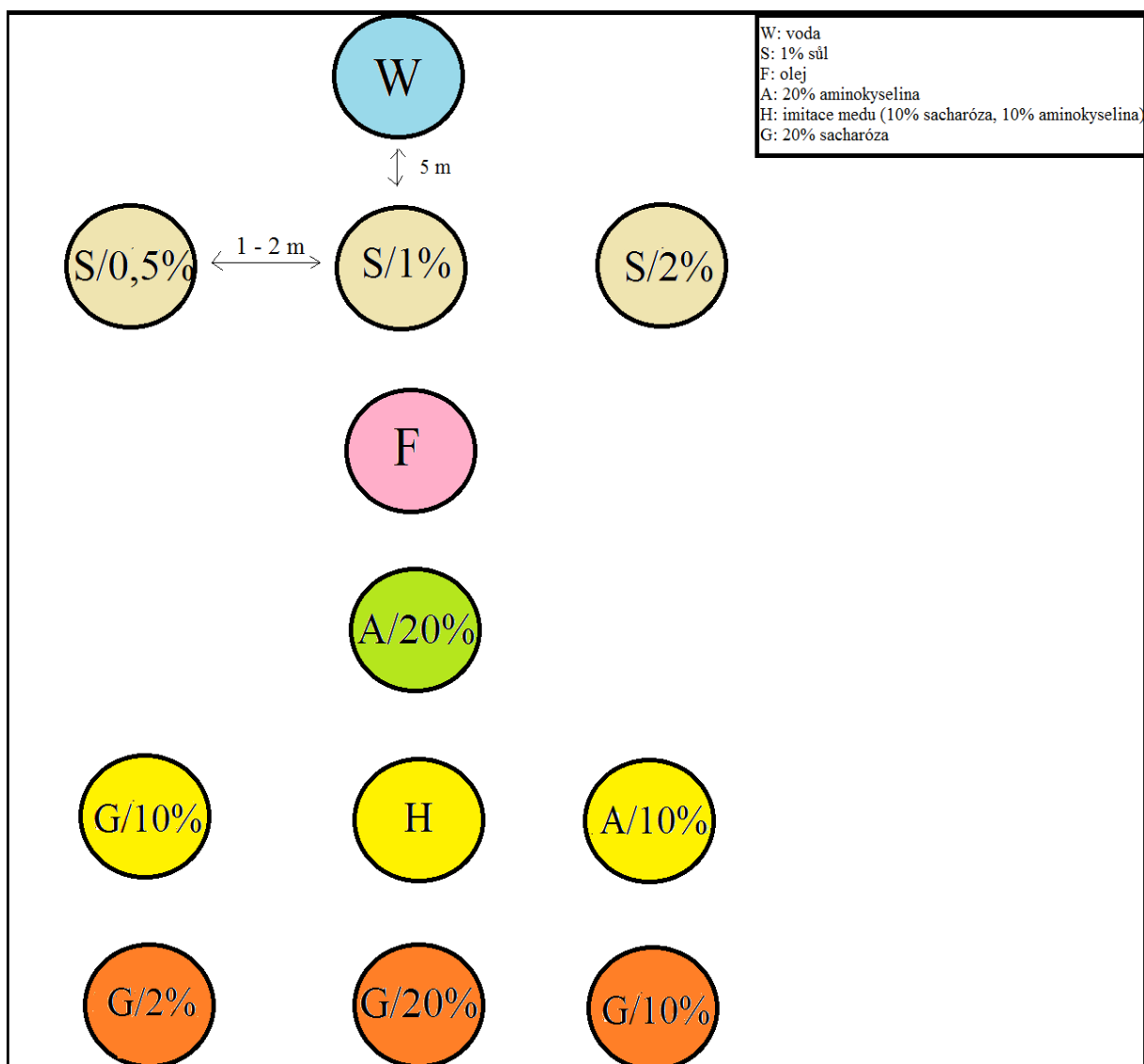
3.4 Výsledky

Celkem proběhlo 24 transektů (viz Příloha 2) na území České republiky (viz Příloha 1), z nichž 15 bylo podle základního protokolu a 9 mělo přidané koncentrace dle rozšířeného designu (Obr. 1.). Transekt číslo 7 se neuvažoval, jelikož jako jediný proběhl v horské oblasti s nízkou teplotou a žádní mravenci se nenachytili. Dohromady bylo vyhodnoceno tedy 690 návnad podle základního protokolu, z nichž bylo celkem 187 navštívených mravenci (27%). Zaznamenáno bylo na nich 26 druhů mravenců. Z tohoto množství činilo cca 80% čtyři druhy mravenců: *Formica polycтена*, *Myrmica ruginodis*, *Temnothorax crassispinus* a *Myrmica rubra*.

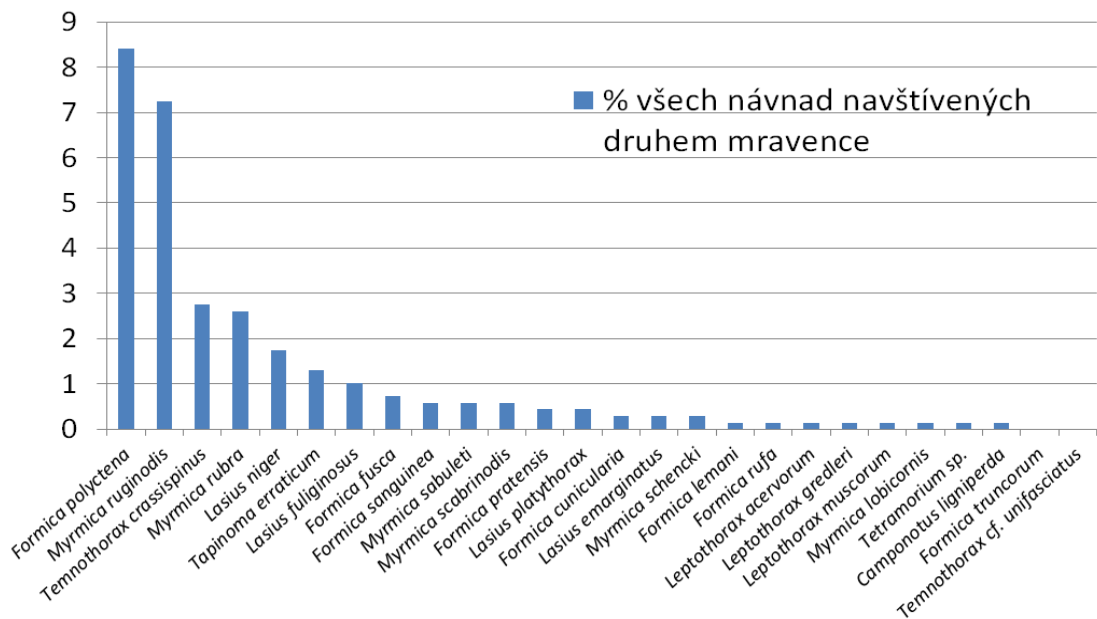
Vliv nabízené potravy (FOOD) byl vysoce průkazný ($F = 16,982$, $p = 0,000$), jelikož mravenci preferovali sacharózu a imitaci medu signifikantně více než ostatní nabízené typy návnad (Obr. 3). Nicméně, ani sezóna ani habitat neměly na preferenci vliv a rovněž vzájemné interakce všech tří testovaných faktorů neměly žádný průkazný efekt (Tab. I). Co se týče preference porovnané pro čtyři nejpočetnější druhy, druh *Formica polycтена* preferoval nejvíce sacharózu, imitaci medu a sůl, přičemž ale chodil na všechny návnady (s výjimkou nulové abundance na oleji) efekt FOOD nebyl prokázán ($F = 1,555$, $p = 0,193$) (Obr. 4). *Myrmica ruginodis* významně preferovala sacharózu a imitaci medu (Obr. 5) stejně jako *Temnothorax crassispinus*, který o něco více preferoval ale imitaci medu (Obr. 6). U druhu *Myrmica rubra* se taktéž projevila preference sacharózy a imitace medu, nicméně její vliv nebyl statisticky průkazný ($F = 1,930$, $p = 0,112$) (Obr. 7).

U rozšířeného designu jsem testovala různou koncentraci soli a cukru a její vliv na preference návnad mravenci. Výsledky ukázaly, že jednotlivé koncentrace soli (Obr. 8) a koncentrace sacharózy (Obr. 9) neměly žádný statisticky průkazný vliv na výběru návnady o různé koncentraci mravenci (sůl: $F = 0,242$, $p = 0,784$; sacharóza: $F = 0,290$, $p = 0,074$). U imitace medu pak aditivita aminokyseliny nebyla prokázána ($F = 4,563$, $p = 0,013$), naopak mohla mít i mírně dokonce negativní efekt, který ale nevyšel průkazný (Obr. 10). Mravenci preferovali u tohoto testu nejvíce samotnou sacharózu, a to podobně silně jako i u předcházejícího testu (srovnej Obr. 9 a 10).

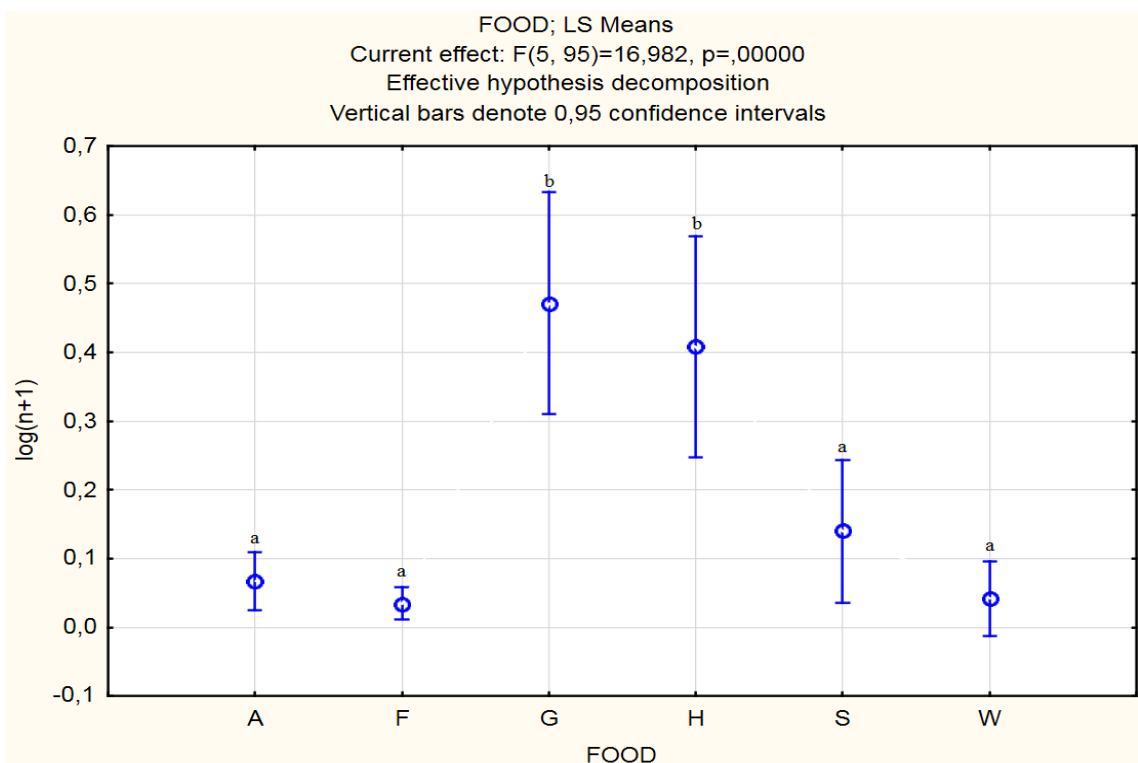
3.5 Obrázky



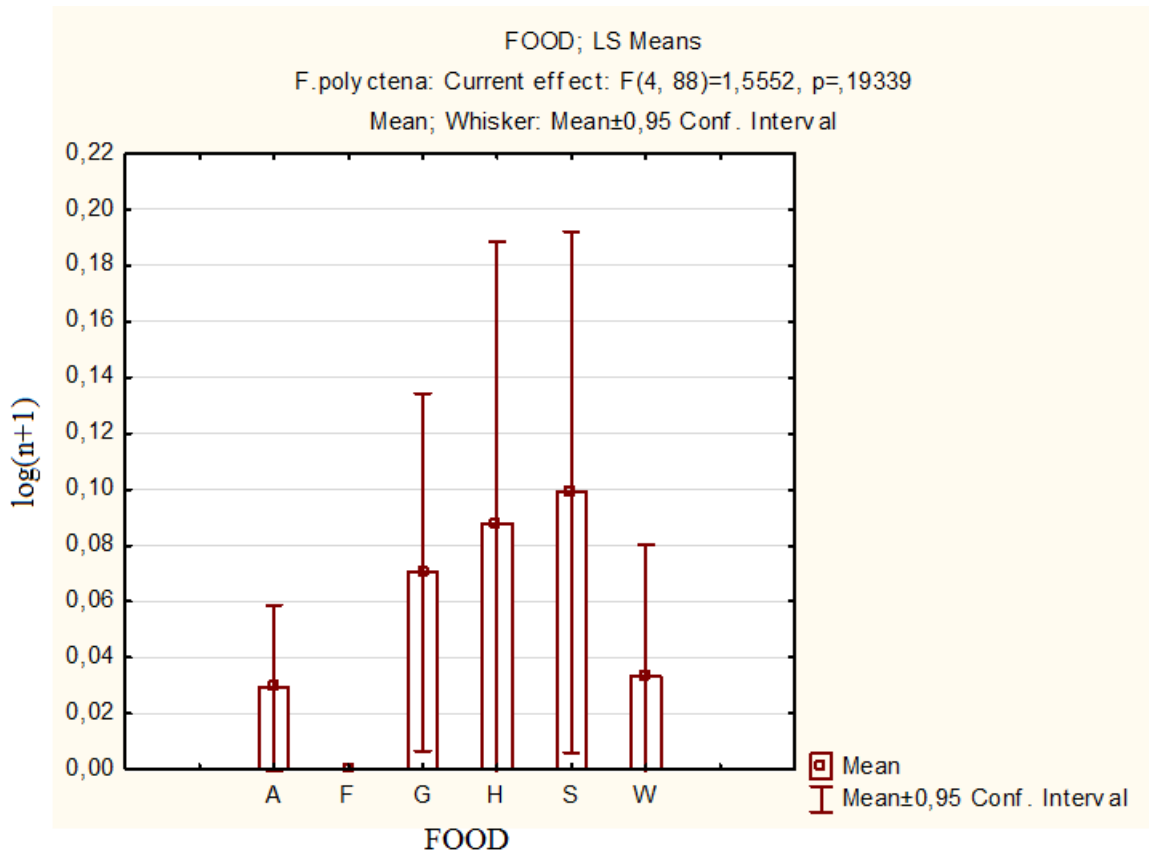
Obr. 1.: Diagram transektu základního designu (řada uprostřed), rozšířeného designu s přídatnými koncentracemi (pravá a levá řada) a použitých zkratk pro jednotlivé druhy návnad. Rozložení pastí je pouze ilustrativní, zcela náhodně bylo opakováno pětkrát podél 150 m transektu (celkem 30 nebo 60 návnad, viz Metodika).



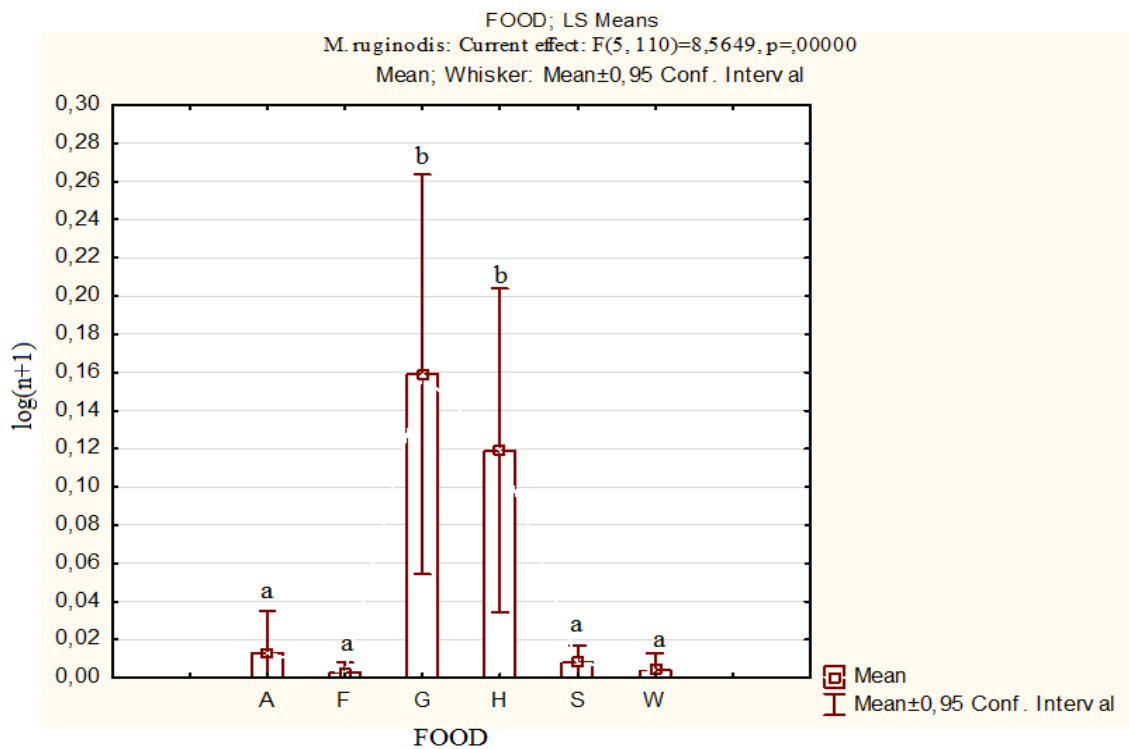
Obr. 2.: Graf vyjadřující % všech návnad navštívených určitým druhem mravence (zahrnuto všech 26 druhů chycených v základních transektech).



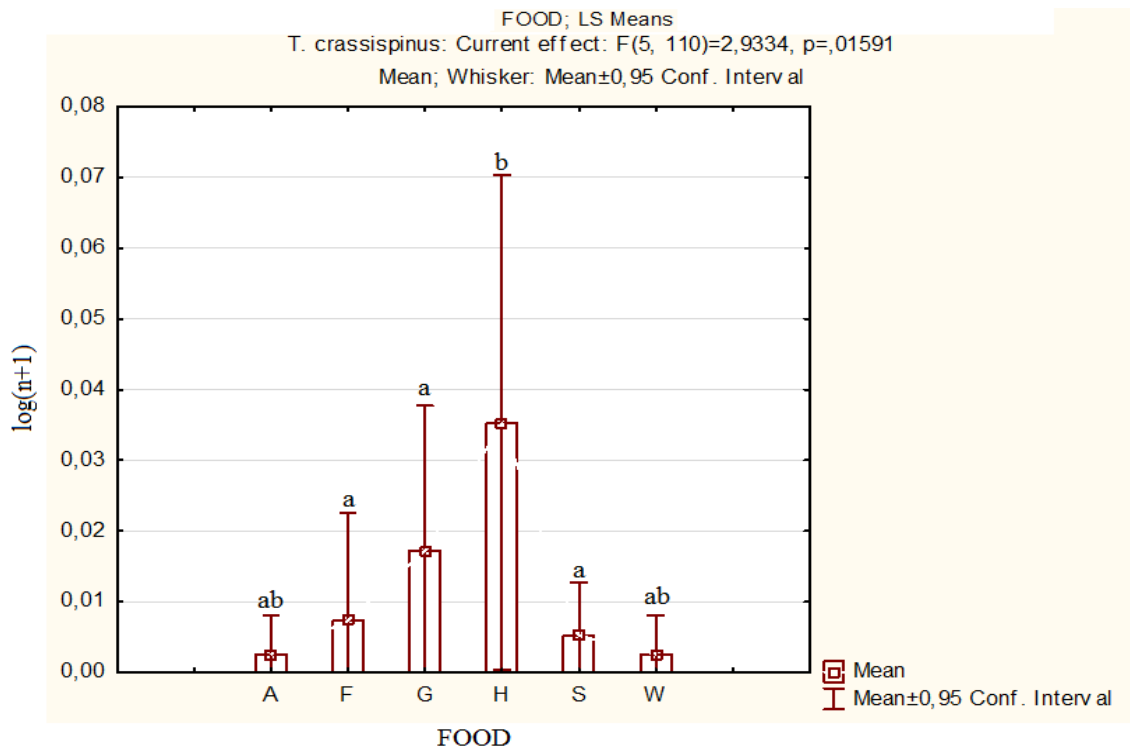
Obr. 3.: Test preferencí všech návnad (efekt „FOOD“) mravenci (průměr za 23 základních transektů, zlogaritmované hodnoty abundancí).



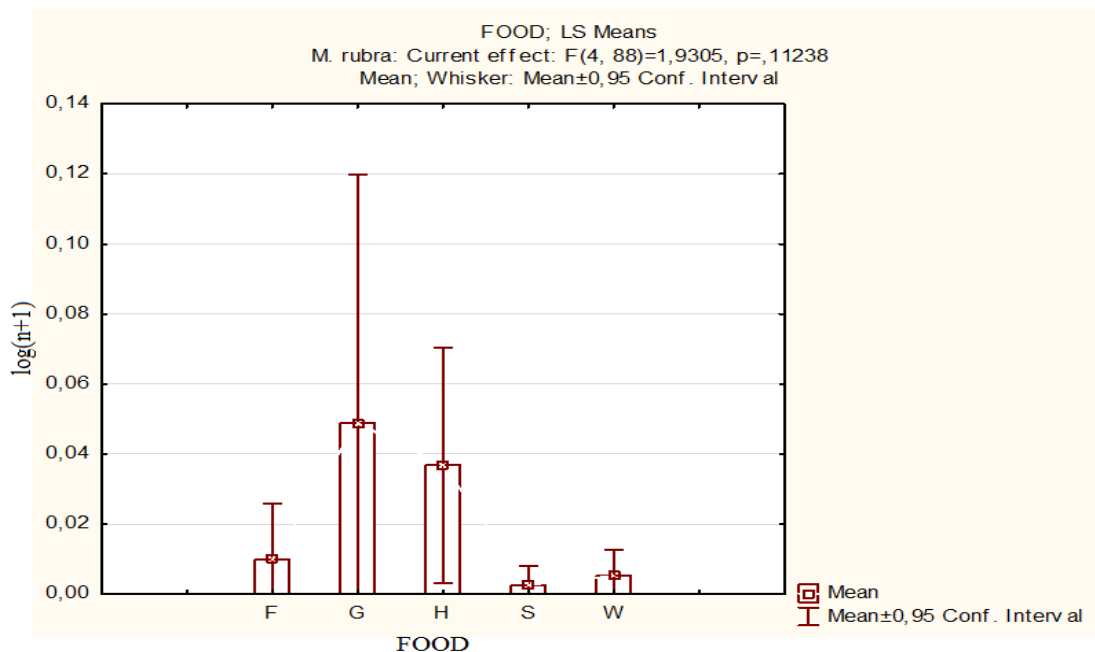
Obr. 4.: Test preferencí návnad (efekt „FOOD“) druhem *Formica polyctena* (průměr za 23 základních transektů, zlogaritmované hodnoty abundancí; návnada „F“ vyloučena z analýzy pro nulovou abundanci).



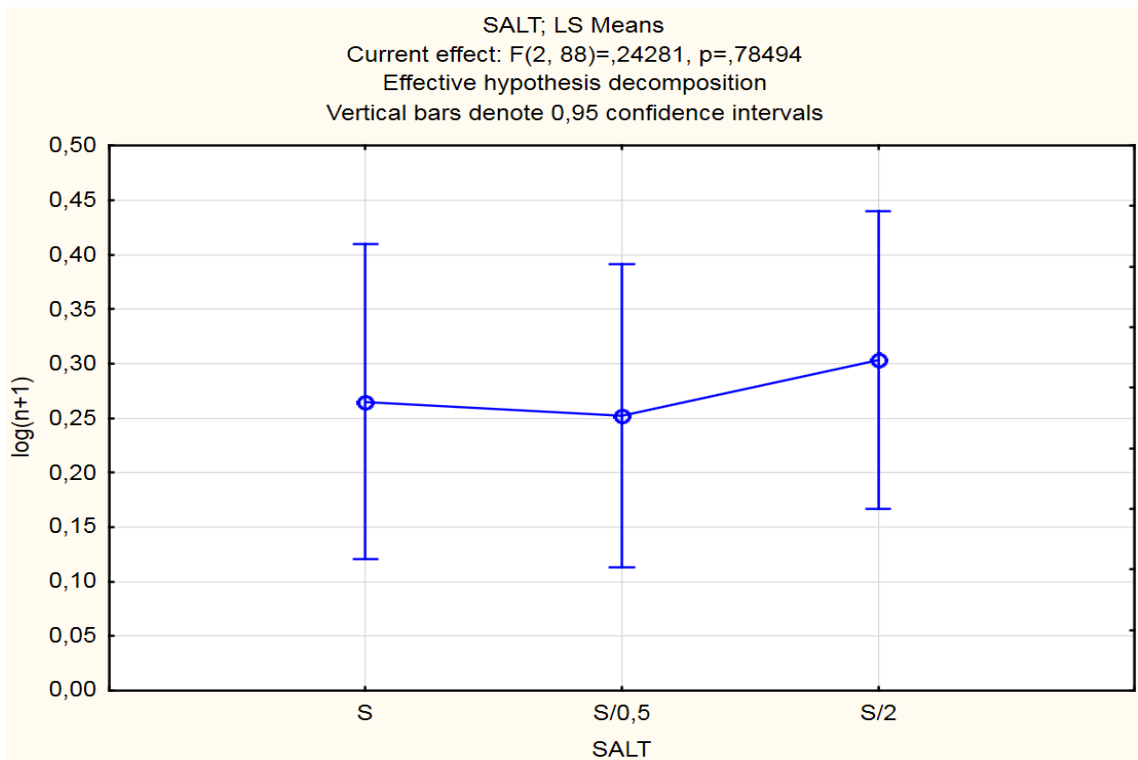
Obr. 5.: Test preferencí návnad (efekt „FOOD“) druhem *Myrmica ruginodis* (průměr za 23 základních transektů, zlogaritmované hodnoty abundancí).



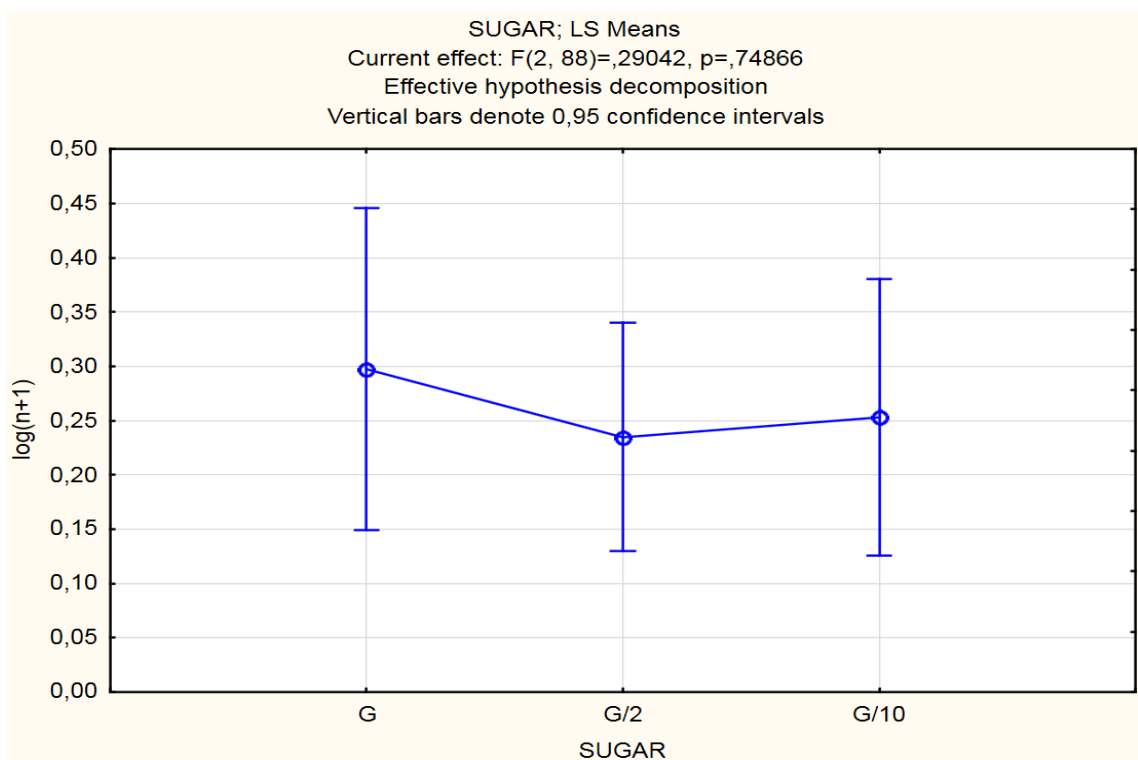
Obr. 6.: Test preferencí návnad (efekt „FOOD“) druhem *Temnothorax crassispinus* (průměr za 23 základních transektů, zlogaritmované hodnoty abundancí).



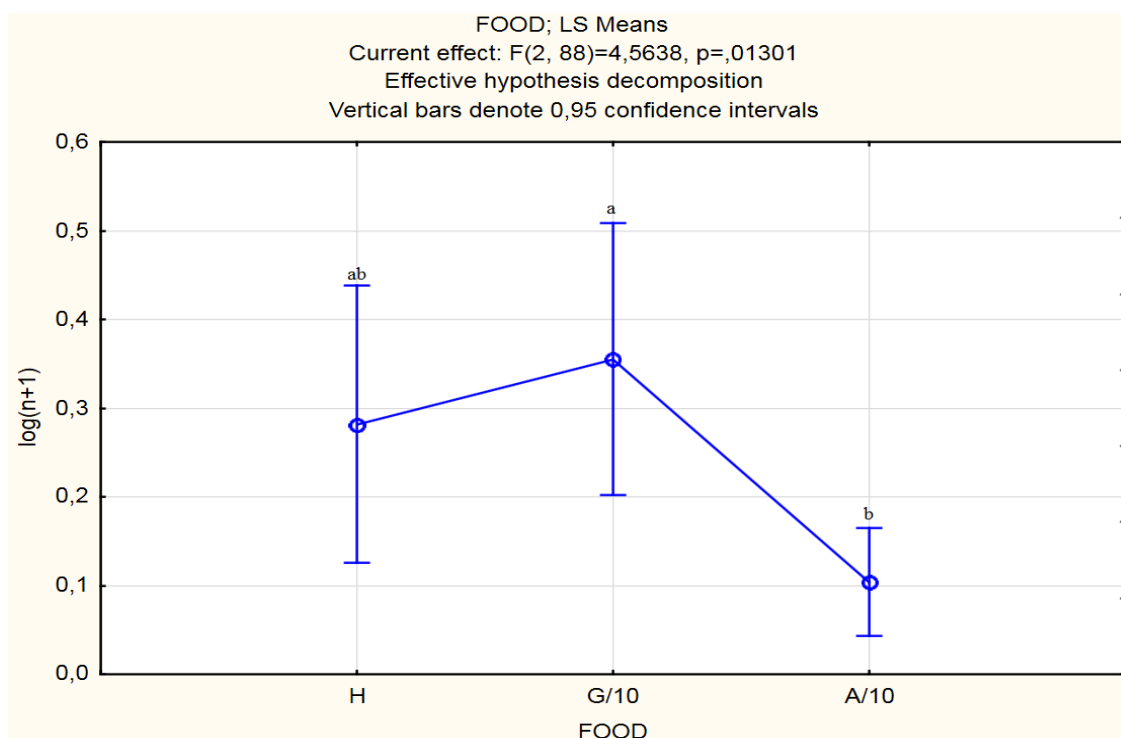
Obr. 7.: Test preferencí návnad (efekt „FOOD“) druhem *Myrmica rubra* (průměr za 23 základních transektů, zlogaritmované hodnoty abundancí; návnada „A“ vyloučena z analýzy pro nulovou abundanci).



Obr. 8.: Test preference tří různých koncentrací soli (NaCl) mravenci na rozšířených transektech (zlogaritmované hodnoty abundancí na návnadách).



Obr. 9.: Test preference tří různých koncentrací sacharózy mravenci na rozšířených transektech (zlogaritmované hodnoty abundancí na návnadách).



Obr. 10.: Test aditivního efektu aminokyseliny: preference imitace mezi mravenci (H) a jeho dvou složek nabízených odděleně (10% aminokyselina a 10% sacharóza). Data z rozšířených transektů (zlogaritmované hodnoty abundancí na návnadě).

3.6 Tabulky

Tab. I.: Výsledky statistického zhodnocení preferencí všech návnad mravenci. Testován byl vliv typu návnady „FOOD“, sezóny a druhu habitatu a vzájemných interakcí těchto faktorů (průměry za každý z 23 základních transektů, zlogaritmované hodnoty abundancí).

| | SS | Degr. Of Freedom | MS | F | P |
|---------------------|----------|------------------|----------|----------|------------|
| Intercept | 4,242342 | 1 | 4,242342 | 52,26086 | 0,000001 |
| Habitat | 0,063619 | 1 | 0,063619 | 0,78372 | 0,387073 |
| Season | 0,085501 | 1 | 0,085501 | 1,05328 | 0,317642 |
| Habitat*Season | 0,00367 | 1 | 0,00367 | 0,04521 | 0,833881 |
| Error | 1,542349 | 19 | 0,081176 | | |
| FOOD | 3,583627 | 5 | 0,716725 | 16,9817 | < 0,000001 |
| FOOD*Habitat | 0,266911 | 5 | 0,053382 | 1,26481 | 0,285578 |
| FOOD*Season | 0,216302 | 5 | 0,04326 | 1,02499 | 0,407461 |
| FOOD*Habitat*Season | 0,036685 | 5 | 0,007337 | 0,17384 | 0,971736 |
| Error | 4,009547 | 95 | 0,042206 | | |

3.7 Diskuze

Jednou ze základních otázek našeho experimentu bylo, jakou živinu budou mravenci preferovat. Výsledky ukázaly, že nejvíce preferovanou potravou byla sacharóza a imitace medu. Toto zjištění je v souladu se studií Dussoutoura a Simpsona (2009), podle které, pokud mají mravenci na výběr, dávají přednost potravě na sacharidové bázi. Literatura uvádí, že se obecně u hmyzu kvantitativní požadavky na sacharidy liší v závislosti na věku, pohlaví a stupni metamorfózy (Rockstein, 1978) a že většina dospělých jedinců potřebuje sacharidový zdroj energie (Nation, 2002). Jak se zdá, toto tvrzení by mohlo platit především pro mravence temperátního pásma, u kterých se v souladu s výsledky této práce ukazuje, že jejich dělnice využívají ze všech živin nejvíce sacharidy jako zdroj pohotové energie (Markin, 1970; Brian a Abbott, 1977; Abbott, 1978; Sorensen a Vinson, 1981; Howard a Tschinkel, 1981; Sorensen a kol., 1985; Hölldobler a Wilson, 1990; Cassil a Tschinkel, 1999; Lach a kol., 2010). Zatímco dělnice potřebují potravu pouze k udržení tělesných funkcí, pro larvy je potrava důležitá především vzhledem k jejich růstu a složení biomasy kukly (Lach a kol., 2010; Schmickl a Crailsheim, 2004; Cassil a Tschinkel, 1999; Seeley, 1995; Hölldobler a Wilson, 1990), což mimo jiné znamená, že královny a larvy vyžadují větší přísun bílkovin, než-li dělnice (Markin, 1970; Brian a Abbott, 1977; Abbott, 1978; Sorensen a Vinson, 1981; Howard a Tschinkel, 1981; Sorensen a kol., 1985; Hölldobler a Wilson, 1990; Cassil a Tschinkel, 1999; Lach a kol., 2010). Důsledkem, možná i příčinou toho je, že dělnice, na rozdíl od larev, mají výrazně menší schopnost trávit bílkoviny (Petralia a kol., 1980; Glancey a kol., 1981; Hölldobler a Wilson, 1990). Podle Dussoutoura a Simpsona (2009) souvisí výběr potravy u mravenců s přítomností larev v kolonii. Při jejich nepřítomnosti preferovali mravenci cukr oproti bílkovinám, což by potvrdzovalo výše zmíněná fakta ohledně toho, že samy dělnice upřednostňují sacharidy. Stejná studie také uvádí, že nadbytečná konzumace bílkovin může být pro dělnice škodlivá. Nicméně je rovněž známo, že dělnice reagují na potřeby potravy v kolonii (tj. larev a královen), nejen na svou vlastní, jelikož larvy a královnu krmí (Christensen a kol., 2010). Rovněž i u temperátních druhů existují preference i pro zdroje bohaté na aminokyseliny a rostlinné oleje jako je mrtvý hmyz nebo semena rostlin (Fowler a kol., 2014) a izotopové studie naznačují rovněž poměrně velké rozdíly v potravních nárocích mezi druhy běžných střeoevropských rodů mravenců (Fiedler a kol., 2007). Proto nalezená poměrně konzistentní preference pro cukry v mojí práci je z tohoto pohledu zajímavá, jelikož variabilita v preferencích by se dala očekávat přeci jen vyšší.

Některé nedávné studie (Arcila Hernández a kol., 2012; Peters a kol., 2014; Fowler a kol., 2014) ukazují u mravenců velkou globální variabilitu ve výběru potravy, od

nejsilnějších preferencí soli (limitace sodíkem) a i významnější vliv bílkovin a aminokyselin v těchto studiích, až po preferenci olejů před samotnými cukry (T. Fayle nepubl. data). Otázkou je, co tyto změny v rámci různých ekosystémů způsobuje. Je pravděpodobné, že vlivů, které se těchto změn účastní, je celá řada. Prvně je třeba se podívat na to, jaké druhy mravenců v těch kterých oblastech žijí. Naše druhy mravenců jsou nejčastěji omnivorní (Sadil, 1955), existuje pouze velmi málo druhů specializujících se na určitou potravu, přičemž většina druhů často využívá medovici jako důležitý zdroj potravy (Vysoký a Šutera, 2001). Jak je známo, devadesát až pětadevadesát procent hmotnosti sušiny medovice tvoří cukry (Hölldobler a Wilson, 1997), mezi nimiž nechybí ani sacharóza nabízená v rámci našeho pokusu. To by mohlo být hlavním vodítkem k tomu, proč naše druhy mravenců preferují ze všech nabízených živin právě cukry. Naproti tomu u tropických a mediteránních mravenců se často objevují různé potravní specialisté, od predátorů přes mrchožrouty až po specializované myrmekochorní druhy či pěstitele hub (Hölldobler a Wilson, 1990). Tito mravenci mají pravděpodobně jinak stavěnou trávicí soustavu než ostatní mravenci, která jim umožňuje přijímat také jinou potravu, případně mají různé druhy adaptací na různé druhy potravy. O tom, jak tyto mravenci tráví, toho však není příliš známo. Vše jsou tedy pouze spekulace založené na domněnkách, které by stálo za to dále prozkoumat v budoucnu i v evolučně-ekologickém kontextu.

Jednou z příčin odlišnosti preferované potravy u nás v porovnání s jinými oblastmi by mohla být její dostupnost. Je zřejmé, že ne ve všech geografických oblastech mají mravenci přístup k běžně dostupným složkám potravy, nehledě na to, že v některých prostředích, ve kterých se mravenci vyskytují, může být jakákoliv potrava vzácná, a proto se v takových podmínkách mohou stát mravenci méně vybíraví nebo mohou upřednostňovat živiny, které by za jiných podmínek v přírodě tolik nenacházeli, jako například lipidy (Peters a kol., 2014). Např. v tropech mají mravenci přístup k vybrané potravě po celý rok a je jí dostatek. Mnohem větší roli tam hraje konkurence (Blüthgen a Fiedler, 2004b). Vše závisí na podmínkách prostředí. Jako ostatní živočichové, i mravenci se musí přizpůsobit prostředí, ve kterém žijí.

Mnoho studií je věnováno spíše jednotlivým druhům mravenců či hnízdům, nikoliv celým společenstvům mravenců zkoumaných na velké šíři transektů. Jednou z mála výjimek je studie Fowlera a kol. (2014). Podle výsledků této studie jsou cukry limitující živinou v temperátních lesích. Autoři také souhlasí s myšlenkou, že mravenci nejvíce preferují složky potravy, které jsou pro ně nejméně dostupné (Kaspari a kol., 2008). Pokud jde o výběr potravy, preferovali mravenci napříč všemi biotopy (země, křoví, stromy) cukr, což se

shoduje také s výsledky našeho pokusu. Avšak kromě toho vykazali mravenci preference i pro další složky potravy, jako je olej a také pak aminokyseliny. Tento trend se objevil především u zemního biotopu. Příčinou toho by mohly být taxony mravenců vyskytujících se v tomto prostředí. Zejména pak druhů živičích se semeny (rod *Aphaenogaster*). V další podobné studii (Peters a kol., 2014) prováděné podél výškového gradientu hory Kilimandžáro preferovali mravenci nejvíce cukr, stejně jako v našem experimentu. Mravenci však byli limitováni různými zdroji v různých výškách. Níže mravenci využívali především zmíněné cukry, zatímco ve vyšších polohách se staly důležitým zdrojem lipidy, které jsou důležitou složkou tepelné izolace a akumulace energie, zejména v době nízké dostupnosti potravy (Heinze a kol., 2003). Aminokyselina glutamin byla velmi málo preferována v porovnání se sacharózou a náhražkou medu, což rovněž koresponduje s našimi výsledky, které ukázaly, že mravenci aminokyselinu (glutamin) příliš nepreferovali. Glutamin byl také využit i při jiných studiích, např. (Blüthgen a Fiedler, 2004b; Peters a kol., 2014) s podobnými výsledky, kdy mravenci o něj nejevili příliš velký zájem. Nicméně v těchto pracích byla tato aminokyselina pořád preferována výrazně více než kontrolní voda. Toto se v našich experimentech neprokázalo, kde překvapivě rovněž olej, který u zejména tropických mravenců je často preferovanou složkou, byl navštěvován vůbec nejméně.

Mravenci nejsou všude limitováni stejným zdrojem potravy, jak dokazují mnohé studie (Kaspari a Yanoviak, 2000; Kaspari a kol., 2008; Arcila Hernández a kol., 2012). Například při výzkumu v tropech (Kaspari a Yanoviak, 2000) dávali mravenci přednost bílkovinám před cukry. Jestliže přihlédneme k faktu, že, jak si mnozí odborníci myslí, se většina zde žijících druhů živí jako predátoři, nejsou tyto výsledky až tak překvapivé. Některé prameny však tuto teorii vyvrací (Davidson a kol., 2003) s tím, že mnoho mravenců v tamních oblastech působí jako skrytí herbivoři, tudíž nemusí být přísun dusíku těchto druhů tak značný jak se předpokládalo. Další studie (Kaspari a kol., 2008; Arcila Hernández a kol., 2012) ukazují, že mravenci mohou být limitováni rovněž solí (NaCl). Tato potřeba, především pro sodík, může být vysvětlena jeho nedostatkem v potravě v tropických lesích, případně také v půdě (Kaspari a kol., 2010). V experimentech této práce jsme výraznější preference pro sůl a tedy podporu hypotézy limitace sodíkem nenalezli, i když výraznější preference pro tuto látku byla pozorována v lesním habitatu u druhu *Formica polyctena* na některých návnadách (místa akumulace mnoha jedinců).

Naše výsledky dále odhalily, že mravenci preferovali sacharózu a imitaci medu, a to bez ohledu na sezonu a stanoviště a preference cukerné složky, tak se zdá opravdu velmi konzistentní, minimálně v běžných typech prostředí, kde byly návnady umístěny. Některé

studie na mravencích se zabývaly vlivem sezonality na potravní chování. Zatímco některé z nich tyto závislosti nepotvrdily, jako například Cook a kol. (2011), při jejichž pokusu upřednostňovali mravenci na podzim i v létě stravu založenou na sacharidech. Některé naopak změny v preferenci potravy v průběhu roku potvrdily (David a Venkatesha, 2013). Stejná variabilita byla pozorována mezi studii, i co se týče vlivu stanoviště na preferenci potravy. Některé studie tyto vlivy potvrzují, především jedná-li se o rozdíly mezi zemními a stromovými biotopy (Kaspari a Yanoviak 2000, 2001; Hahn a Wheeler, 2002; Fowler a kol., 2014), kdežto některé studie tyto rozdíly nepozorovaly ani v tropech (Arcila Hernández a kol., 2012).

Jednou z otázek, kterou jsem si položila před začátkem pokusu, bylo, jestli se bude preference potravy lišit v závislosti na druhu mravence. Výsledky ukázaly, že preference se mezi čtyřmi nejpočetnějšími druhy lišila. *F. polycтена* preferoval sůl, imitaci medu a sacharózu v tomto pořadí, avšak mezi těmito zdroji nebyly nalezeny statistické rozdíly, proto se dá říci, že mezi těmito živinami nerozlišoval. Olej tento druh kompletně ignoroval. *M. ruginodis* dával ze všech zdrojů nejvíce přednost sacharóze a imitaci medu. Ostatní zdroje byly na velmi nízké úrovni jeho zájmu. *T. crassispinus* preferoval imitaci medu před sacharózou. *M. rubra* byl nalezen nejčastěji na návnadě se sacharózou a imitací medu. Protože není příliš literárních pramenů zabývajících se výživou mravenců, natož konkrétních druhů, je těžké určit, proč tyto druhy upřednostňují některé složky potravy před jinými. Na základě některých informací lze však alespoň částečně odvodit proč by tomu tak mohlo být. K pochopení, proč byly zjištěny tyto rozdíly mezi 4 druhy mravenců, je třeba uvést některá známá fakta, týkající se těchto druhů.

Formica polycтена, *Myrmica ruginodis*, *Temnothorax crassispinus* a *Myrmica rubra* žijí na velice podobných místech a sdílí stejné biotopy (Vysoký a Šutera, 2001; Czechowski a kol., 2002). Jsou sice mezi nimi některé rozdíly, ale u všech druhů se jedná o mravence hnízdící v zemních hnízdech a vyskytující se často jak v lesních, tak otevřenějších stanovištích. Pokud je známo, jakou potravou se konkrétní druh živí, často lze nalézt zmínky o medovici. Avšak tyto mravenci zdá se využívají i další typy potravy, jako je například nektar, ale i predace hmyzu a semen rostlin. Pokud přihlídneme ke složení medovice a nektarů obecně, zjistíme, že tyto zdroje obsahují velké množství cukru (Stradling, 1978; Hölldobler a Wilson, 1997; Blüthgen a Fiedler, 2004), což by mohlo vysvětlovat převládající trend těchto druhů preferovat sacharózu a imitaci medu, obsahující rovněž sacharózu. Drobné nuance v preferenci sacharózy či imitace medu pak mohou být vysvětleny některými rozdíly, například v chuti a potřebě konkrétních jedinců konkrétního

druhu. K diskuzi o těchto závislostech by však bylo zapotřebí mnohem více dat o jednotlivých druzích. Pokud nahlédneme do některých z mála studií prováděných na našich druzích mravenců (Véle a kol., 2009; Czechowski kol., 2013), zjistíme, že potravní preference různých druhů se také lišily. Avšak je potřeba zmínit, že tyto studie využívaly za potravu pouze tuňákové konzervy a med, nikoliv jednotlivé složky potravy. V prvním pokusu (Véle a kol., 2009) rod *Myrmica* preferoval med, zatímco mravenci podčeledi Formicinae upřednostňovali tuňáka. Ve druhém pokusu (Czechowski a kol., 2013) *Lasius fuliginosus* preferoval tuňáka před medem. *Formica polyctena* také preferoval tuňáka, ale v menší míře než u předchozího druhu. *Myrmica spp.* preferoval ve všech případech med před tuňákem. Za tyto odlišnosti ve výběru potravy mohou podle autorů především kompetice o prostor a potravu a tudíž i dostupnost potravy a její limitace, podle které měly *L. fuliginosus* a *F. polyctena* nedostatek potravy bohaté na proteiny. Zmíněná studie a ani tato má práce však nebere v potaz přítomnost či nepřítomnost larev, které, jak se ukázalo, mohou mít velký vliv na mravenci preferovanou potravu, zvláště pokud se jedná o proteiny (Weeks a kol. 2004; Christensen a kol., 2010). V případě studie Véle a kol. (2009) výsledky sice ukázaly rozdíly v preferenci potravy mravenců, ale jak sami autoři uvádí, všichni nalezení mravenci konzumovali protein i cukr a tudíž se přiklání k názoru, že složení potravy neovlivňuje druhy mravenců nacházejících se na návnadách (Kaspari a Yanoviak, 2008), což je ale v rozporu s našimi výsledky. Na druhou stranu je ale třeba říci, že nalezené rozdíly mezi dominantními čtyřmi druhy nebyly zas tak výrazné a mohly být částečně i ovlivněny rovněž variabilitou uvnitř transektů a velikostí hnízd jednotlivých druhů (faktory, které jsem neuvažovala), a odpovídají celkových preferencím pro cukerné zdroje potravy.

Preference mravenců pro sacharózu a sůl se v závislosti na jejich koncentraci v našem pokusu nelišila. Tyto výsledky však není možno porovnat s výsledky jiných pokusů, protože neexistuje studie, která by tento druh závislosti blíže prozkoumala, nicméně naznačuje, že i pro globálnější porovnání nemusí hrát možná metodická odchylka v koncentraci mezi studii zas tak takovou roli, jako druh nabízené návnady.

Odpověď na otázku, zda mravenci skutečně preferují „med“ nebo pouze jeho cukernou složku a zda aminokyselina v něm obsažená hraje nějakou roli, byla rovněž zodpovězena: aminokyselina neměla aditivní efekt. Mravenci zřejmě upřednostňují pouze cukernou složku, ačkoliv mezi jednotlivými složkami imitace medu nebyl nalezen významný statistický rozdíl, mezi imitací medu a aminokyselinou statistický rozdíl ale nalezen byl a tudíž je jasné, že mravenci dávali přednost imitaci medu (a v podobné míře jako sacharóze v celkovém experimentu), pouze s ohledem na přítomnou cukernou látku.

4 Závěr

Práce shrnuje informace k tématu role různé potravy a živin u mravenců formou literární rešerše a dále prezentuje výsledky pokusu zaměřeného na preferenci základních složek potravy středoevropských druhů mravenců. V základním protokolu bylo mravencům předloženo 6 různých druhů návnad [voda, 1% chlorid sodný, olej, 20% aminokyselina glutamin, imitace medu (10% sacharóza, 10% aminokyselina) a 20% sacharóza]. V rozšířeném protokolu se nabídka navýšila o různé koncentrace soli a sacharózy a k imitaci medu byly přidány na výběr návnady obsahující pouze sacharózu či aminokyselinu. Celkem bylo mravenci navštíveno 187 z 690 pastí. Zaznamenáno bylo 26 druhů mravenců. 80% návnad bylo navštíveno 4 nejhojnějšími druhy (*Formica polyctena*, *Myrmica ruginodis*, *Temnothorax crassispinus*, *Myrmica rubra*). Preference těchto čtyř druhů se lišila. *F. polyctena* nejvíce navštěvoval sůl, imitaci medu i sacharózu. *M. ruginodis* dával ze všech zdrojů nejvíce přednost sacharóze a imitaci medu. *T. crassispinus* preferoval imitaci medu před sacharózou. *M. rubra* byl nalezen nejčastěji na návnadě se sacharózou a imitací medu. Obecně preferovali mravenci imitaci medu a sacharózu a to bez ohledu na sezonu a stanoviště. Koncentrace soli a sacharózy neměla vliv na jejich preferenci mravenci. V případě imitace medu neměla aminokyselina aditivní efekt. Výsledky pokusu ukazují překvapivě konzistentní a silnou preferenci středoevropských mravenců v přírodních podmínkách pro cukry v porovnání s jinými geografickými oblastmi.

5 Bibliografie

ABBOTT, A. Nutrient dynamics of ants. In: *Production ecology of ants and termites*. New York: Cambridge University Press, 1978, s. 233-244.

ANDERSEN, A. N. Seed harvesting by ants in Australia. In: HUXLEY, C. R. a D. CUTLER. *Ant-plant interactions*. New York: Oxford University Press, 1991, s. 493-503.

ARCILA HERNÁNDEZ, L. M., E. V. TODD, G. A. MILLER a M. E. FREDERICKSON. Salt intake in Amazonian ants: too much of a good thing?. *Insectes Sociaux*. 2012, roč. 59, č. 3, s. 425-432.

BAKER, T. C., S. E. VAN VORHIS KEY a L. K. GASTON. Bait-preference tests for the Argentine Ant (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*. 1985, č. 78, s. 1083-1088.

BATHKAR, A. P. a W. H. WHITCOMB. Artificial diet for rearing various species of ants. *Florida Entomologist*. 1970, roč. 53, č. 4, s. 229-232.

BEATTIE, A. J. a L. HUGHES. Ant-plant interactions. In: HERRERA, C. M a O. PELLMYR. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Malden, MA: Blackwell Science, 2002, s. 211-235.

BEATTIE, A. J. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. New York: Cambridge University Press, 1985, 182 s.

BLANTON, Ch. M. a J. J. EWEL. Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology*. 1985, roč. 66, č. 3, s. 861-869.

BLÜTHGEN, N. a K. FIEDLER. Competition for composition: lessons from nectar-feeding ant communities. *Ecology*. 2004a, roč. 85, č. 6, s. 1479-1485.

BLÜTHGEN, N. a K. FIEDLER. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *Journal of Animal Ecology*. 2004b, roč. 73, č. 1, s. 155-166

BLÜTHGEN, N., G. GOTTSBERGER a K. FIEDLER. Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecology*. 2004, roč. 29, č. 4, s. 418-429.

BLÜTHGEN, N., M. VERHAAGH, W. GOITÍA, K. JAFFÉ, W. MORAWETZ a W. BARTHLOTT. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*. 2000, roč. 125, č. 2, s. 229-240.

BOLTON, B. *Bolton's catalogue of ants of the world, 1758-2005*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 2006, CD-ROM.

BOURKE, A. F. G. a N. R. FRANKS. Alternative adaptations, sympatric speciation and the evolution of parasitic, inquiline ants. *Biological journal of the linnean society*. 1991, roč. 43, č. 3, s. 157-178.

BREW, Ch. R., D. J. O'DOWD a I. D. RAE. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia*. 1989, roč. 80, č. 4, s. 490-497.

BRIAN, M.V. a A. ABBOTT. The control of food flow in a society of the ant *Myrmica rubra* L. *Animal Behaviour*. 1977, roč. 25, s. 1047-1055.

BUCKLEY, R. C. Ant-plant interactions: a world review. In: BUCKLEY, R. C. *Ant-plant interactions in Australia*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1982, s. 111-141.

BURSELL, E. *An introduction to insect physiology*. New York: Academic Press, 1970, 276 s.

CASSIL, D. L. a W. R. TSCHINKEL. Information flow during social feeding in ant societies. In: DETRAIN, C., J. DENEUBOURG a J. M. PASTEELS. *Information processing in social insects*. Boston: Birkhäuser Verlag, 1999, s. 69-81.

CASSILL, D. L. a W. R. TSCHINKEL. Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Behavior*. 1999, roč. 12, č. 3, s. 307-328.

CASSILL, D. L., J. BUTLER, S. B. VINSON a D. E. WHEELER. Cooperation during prey digestion between workers and larvae in the ant, *Pheidole spadonia*. *Insectes Sociaux*. 2005, roč. 52, č. 4, s. 339-343.

CLARK, W. H. a P. E. BLOM. Observations of ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae) utilizing carrion. *The southwestern naturalist*. 1991, roč. 36, č. 1, s. 140-142.

COOK, S. C., M. D. EUBANKS, R. E. GOLD, S. T. BEHMER a S. YAMAZAKI. Seasonality directs contrasting food collection behavior and nutrient regulation strategies in ants. *PLoS ONE*. 2011, roč. 6, č. 9, s. 25407.

CREEMERS, B., J. BILLEN a B. GOBIN. Larval begging behaviour in the ant *Myrmica rubra*. *Ethology Ecology*. 2003, roč. 15, č. 3, s. 261-272.

CREIGHTON, W. S. a W. L. NUTTING. The habits and distribution of *Cryptocerus rohweri* Wheeler (Hymenoptera, Formicidae). *Psyche*. 1965, roč. 72, č. 1, s. 59-64.

CREIGHTON, W. S. Further studies on the habits of *Cryptocerus texanus* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 1963, roč. 70, č. 3, s. 133-143.

CREIGHTON, W. S. Studies on free colonies of *Cryptocerus texanus* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*. 1967, roč. 74, č. 1, s. 34-41.

CURRIE, Cameron R. A community of ants, fungi, and bacteria: a multilateral approach to studying symbiosis. *Annual Review of Microbiology*. 2001, roč. 55, č. 1, s. 357-380.

CZECHOWSKI, W., B. MARKÓ a A. RADCHENKO. Rubbish dumps reveal the diet of ant colonies: *Myrmica schencki* Em. and *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) as facultative pollen-eaters. *Polish journal of ecology*. 2008, č. 56, s. 737-741.

CZECHOWSKI, W., B. MARKO, A. RADCHENKO a P. SLIPINSKI. Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species. *European Journal of Entomology*. 2013, roč. 110, č. 2, s. 327-337.

CZECHOWSKI, W., W. RADCHENKO a A. CZECHOWSKA. *The ants of Poland*. Warszawa: Museum and Institute of Zoology PAS, 2002, 200 s.

DAVID, A. I. a M. G. VENKATESHA. Attraction of household ants (Hymenoptera: Formicidae) to various food sources in different seasons. *Journal of entomology*. 2013, roč. 10, č. 2, s. 66-75.

DAVIDSON, D. W., S. C. COOK, R. R SNELLING a T. H. CHUA. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*. 2003, roč. 300, č. 5621, s. 969-972.

DEL-CLARO, K. a P. S. OLIVEIRA. Ant-homoptera interaction: do alternative sugar sources distract tending ants?. *Oikos*. 1993, roč. 68, č. 2, s. 202-206.

DENTON, D. A. *The hunger for salt: an anthropological, physiological, and medical analysis*. New York: Springer-Verlag, 1982, 650 s.

DETRAIN, C. a J. PRIEUR. Sensitivity and feeding efficiency of the black garden ant *Lasius niger* to sugar resources. *Journal of Insect Physiology*. 2014, roč. 64, s. 74-80.

DUSSUTOUR, A. a S. J. SIMPSON. Ant workers die young and colonies collapse when fed a high-protein diet. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012, roč. 279, č. 1737, s. 2402-2408.

DUSSUTOUR, A. a S. J. SIMPSON. Communal Nutrition in Ants. *Current Biology*. 2009, roč. 19, č. 9, s. 740-744.

DUSSUTOUR, A. a S. J. SIMPSON. Description of a simple synthetic diet for studying nutritional responses in ants. *Insectes Sociaux*. 2008, roč. 55, č. 3, s. 329-333.

EOW, A. G.-H., A. S.-C. CHONG a Ch.-Y. LEE. Effects of nutritional starvation and satiation on feeding responses of tropical pest ants, *Monomorium spp.*(Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 2005, roč. 45, č. 1, s. 15-29.

FELLERS, G. M. a J. H. FELLERS. Scavenging rates of invertebrates in an eastern deciduous forest. *American midland naturalist*. 1982, roč. 107, č. 2, s. 389-392.

FENNAH, R. G. Parasol ants, their life history and methods for their control. *Proceedings of the Agricultural Society of Trinidad and Tobago*. 1950, roč. 50, s. 312-326.

FIEDLER, K., F. KUHLMANN, B. C. SCHLICK-STEINER, F. M. STEINER a G. GEBAUER. Stable N-isotope signatures of central European ants – assessing positions in a trophic gradient. *Insectes Sociaux*. 2007, roč. 54, č. 4, s. 393-402.

FISCHER, R. C., A. RICHTER, F. HADACEK a V. MAYER. Chemical differences between seeds and elaiosomes indicate an adaptation to nutritional needs of ants. *Oecologia*. 2008, roč. 155, č. 3, s. 539-547.

FOWLER, D., J. P. LESSARD, N. J. SANDERS a J. TYLIANAKIS. Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities. *Journal of Animal Ecology*. 2014, roč. 83, č. 4, s. 943-952.

FROUZ, J. a V. JÍLKOVÁ. The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological news*. 2008, č. 11, s. 191-199.

FROUZ, J., J. KALČÍK a P. CUDLÍN. Accumulation of phosphorus in nests of red wood ants *Formica* s. str. *Annales zoologici fennici*. 2005, č. 42, s. 269-275.

GAMMANS, N., J. M. BULLOCK a K. SCHÖNROGGE. Ant benefits in a seed dispersal mutualism. *Oecologia*. 2005, roč. 146, č. 1, s. 43-49.

GILBERT, L. E. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. In: SOULÉ, M. E. a B. A. WILCOX. *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 1980, s. 11-33.

GLANCEY, B. M., R. K. VANDER MEER, A. GLOVER, C. S. LOFGREN a S. B. VINSON. Filtration of microparticles from liquids ingested by the red imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. *Insectes Sociaux*. 1981, roč. 28, č. 4, s. 395-401.

GRIMALDI, D. A. a M. S. ENGEL. *Evolution of the insects*. Cambridge [U.K.] ; New York: Cambridge University Press, 2005, 755 s.

HAHN, D. A. a D. E. WHEELER. Seasonal foraging activity and bait preferences of ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*. 2002, roč. 34, č. 3, s. 348-356.

HAINES, B. L. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in Panama. *Biotropica*. 1978, roč. 10, č. 4, s. 270-277.

HALKIN, S. L. Foraging behavior of ants, or picnics: an ant's-eye view. *Exploring animal behavior in laboratory and field*. 2003, s. 113-125.

HEINZE, J., S. FOITZIK, B. FISCHER, T. WANKE a V. E. KIPYATKOV. The significance of latitudinal variation in body size in a holarctic ant, *Leptothorax acervorum*. *Ecography*. 2003, roč. 26, č. 3, s. 349-355.

HÖLLDOBLER, B. a E. O. WILSON. *Cesta k mravencům*. Praha: Academia, 1997, 198 s.

HÖLLDOBLER, B. a E. O. WILSON. *The ants*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press, 1990, 732 s.

HOWARD, D. F. a W. R. TSCHINKEL. The flow of food in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*: a multifactorial study. *Physiological Entomology*. 1981, roč. 6, č. 3, s. 297-306.

HUGHES, L., M. WESTOBY a E. JURADO. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology*. 1994, roč. 8, č. 3, s. 358-365.

CHAPELA, I. H., S. A. REHNER, T. R. SCHULTZ a U. G. MUELLER. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science*. 1994, roč. 266, č. 5191, s. 1691-1694.

CHERRETT, J. M. The Foraging Behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). *The Journal of Animal Ecology*. 1968, roč. 37, č. 2, s. 387-403.

CHONG, K.-F. a Ch.-Y. LEE. Food preferences and foraging activity of field populations of a pest ant, *Tapinoma indicum* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 2006, roč. 48, č. 3, s. 875-884.

CHRISTENSEN, K. L., A. P. GALLACHER, L. MARTIN, D. TONG a M. A. ELGAR. Nutrient compensatory foraging in a free-living social insect. *Naturwissenschaften*. 2010, roč. 97, č. 10, s. 941-944.

JEANNE, R. L. A Latitudinal Gradient in Rates of Ant Predation. *Ecology*. 1979, roč. 60, č. 6, s. 1211-1224.

JOHNSON, Ch. A., H. TOPOFF, R. K. VANDER MEER a B. LAVINE. Host queen killing by a slave-maker ant queen: when is a host queen worth attacking?. *Animal behaviour*. 2002, roč. 64, č. 5, s. 807-815

JUDD, T. M. a M. P. FASNACHT. Distribution of micronutrients in social insects: a test in the termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) and the ant *Myrmica punctiventris* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 2007, roč. 100, č. 6, s. 893-899.

KACELNIK, A. Leaf-cutting ants tease optimal foraging theorists. *Trends in Ecology*. 1993, roč. 8, č. 10, s. 346-348.

KASPARI, M. a S. P. YANOVIK. Bait use in tropical litter and canopy ants-evidence of differences in nutrient limitation. *Biotropica*. 2001, roč. 33, č. 1, s. 207-211.

KASPARI, M. a S. P. YANOVIK. Community structure and the habitat template: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos*. 2000, roč. 89, č. 2, s. 259-266.

KASPARI, M., Ch. CHANG a J. WEAVER. Salted roads and sodium limitation in a northern forest ant community. *Ecological Entomology*. 2010, roč. 35, č. 5, s. 543-548.

KASPARI, M., S. P. YANOVIK a R. DUDLEY. On the biogeography of salt limitation: a study of ant communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008, roč. 105, č. 46, s. 17848-17851.

KAY, A. D., J. Z. SHIK, A. VAN ALST, K. A. MILLER a M. KASPARI. Diet composition does not affect ant colony tempo. *Functional Ecology*. 2012, roč. 26, č. 2, s. 317-323.

KAY, A. D., T. ZUMBUSCH, J. L. HEINEN, T. C. MARSH a D. A. HOLWAY. Nutrition and interference competition have interactive effects on the behavior and performance of Argentine ants. *Ecology*. 2010, roč. 91, č. 1, s. 57-64.

KAY, A. The relative availabilities of complementary resources affect the feeding preferences of ant colonies. *Behavioral Ecology*. 2004, roč. 15, č. 1, s. 63-70.

KEELER, K. H. Ant-plant interactions. In: ABRAHAMSON, W. G. *Plant-animal interactions*. New York: McGraw-Hill, 1989, s. 207-242.

KELLER, L. a É. GORDON. *The lives of ants*. New York: Oxford University Press, 2009, 252s.

LACH, L., C. L. PARR a K. L. ABBOTT. *Ant ecology*. Oxford: Oxford University Press, 2010, 402 s.

LANZA, J., E. L. VARGO, S. PULIM a Y. Z. CHANG. Preferences of the fire ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) for amino acid and sugar components of extrafloral nectar. *Environmental Entomology*. 1993, roč. 22, č. 2, s. 411-417.

LANZA, J., M. A. SCHMITT a A. B. AWAD. Comparative chemistry of elaiosomes of three species of *Trillium*. *Journal of Chemical Ecology*. 1992, roč. 18, č. 2, s. 209-221.

LEE, Ch.-Y. Tropical household ants - pest status, species diversity, foraging behavior and baiting studies. In: JONES, S. C., J. ZHAI a W. H. ROBINSON. *Proceedings of the 4th international conference on urban pests*. Blacksburg: Pocahontas Press, 2002, s. 3-18.

LENOIR, A., P. D'ETTORRE, C. ERRARD a A. HEFETZ. Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual review of entomology*. 2001, roč. 46, č. 1, s. 573-599.

LUGO, A. E., E. G. FARNSWORTH, D. G. POOL, P. JEREZ a G. KAUFMAN. The impact of the leaf-cutting ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology*. 1973, roč. 54, č. 6, s. 1292-1301.

MARKIN, G. P. Food distribution within laboratory colonies of the argentine ant, *Tridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Sociaux*. 1970, roč. 17, č. 2, s. 127-157.

MARQUIS, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*. 1984, roč. 226, č. 4674, s. 537-539.

MARTIN, M. M. The biochemical basis of the fungus-attine ant symbiosis: a complex symbiosis is based upon integration of the carbon and nitrogen metabolisms of the two organisms. *Science*. 1970, roč. 169, č. 3940, s. 16-20.

MASCHWITZ, U., W. H. O. DOROW, A. BUSCHINGER a G. KALYTTA. Social parasitism involving ants of different subfamilies: *Polyrhachis lama* (Formicinae) an obligatory inquiline of *Diacamma* sp. (Ponerinae) in Java. *Insectes Sociaux*. 2000, roč. 47, č. 1, s. 27-35.

MATTHEWS, R. W. a J. R. MATTHEWS. *Insect behavior*. New York: Springer, 2010, 514 s.

MORI, A., P. D'ETTORRE a F. LE MOLI. Host nest usurpation and colony foundation in the European Amazon ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes sociaux*. 1995, roč. 42, č. 3, s. 279-286.

MOTTL, O. *Detekce fluorescenčně značené kořisti ve střevech predátorů a scavengerů, dynamika scavengingu v modelovém experimentu*. České Budějovice, 2013. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita.

NAGY, C., J. V. CROSS a V. MARKÓ. Sugar feeding of the common black ant, *Lasius niger* (L.), as a possible indirect method for reducing aphid populations on apple by disturbing ant-aphid mutualism. *Biological Control*. 2013, roč. 65, č. 1, s. 24-36.

NATION, J. L. *Insect physiology and biochemistry*. Boca Raton: CRC Press, 2002, 485 s.

NORTH, R. D., C. W. JACKSON a P. E. HOWSE. Evolutionary aspects of ant-fungus interactions in leaf-cutting ants. *Trends in Ecology*. 1997, roč. 12, č. 10, s. 386-389.

O'DOWD, D. J. a M. E. HAY. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology*. 1980, roč. 61, č. 3, s. 531-540.

OLIVER, T. H., S. R. LEATHER a J. M. COOK. Macroevolutionary patterns in the origin of mutualisms involving ants. *Journal of Evolutionary Biology*. 2008, roč. 21, č. 6, s. 1597-1608.

PECH, P. Jak na sobě naši mravenci sociálně parazitují. *Živa*. 2008, č. 6, s. 271-273.

PETERS, M. K., A. MAYR, J. RÖDER, N. J. SANDERS, I. STEFFAN-DEWENTER a K. PARR. Variation in nutrient use in ant assemblages along an extensive elevational gradient on Mt Kilimanjaro. *Journal of Biogeography*. 2014.

PETRALIA, R.S., A.A. SORENSEN a S.B. VINSON. The labial gland system of larvae of the imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Cell and Tissue Research*. 1980, roč. 206, č. 1, s. 145-156.

POLIDORI, C. *Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective*. Kerala, India: Transworld research network, 2011, 425 s.

PORTHA, S., J. L. DENEUBOURG a C. DETRAIN. Self-organized asymmetries in ant foraging: a functional response to food type and colony needs. *Behavioral Ecology*. 2002, roč. 13, č. 6, s. 776-781.

PORTHA, S., J.-L. DENEUBOURG a C. DETRAIN. How food type and brood influence foraging decisions of *Lasius niger* scouts. *Animal Behaviour*. 2004, roč. 68, č. 1, s. 115-122.

POULSEN, M. a C. R. CURRIE. Complexity of insect-fungal associations: exploring the influence of microorganisms on the attine ant-fungus symbiosis. In: BOURTZIS, K. a T. A. MILLER. *Insect symbiosis*. Boca Raton, Fla.: CRC Press, 2006, s. 57-77.

POWELL, R. J. a D. J. STRADLING. The selection and detoxification of plant material by fungus-growing ants. In: HUXLEY, C. R. a D. CUTLER. *Ant-plant interactions*. New York: Oxford University Press, 1991, s. 19-41.

PROVENZA, F. D. Origins of food preference in herbivores. In: MASON, R. *Repellents in wildlife management: proceedings of a symposium*. Fort Collins: National wildlife research center, 1997, s. 81-90.

QUINLAN, R. J. a J. M. CHERRETT. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecological Entomology*. 1979, roč. 4, č. 2, s. 151-160.

RETANA, J., X. CERDA a X. ESPADALER. Arthropod corpses in a temperate grassland: a limited supply?. *Ecography*. 1991, roč. 14, č. 1, s. 63-67.

RICKS, B. L. a S. B. VINSON. Digestive enzymes of the imported fire ant, *Solenopsis richteri* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1972, roč. 15, č. 3, s. 329-334.

RICKS, B. L. a S. B. VINSON. Feeding acceptability of certain insects and various water-soluble compounds to two varieties of the imported fire ant. *Journal of Economic Entomology*. 1970, roč. 63, č. 1, s. 145-148.

RICO-GRAY, V. a P. S. OLIVEIRA. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. Chicago: University of Chicago Press, 2007, 331 s.

ROCKSTEIN, M. *Biochemistry of insects*. New York: Academic Press, 1978, 649 s.

ROCKWOOD, L. L. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology*. 1976, roč. 57, č. 1, s. 48-61.

ROCKWOOD, L. L. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology*. 1973, roč. 54, č. 6, s. 1363-1369

ROCKWOOD, L. L. The effects of seasonality on foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste province, Costa Rica. *Biotropica*. 1975, roč. 7, č. 3, s. 176-193.

RUST, M. K., D. A. REIERSON, E. PAINE a L. J. BLUM. Seasonal activity and bait preferences of the argentine ant (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of agricultural and urban entomology*. 2000, roč. 17, č. 4, s. 201-212.

SADIL, J. *Naši mravenci*. Praha: Orbis, 1955, 224 s.

SANTAMARÍA, C., I. ARMBRECHT a J.-P. LACHAUD. Nest distribution and food preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in shaded and open cattle pastures of Colombia. *Sociobiology*. 2009, roč. 53, č. 2B, s. 517-541.

SAVOLAINEN, R. a R. DESLIPPE. Facultative and obligate slave making in *Formica* ants. *Naturwissenschaften*. 2001, roč. 88, č. 8, s. 347-350.

SEIFERT, B. *Die ameisen mittel- und nordeuropas*. Tauer: lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, 2007, 368 s.

SEELEY, T. D. *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1995, 295 s.

SHEPHERD, J. D. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica*. 1985, roč. 17, č. 3, s. 245-252.

SCHLICK-STEINER, B. C., F. M. STEINER, H. KONRAD, B. SEIFERT, E. CHRISTIAN, K. MODER, C. STAUFFER a R. H. CROZIER. Specificity and transmission mosaic of ant nest-wall fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008, roč. 105, č. 3, s. 940-943.

SCHMICKL, T. a K. CRAILSHEIM. Inner nest homeostasis in a changing environment with special emphasis on honey bee brood nursing and pollen supply. *Apidologie*. 2004, roč. 35, č. 3, s. 249-263.

SIMPSON, S.J. a D. RAUBENHEIMER. The geometric analysis of feeding and nutrition: a user's guide. *Journal of Insect Physiology*. 1995, roč. 41, č. 7, s. 545-553.

SORENSEN, A. A. a S. B. VINSON. Quantitative food distribution studies within Laboratory colonies of the imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *Insectes Sociaux*. 1981, roč. 28, č. 2, s. 129-160.

SORENSEN, A. A., R. S. KAMAS a S. B. VINSON. The influence of oral secretions from larvae on levels of proteinases in colony members of *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Physiology*. 1983, roč. 29, č. 2, s. 163-168.

SORENSEN, A. A., T. M. BUSCH a S. B. VINSON. Control of food influx by temporal subcastes in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1985, roč. 17, č. 3, s. 191-198.

STADLER, B. a A. F. G. DIXON. Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2005, roč. 36, č. 1, s. 345-372.

STRADLING, D. J. An introduction to fungus-growing ants, Attini. In: HUXLEY, C. R. a D. CUTLER. *Ant-plant interactions*. New York: Oxford University Press, 1991, s. 15-18.

STRADLING, D. J. Food and feeding habits of ants. In: BRIAN, M.V. *Production ecology of ants and termites*. Cambridge: Cambridge University Press, 1978, s. 81-106.

TABER, S. W. *The world of the harvester ants*. College Station: Texas A&M University Press, 1998, 213 s.

URBANI, C. B. a M. L. DE ANDRADE. Pollen eating, storing, and spitting by ants. *Naturwissenschaften*. 1997, roč. 84, č. 6, s. 256-258.

VÉLE, A., J. HOLUŠA a J. FROUZ. Sampling for ants in different-aged spruce forests: A comparison of methods. *European journal of soil biology*. 2009, roč. 45, č. 4, s. 301-305.

VON BEEREN, C., M. M. MAIR a V. WITTE. Discovery of a second mushroom harvesting ant (Hymenoptera: Formicidae) in Malayan tropical rainforest. *Myrmecological news*. 2014, č. 20, s. 37-42.

VYSOKÝ, V. a V. ŠUTERA. *Mravenci severozápadních Čech*. Ústí nad Labem: Albis international, 2001, 211 s.

WAGNER, D. a E. FLEUR NICKLEN. Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition?. *Journal of Ecology*. 2010, roč. 98, č. 3, s. 614-624.

WALDBAUER, G. P. a S. FRIEDMAN. Self-selection of optimal diets by insects. *Annual Review of Entomology*. 1991, roč. 36, č. 1, s. 43-63.

WAY, M. J. Mutualism Between Ants and Honeydew-Producing Homoptera. *Annual Review of Entomology*. 1963, roč. 8, č. 1, s. 307-344.

WEEKS, R. D., L. T. WILSON, S. B. VINSON a W. D. JAMES. Flow of carbohydrates, lipids, and protein among colonies of polygyne red imported fire ants, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 2004, roč. 97, č. 1, s. 105-110.

WENT, F. W., J. WHEELER a G. C. WHEELER. Feeding and Digestion in Some Ants (*Veromessor and Manica*). *BioScience*. 1972, roč. 22, č. 2, s. 82-88.

WESTOBY, M., L. HUGHES a B. L. RICE. Seed dispersal by ants: comparing infertile with fertile soils. In: HUXLEY, C. R. a D. CUTLER. *Ant-plant interactions*. New York: Oxford University Press, 1991, s. 435-447.

WHEELER, W. M. a I. W. BAILEY. The feeding habits of Pseudomyrmine and other ants. *Transactions of the american philosophical society*. 1920, roč. 22, č. 4, s. 235-279.

WIGGLESWORTH, V. B. *The principles of insect physiology*. London: Butler and Tanner, 1965, 741 s.

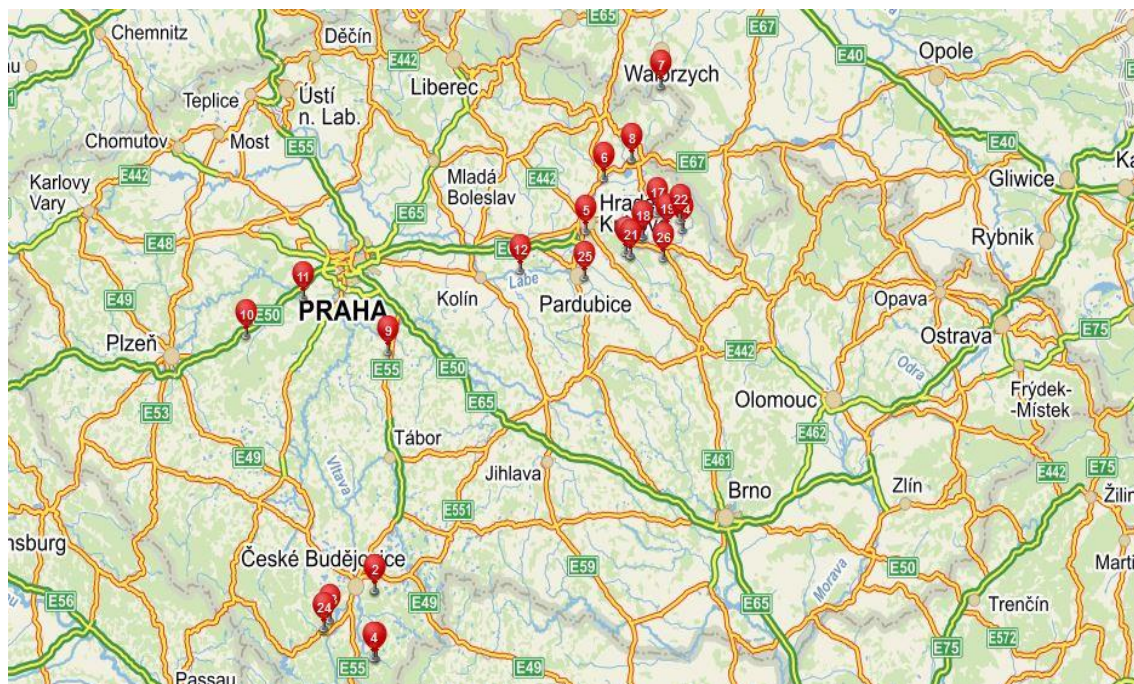
WILKINSON, D. M. Ants, agriculture and antibiotics. *Trends in Ecology*. 1999, roč. 14, č. 12, s. 459-460.

Webové stránky

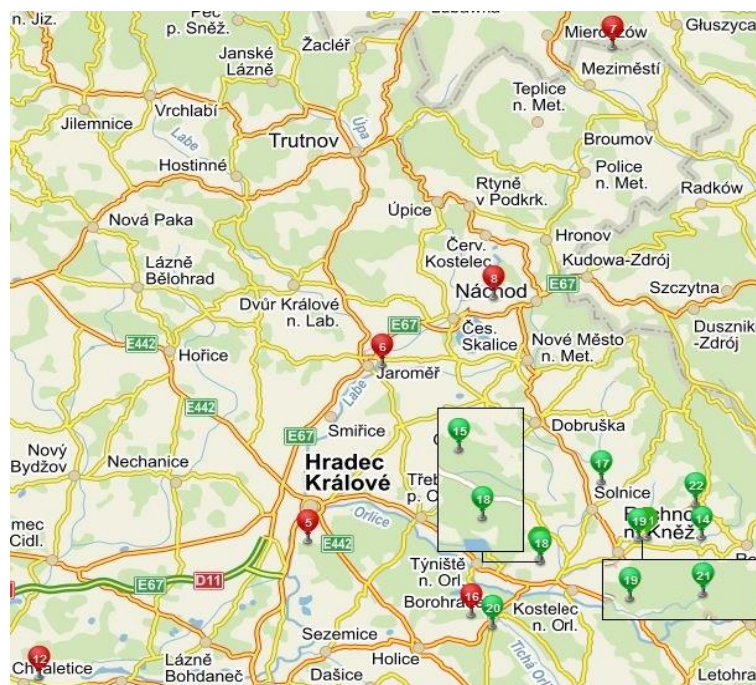
(<http://www.antweb.org/taxonomicPage.do?rank=species&project=czechants>)

6 Přílohy

6.1 Příloha 1



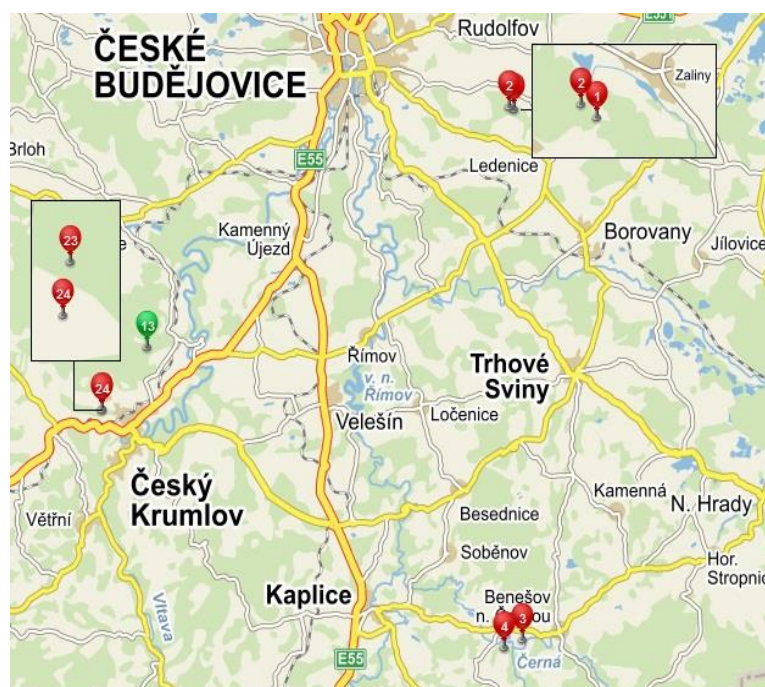
Obr. 1.: Mapa všech provedených transektů v České republice.



Obr. 2.: Mapa provedených transektů ve Východočeském kraji. Body vyznačené červenou barvou – základní transekty, body vyznačené zelenou barvou – rozšířené transekty (viz Metodika).



Obr. 3.: Mapa provedených transektů ve Středočeském kraji.



Obr. 4.: Mapa transektů v Jihočeském kraji. Body vyznačené červenou barvou – základní transepty, body vyznačené zelenou barvou – rozšířené transepty (viz Metodika).

6.2 Příloha 2

Tab. I.: Seznam lokalit provedených transektů se souřadnicemi v České republice.

| Číslo | Sběr dat | Transekt | Datum | Sezóna | Stanoviště | Typ lokality | Lokalita* | Nadm. výška | Souřadnice S | Souřadnice V |
|-------|-------------------|-----------|------------|--------|--------------------------------|--------------|--------------------------------------|-------------|---------------|---------------|
| 1 | P. Klimeš | základní | 01.05.2012 | jaro | hranice louky a smíšeného lesa | otevřená | J. Čechy, Ohrazení, A | 481 | 48°57'11.894" | 14°35'33.757" |
| 2 | P. Klimeš | základní | 01.05.2012 | jaro | smíšený les | zalesněná | J. Čechy, Ohrazení, B | 494 | 48°57'16.886" | 14°35'23.587" |
| 3 | P. Klimeš | základní | 7.06.2012 | jaro | louka | otevřená | J. Čechy, Dálava, A | 667 | 48°43'29.676" | 14°36'2.336" |
| 4 | P. Klimeš | základní | 7.06.2012 | jaro | smrkový les | zalesněná | J. Čechy, Dálava, B | 660 | 48°43'18.504" | 14°35'16.710" |
| 5 | P. Pech | základní | 25.06.2012 | jaro | suchá louka | otevřená | S. Čechy, Hradec Kralove-Roudnička | 240 | 50°10'25.380" | 15°49'42.117" |
| 6 | P. Pech | základní | 30.06.2012 | jaro | mokrá louka | otevřená | S. Čechy, Jaromeř - Josefovské louky | 250 | 50°20'52.978" | 15°56'19.906" |
| 7** | P. Pech | základní | 10.07.2012 | léto | horská louka/pastvina | otevřená | S. Čechy, Ruprechtický Špičák | 880 | 50°39'39.875" | 16°16'53.838" |
| 8 | P. Pech | základní | 12.07.2012 | léto | smíšený les | zalesněná | S. Čechy, Staroč | 380 | 50°24'51.336" | 16°6'7.225" |
| 9 | M. Libra | základní | 23.07.2012 | léto | listnatý les | zalesněná | St. Čechy, Jarkovice - Hůrka | 390 | 49°45'51.749" | 14°39'53.104" |
| 10 | P. Klimeš | základní | 27.07.2012 | léto | smíšený les | zalesněná | St. Čechy, Osek-Leč | 460 | 49°48'46.745" | 13°49'49.417" |
| 11 | P. Pech | základní | 28.07.2012 | léto | mosaika stepi a mladé doubravy | zalesněná | St. Čechy, Karlštejn | 380 | 49°56'46.229" | 14°9'37.664" |
| 12 | P. Pech | základní | 03.07.2013 | léto | Rudní odkaliště | otevřená | V. Čechy, Chvaletice | 220 | 50°2'23.814" | 15°26'14.583" |
| 13 | Klimeš/Nosková | rozšířený | 25.04.2013 | jaro | smrkovo-borový les | zalesněná | J. Čechy, U granátníku | 660 | 48°50'59.6" | 14°19'53.8" |
| 14 | L. Nosková | rozšířený | 13.07.2013 | léto | smíšený les | zalesněná | V. Čechy, Javornice - Přím | 569 | 50°10'17.1" | 16°23'53.3" |
| 15 | L. Nosková | rozšířený | 17.07.2013 | léto | smrkovo-borový les | zalesněná | V. Čechy, Olešnice, A | 334 | 50°09'9.658" | 16°09'37.702" |
| 16 | L. Nosková | základní | 26.07.2013 | léto | smíšený les, u cesty | zalesněná | V. Čechy, Borohrádek, A | 412 | 50°05'50.4" | 16°03'49.4" |
| 17 | L. Nosková | rozšířený | 24.08.2013 | léto | hranice louky a smíšeného lesa | otevřená | V. Čechy, Brocná | 418 | 50°13'42.9" | 16°15'16.1" |
| 18 | L. Nosková | rozšířený | 24.08.2013 | léto | borový les | zalesněná | V. Čechy, Olešnice, B | 373 | 50°08'54.349" | 16°09'43.479" |
| 19 | L. Nosková | rozšířený | 08.09.2013 | léto | smíšený les | zalesněná | V. Čechy, RK-koupaliště | 424 | 50°10'13.9" | 16°18'21.8" |
| 20 | L. Nosková | rozšířený | 21.05.2014 | jaro | smíšený borovicový les | zalesněná | V. Čechy, Borohrádek, B | 279 | 50°5'9.18" | 16°5'33.6" |
| 21 | L. Nosková | rozšířený | 22.05.2014 | jaro | smíšený les | zalesněná | V. Čechy, RK-Ivanské jezero | 385 | 50°10'15.48" | 16°19'7.86" |
| 22 | L. Nosková | rozšířený | 07.06.2014 | jaro | smíšený smrkový les | zalesněná | V. Čechy, Hláška | 645 | 50°12'19.18" | 16°23'16.3" |
| 23 | Klimeš/Michlewicz | základní | 04.09.2014 | léto | listnatý les | zalesněná | J. Čechy, Vyšenské kopce, A | 575 | 48°49'25.175" | 14°17'58.227" |
| 24 | M. Libra | základní | 04.09.2014 | léto | pastvina | otevřená | J. Čechy, Vyšenské kopce, B | 560 | 48°49'22.621" | 14°17'57.699" |

Pozn.:

*Lokality označené A, B pouze 200 – 800 m od sebe.

**Transekt 7 vyloučen z analýz (horská lokalita s nízkou teplotou a nulovou aktivitou mravenců v pastech).