

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ochrany lesa a entomologie

**Přežívání hnízd lesních mravenců napadených datlovitými
ptáky**

Survival of wood ants nests attacked by woodpeckers

Diplomová práce

Autor: Bc. Štěpánka Fišerová

Vedoucí práce: RNDr. Adam Véle, Ph.D.

2020



ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Autorka práce: Bc. Štěpánka Fišerová
Studijní program: Lesní inženýrství
Obor: Lesní inženýrství
Vedoucí práce: RNDr. Adam Véle, Ph.D.
Garantující pracoviště: Katedra ochrany lesa a entomologie
Jazyk práce: Čeština

Název práce: **Přežívání hnízd lesních mravenců napadených datlovitými ptáky**

Název anglicky: **Survival of wood ants nests attacked by woodpeckers**

Cíle práce: Lesní mravenci tvoří důležitou část potravy datlovitých ptáků. Tito ptáci loví mravence také během podzimních a zimních měsíců, kvůli čemuž vyhrabávají do hnízd dlouhé tunely. Populace mravenců v hnízdech může být oslabena v důsledku predace i nepřímo narušením termoregulačních vlastností hnízd. Cílem práce je určit, zda se liší přežívání hnízd napadených datlovitými ptáky a hnízd ptáky neovlivněných.

Metodika: Vybrat lokalitu s výskytem min. 100 hnízd. Na přelomu zimy a jara zjistit poškození jednotlivých hnízd tj. počty vyhloubených chodeb a jejich hloubku. Během jara či léta zmapovat pomocí GPS všechna hnízda na lokalitě, změřit jejich rozměry a aktivitu dělnic. Porovnat aktivitu dělnic na napadených a nenapadených hnízdech.

Doporučený rozsah práce: 50

Klíčová slova: datlovití, Formica, mravenci, predace, přežívání

Doporučené zdroje informací:

1. Bezděčka P., Bezděčková K., 2011: Mravenci ve sbírkách českých, moravských a slezských muzeí, Muzeum Vysočiny Jihlava, Jihlava
2. Kadochová Š., Frouz J., 2014: Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. *Insectes Sociaux*, 61:297-306.
3. Kadochová Š., Frouz J., 2014: Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on red wood ants (*Formica rufa* group), *F1000Research* 2:280
4. Vélová L., Véle A., 2019: Datlovití a jejich význam v ochraně lesa. *Zprávy lesnického výzkumu*
5. Zacharov A. 1984: Sociální struktury mravenišť. ČSOP, Prachatice. 107pp

Předběžný termín obhajoby: 2019/20 LS - FLD

Elektronicky schváleno: 25. 10. 2019
prof. Ing. Jaroslav Holuša, Ph.D.
Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno: 22. 2. 2020
prof. Ing. Róbert Marušák, Ph.D.
Děkan

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma Přežívání hnízd lesních mravenců napadených datlovitými ptáky vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Adama Véleho a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, že zveřejněním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne:

Podpis: _____

Poděkování

Mé poděkování patří RNDr. Adamovi Vélému za jeho čas, odborné vedení, cenné připomínky a vstřícný přístup při vedení konzultací.

Abstrakt

Jakožto ekosystémoví inženýři, tvoří lesní mravenci důležitou součást lesních ekosystémů. Svoji činností ovlivňují půdní vlastnosti, rostliny i ostatní živočichy. Významnými predátory mravenců jsou datlovní ptáci, kteří se živí dospělci i jejich vývojovými stádii. Populace mravenců v hnízdech jimi může být oslabena přímo, v důsledku predace, a nepřímo, narušením termoregulačních vlastností hnízd. Cílem práce bylo zjistit, zda má napadení mravenčích hnízd datlovními ptáky vliv na přežívání hnízd. Terénní výzkum byl prováděn na lokalitě přírodní památky Kamenný vrch nacházející se v okrese Liberec. Na přelomu zimy a jara bylo u 180 hnízd zjišťováno, zda a příp. v jakém rozsahu došlo k jejich napadení datlovními ptáky. V druhé polovině září byla na stejných mravenišťích měřena aktivita dělnic a byly zaznamenány další vybrané charakteristiky hnízd. Závislosti mezi zjišťovanými faktory byly analyzovány pomocí Kruskal-Wallisova testu, Spearmanova korelačního koeficientu a regresní analýzy. Výsledky ukazují, že ve vzrostlém lese se vyskytovalo více hnízd a s průměrně větším objemem. Hnízda na mýtinách byla více poškozena a vyhrabané otvory měly větší hloubku než hnízda v lese. Aktivita mravenčích dělnic na mýtinách byla významně vyšší než v lese. S počtem vytvořených otvorů (tunelů) v hnízdě aktivita dělnic mírně stoupala. Mezi napadenými a nenapadenými hnízdy se aktivita mravenců odlišovala, přičemž u napadených hnízd byla signifikantně vyšší. Výsledky nepotvrdily předpokládaný negativní vliv datlovních ptáků na prosperitu hnízd mravence *F. polyctena*, což lze vysvětlit krátkou délkou vyhrabaných otvorů. Je pravděpodobné, že většina otvorů vznikla již během podzimu, ještě v době, kdy se alespoň některé dělnice nacházely v nadzemní části hnízd. Negativní vliv na přežívání hnízd mají ve studovaném území pravděpodobně abiotické faktory prostředí, nedostatek potravy případně kombinace obou faktorů.

Klíčová slova: datlovní, *Formica*, mravenci, predace, přežívání

Abstract

As ecosystems' engineers, ants form an important role in woodland ecosystems. Their activity affects soil conditions, plants and animals. Woodpeckers are significant predators that feed on adult ants and other ant development stages. Ant population can be effected by them directly, as predation, or indirectly by disturbing thermo-regulating properties of the nests. The aim of the thesis was to find out if there is an impact on ant nests survival after an attack of woodpeckers. Field research was carried out in natural reserve Kamenny vrch in Liberec district. The total of 180 nests were investigated to find out if they were impacted and to what extent at the turn of winter and spring. The same nests were studied in the second half of September when ant workers activity was measured and other selected characteristics of the nests were recorded. The relationships between studied factors were analysed using Kruskal-Wallis test, Spearman's rank correlation coefficient and regression analysis. The analysis showed higher occurrence of nests with higher volume in well-grown forests. Nests at clearings were more damaged and dug holes were deeper than in the nests in forests. The activity of ant workers at clearings were significantly higher compared to those in forests. Ant workers activity increased slightly with the number of holes (tunnels). There were differences in activity between attacked and non-attacked nests as the activity was significantly higher in the attacked nests. The results disproved expected negative impact woodpeckers on the prosperity of ants' (*F. Polycetna*) nests, that can be explained by short lengths of dug holes. It is likely that majority of the holes was created during autumn, at the time when at least some of the ant workers were at the surface of the nests. Abiotic environmental factors, lack of food or combination of both factors likely have negative impact on nests survival.

Keywords: Woodpeckers, *Formica*, ants, predation, survival

OBSAH

Seznam tabulek, obrázků a grafů	8
1 ÚVOD	9
2 CÍL PRÁCE.....	10
3 LITERÁRNÍ REŠERŠE	11
3.1 Mravenci.....	11
3.2 Lesní mravenci obecně	12
3.2.1 Lesní mravenci-charakteristika druhů.....	12
3.3 Hnízda lesních mravenců	20
3.3.1 Tvar, složení a funkce hnízda	20
3.3.2 Teplota a termoregulace v hnízdní kupě lesních mravenců.....	24
3.4 Poškozování hnízd-predace, ochrana	27
3.4.1 Mravenci lesní jako potrava	27
3.4.2 Datlovití	29
3.4.3 Ochrana mravenčích hnízd.....	31
4 Metodika.....	33
4.1 Lokalita.....	33
4.2 Sběr dat.....	35
4.3 Zpracování dat	37
5 VÝSLEDKY	38
6 DISKUSE.....	51
7 ZÁVĚR	57

SEZNAM TABULEK, OBRÁZKŮ A GRAFŮ

- Obrázek 1 Vnitřní uspořádání hnízda lesních mravenců
Obrázek 3 Dělnice *F. polycytena* na povrchu hnízda
Obrázek 4 Poničená hnízda datlovitými na lokalitě Kamenný vrch
Obrázek 5 Infrafotografie hnízda s vyhrabaným otvorem
Obrázek 6 Strakapoud velký lovící mravence
Obrázek 7 Žluna zelená
Obrázek 8 Ochranný kryt mraveniště
Obrázek 9 Přírodní památka Kamenný vrch
Obrázek 10 Hnízda nalezená v roce 2012 a v roce 2017

Tab. 1 Kategorie aktivity mravenčích dělnic

- Graf 1 Četnost výskytu vyhrabaných otvorů v hnízdech
Graf 2 Počet otvorů v závislosti na umístění hnízda v biotopu
Graf 3 Závislost aktivity dělnic na počtu otvorů v hnízdech
Graf 4 Četnost aktivity dělnic rozdělené do čtyř kategorií
Graf 5 Závislost mezi počtem otvorů a kategoriemi aktivity dělnic
Graf 6 Aktivita mezi napadenými a nenapadenými hnízdy
Graf 7 Závislost mezi relativní hloubkou otvoru a aktivitou dělnic
Graf 8 Hloubka otvorů v závislosti na orientaci
Graf 9 Hloubka otvorů v závislosti na umístění hnízda v biotopu
Graf 10 Závislost mezi objemem hnízda a počtem otvorů
Graf 11 Znázornění vztahů mezi aktivitou dělnic, počtem otvorů a objemem hnízda
Graf 12 Objem hnízda v závislosti na umístění v biotopu
Graf 13 Aktivita dělnic v závislosti na umístění hnízda v biotopu

1 ÚVOD

Mravenci jsou druhově i početně nejhojnějším hmyzím taxonem na celém světě. Celosvětově se počet druhů mravenců odhaduje na přibližně 25000 druhů. V Evropě se vyskytuje více než 600 druhů. Z našeho území je popsáno 115 druhů (Werner, Wiezik 2007).

Mezi nejznámější a ekologicky nejvýznamnější mravence u nás bezesporu patří lesní mravenci rodu *Formica*. Vzhledem k jejich důležitosti v lesních ekosystémech a současnému úbytku jejich početnosti jsou zařazeny mezi zvláště chráněné druhy, a to v kategorii ohrožený druh (Hruška, 1980; Vyhláška 395/1992 Sb.).

Z ekologického hlediska tvoří lesní mravenci důležitou složku lesních ekosystémů. Mají vliv na fyzikální, chemické i biologické půdní vlastnosti v okolí mravenišť. Nepřímo se podílejí na tvorbě lesního humusu. Rozšiřují semena různých rostlin lesního podrostu, myrmekochorní rostliny jsou na mravencích závislé. Tvoří součást potravních řetězců, jsou výbornými lovci. Svoji činností snižují hustotu hospodářsky nežádoucích druhů hmyzu (Véle, Holuša 2007).

Mravenci rodu *Formica* si staví kupovitá hnízda, jež zajišťují specifické mikroklima sloužící k vývoji plodu a k přežití zimního období.

Jako snadno dostupná potrava přímo ovlivňují početnost různých druhů obratlovců. Hlavními predátory mravenců jsou datloví ptáci, např. žluna zelená (*Picus viridis*). Datloví se živí dospělci i jejich vývojovými stádii. Např. žluna je loví během podzimních a zimních měsíců, tedy v době nedostatku jiné potravy. Svými zobáky vytváří v mravenišťích hluboké otvory (tunely) a mraveniště rozhrabávají. Tím mohou ovlivňovat vlhkostní a teplotní podmínky v hnízdech, na které jsou lesní mravenci velmi citliví.

Populace mravenců v hnízdech může být ptáky oslabena přímo v důsledku predace a nepřímo narušením termoregulačních vlastností hnízd. Vliv datlovitých ptáků na přežívání hnízd lesních mravenců nebyl doposud podrobně studován.

2 CÍL PRÁCE

Cílem práce bylo určit, zda se liší přežívání hnízd napadených datlovitými ptáky a hnízd ptáky neovlivněných.

Studie ověřovala hypotézu, že napadení hnízd mravence *F. polycтена* datlovitými ptáky má negativní vliv na jejich prosperitu, která se projevuje sníženou aktivitou dělnic.

Dílčími cíli bylo zjistit:

závislost mezi počtem otvorů a aktivitou dělnic,

závislost mezi počtem otvorů a umístěním hnízda v biotopu

rozdíl v aktivitě dělnic mezi napadenými a nenapadenými hnízdy

3 LITERÁRNÍ REŠERŠE

3.1 MRAVENCÍ

Mravenci se řadí mezi blanokřídlý žahadlový štíhloпасý hmyz (*Hymenoptera: apocrita: aculeata*), čeleď *Formicidae*, nadčeleď *Vespoidea*. (Bogusch et al., 2007).

Pro všechny mravence je typická hlavně rozvinutá dělba práce, a to včetně starosti a péče o potomstvo, za druhé společné soužití více generací v jedné kolonii, a za třetí oddělení pohlavní a nepohlavní kasty. Mravenci tedy splňují všechny tři podmínky proto, aby je bylo možné označit za eusociální hmyz (Keller et Chapuisat, 2002). Kolonie mravenců díky tomu mohou dosahovat obrovského počtu jedinců, což má velký vliv na okolí (Holldobler et Wilson 1990).

Mravenci bývají nezdřídka označováni za nejúspěšnější skupinu společenského hmyzu. Podle odhadů žije na naší planetě nejméně 25 tisíc druhů mravenců, avšak jen polovina byla doposud prostudována a popsána. Z hlediska zeměpisného rozložení se jedná o nejrozšířenější společenský druh, který nalezneme prakticky všude, vyjma polárních oblastí. V průběhu vývoje se naučili využívat nejrozmanitější druhy potravy. Mezi mravenci najdeme sběrače semen, pěstitele hub, pasteve mšic, ale také dravce (Žďárek, 2013).

O tom, proč se zrovna mravenci stali natolik vývojově úspěšní, panují vědecké dohady. Jak uvádí Hölldobler et Wilson: “výhodou v evoluční soutěži, jež z mravenců učinila dominantní skupinu hmyzu, byl jejich vysoce vyvinutý společenský způsob existence, založený na sebeobětování jedince pro blaho společnosti“ (Hölldobler et Wilson, 1997). Vysvětlení altruismu dělnic lze najít v haplodiploidním systému rozmnožování mravenců, díky němuž jsou mezi dělnicemi, potomky jedné královny, silné genetické vazby (Foster et al., 2005).

Lesními mravenci rozumíme mravence podrodu *Formica s. str.* Pro své podobné vlastnosti jsou i v zahraniční literatuře často označováni jako *Formica rufa group*-skupina druhů *Formica rufa*. Někteří vědci, například Bolton (1995), však považují členění na podrody za špatně taxonomicky vymezené, a neuznávají je (Bezděčka, 2000; Bolton, 1995).

Na našem území se vyskytuje celkem šest druhů lesních mravenců: *F. polycтена*, *F. rufa*, *F. aquilonia*, *F. lugubris*, *F. pratensis*, *F. truncorum*. Lesní mravenci se dělí na druhy

monogynní (mají v hnízdě jednu plodnou samičku) a monokalické, (netvoří hnízdní shluky) a druhy polygynní (mají v hnízdě více plodných samiček) a polykalické (vytváří hnízdní kolonie). Všechny druhy lesních mravenců jsou si morfologicky velmi podobné, a tak je jejich taxonomie značně složitá. Druhy *F. polycтена*, *F. aquilonia*, *F. lugubris* starší autoři nerozlišovali, popisovali je jako druh *F. rufa* (Bezděčka, 2000; Sadil, 1955).

3.2 LESNÍ MRAVENCI OBECNĚ

3.2.1 Lesní mravenci-charakteristika druhů

Lesní mravenci jsou skupinou druhů náležící do podrodu *Formica* s.str. (*Hymenoptera: Formicidae*), přičemž dominují v lesích mírného a subarktického pásma (Dlusskij, 1967). Mezi palearktické druhy lesních mravenců řadíme 7 následujících druhů (Seifert, 1996):

- *F. polycтена* (Foerster 1850)
- *F. lugubris* (Zetterstedt 1838)
- *F. aquilonia* (Yarrow 1955)
- *F. truncorum* (Fabricius 1804)
- *F. rufa* (Linnaeus 1758)
- *F. pratensis* (Retzius 1783)
- *F. uralensis* (Rusky 1895)

Kromě posledně zmíněného druhu *Formica uralensis* se všechny ostatní vyskytují na našem území. Lesní mravenci patří v České republice mezi zvláště chráněné druhy, a to v kategorii ohrožený druh (Vyhláška ministerstva životního prostředí České republiky 395/1992, Sb., kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny).

Mravenec pospolitý (*Formica polycтена*)

Mravenec pospolitý je nejrozšířenějším zástupcem lesních mravenců u nás. Více jak polovina hnízd lesních mravenců patří právě tomuto druhu. Jedná se o polygynní a polykalický druh, který vytváří rozsáhlé hnízdní komplexy, které mohou obsahovat až několik set jednotlivých hnízd. Kolonie se šíří také odštěpováním oddělků od mateřského hnízda. Velká kuželovitá nebo oblá hnízda mohou měřit na výšku až metr a půl a na šířku i více jak čtyři metry. Tato hnízda mravenci staví ve stinných, převážně smrkových lesích. Ve světlých listnatých lesích zástupci mravence pospolitého budují spíš ploché kupky,

kteře bývají opřené o malé pařezy, spadlé větve, kmemy apod. Mravenec pospolitý je rozšířen od nížin až do středně vysokých horských poloh (Bretz, 1999; Bezděčka, 1982).

Mravenec lesní (*Formica rufa*)

Druhým nejpočetnějším zástupcem lesních mravenců je mravenec lesní. Ačkoli se jedná především o monogynní a monokalický druh, mohou se i u tohoto druhu objevit polygynní a polykalické kolonie. U nás se takovéto kolonie mravence lesního vyskytují například v Krkonoších a připomínají velice blízce kolonie mravence pospolitého. Převážně však staví solitérní hnízda. Typickým místem jsou lesní okraje, tedy rozhraní stínu a prosvětleného prostoru. Mravenci lesní preferují spíše vlhčí prostředí v lesích nížin a pahorkatin (Miles, 2001; Bezděčka 1982).

Mravenec travní (*Formica pratensis*)

Jedná se o třetí nejhojnější druh z lesních mravenců, a o druh největší, který vytváří převážně solitérní hnízda, případně malé kolonie. Jde převážně o druh monogynní a monokalický. Typickým stanovištěm jsou pro něj otevřené a světlé biotopy. Např. lesní okraje, louky a pastviny. Mohou se vyskytovat i ve světlých listnatých lesích. U nás je rozšířen v nížinách a v pahorkatinách. V místech s nízkou vegetací se v okolí hnízd nachází typické cesty k hnízdům. Ty jsou vyčištěné a zbavené vegetace (Bezděčka 1982; Bretz, 1999).

Mravenec boreální (*Formica aquilonia*)

Zatímco v severnějších oblastech se jedná o nejrozšířenější druh lesních mravenců, v České republice se vyskytuje pouze ve dvou lokalitách. Konkrétně ve smřčinách Novohradských hor a v Blanském lese. Zde je nejrozšířenějším a dominantním druhem lesního mravence. Jeho hnízda mají tvar homole, a jsou tvořeny jehličím a úlomky větviček. Mravenec boreální je polygynním a polykalickým druhem, vytváří kolonie, které se skládají z mnoha hnízd (Bezděčka, 1982; Laine et Niemela, 1989).

Mravenec podhorní (*Formica lugubris*)

Jedná se o druh, kterému se nejlépe daří v chladném a vlhkém prostředí, proto jeho zástupce nacházíme pouze ve vyšších nadmořských výškách. V České republice mravenec podhorní žije na Šumavě, v Brdech, v Jeseníkách, Žďárských vrších, a také v Novohradských horách. Na Šumavě v polohách nad 700 metrů nad mořem je

dominantním druhem lesních mravenců. Zatímco u nás se jedná o druh polygynní a polykalický, v severských zemích (například Finsko, Švédsko) je monogynní a monokalický. U nás vytváří rozsáhlé hnízdní kolonie, jeho kupy jsou tvořeny jehličím a větvičkami (Bezděčka, 1982; Puntila, 1996).

Mravenec pařezový (*Formica truncorum*)

Mravenec pařezový se nejhojněji vyskytuje v Orlických horách a Krkonoších. Je rozšířen na celé území České republiky, ale jinde než ve zmiňovaných lokalitách, není příliš hojný (Bezděčka, 1982). Základy jeho hnízd bývají umístěné v suchých pařezech nebo v hromadách kamení, a jsou překrývány jehličím. Hnízda si mravenec pařezový staví na světlejších prostranstvích, na okrajích lesů, pasekách, u lesních cest, případně i na otevřených stanovištích. Pokud časem dojde k vzrůstu lesa, hnízda zaniknou. Ačkoli se jedná o monogynní a monokalický druh, kromě soliterních hnízd, jsou časté i hnízdní kolonie (Bretz, 1999; Laine et Niemela, 1989).

3.2.2 Rozšíření mravenců lesních

Jelikož se ve starší literatuře nerozlišovali druhy *F. polycтена*, *F. lugubris*, *F. aquilonia*, jsou údaje o nich komplexně zahrnuty pod jedním druhem (Sadil, 1955; Bezděčka, 2000). Biotop všech těchto druhů tvoří převážně jehličnaté a smíšené lesy (Czechowski et al. 2002; Sorvari et Hakkarainen, 2005). Pouze v horských polohách s vyšší nadmořskou výškou se u nás vyskytují druhy *F. aquilonia* a *F. lugubris* jakožto druhy boreální (Bezděčka, 1982; Bretz, 1999). Ve východní Evropě a Asii se vyskytuje v jehličnatých lesích *F. uralensis*. Otevřenější stanoviště, louky, okraje polí, meze a světlé listnaté lesy si jako svůj biotop vybírá druh *F. pratensis* a vzácnější *F. truncorum* (Bezděčka, 2000). Lesní mravenci tvoří významnou složku ekosystémů, neboť svojí činností přímo nebo nepřímo významně ovlivňují procesy v nich. Jsou považováni za významné ekosystémové inženýry. Lesní mravenci mohou modifikovat vlastnosti půdy, ovlivňují strukturu potravní sítě, transport živin a tok energie (Frouz et Jílková, 2008).

Potravní teritorium mravenců bývá o mnoho větší než samotné mravenčí hnízdo. Závisí na druhu mravenců, velikosti jejich populace, charakteru terénu, a také dostupnosti potravy. Horstmann (1974) uvádí, že průměrně velké kolonii *F. polycтена* náleží teritorium o velikosti 0,27 ha. Složení potravy se přitom mění na základě dostupnosti jednotlivých druhů potravy. Lesní mravenci jsou všežravci, živí se šťávami, medovicí mšic, různými druhy hmyzu, méně často i částmi rostlin (Petal, 1978).

Umístování samotných mravenišť bývá ovlivňováno několika faktory (sluneční záření, množství potravních stromů, hladina spodní vody). Toto umístění má přímý vliv na vnitřní mikroklimatické podmínky. Hlavní funkcí hnízda je udržování stálé teploty, proto bývají vystavěny na místech s dopadem přímého slunečního světla. Současně je však nutné, aby byla mraveniště chráněna před průvanem. Z toho důvodu bývají umístěna nejčastěji na rozhraních dvou různě vysokých porostů, okrajích lesa apod., nebo exponována jižním směrem (Daňo, 2001). Pokud nalezneme mraveniště uvnitř porostu, jedná se většinou o starý řídký les, kde porost nebrání průchodu slunečních paprsků. Případně jde o stará mraveniště, k jejichž založení došlo v době, kdy byl les v místě řidší nebo nižší. Ze severní strany bývají mraveniště chráněna tím, že se nacházejí u kmene, pařezu nebo nějaké terénní vlny (Randuška, 1995). Při vzájemném porovnání polygynních a polykalických druhů bylo zjištěno, že zatímco *F. aquilonia* upřednostňuje starší lesy, *F. polycтена* vyhledává většinou slunečné okraje lesů. Hnízda některých druhů mají z hlediska jeho stavby také delší jižní svah, což umožňuje přijmout zvýšené množství sluneční energie. Díky tomu používali obyvatelé Alp mraveniště jako primitivní kompas (Höldobler et Wilson, 1997; Punttila, 1996).

Významným faktorem, majícím vliv na založení a umístění hnízda jsou zdroje potravy. V případě lesních mravenců je to medovice tj. mšicemi vylučovaná substance bohatá na sacharidy. O mšice se mravenci starají, ochraňují je a olizují jejich medovici. V okolí každého mraveniště se vyskytují potravní stromy a keře. K těmto dřevinám směřují frekventované potravní cesty. Aby byly splněny podmínky pro vznik nového hnízda, měly by se v dané lokalitě nacházet 3-4 potenciální potravní stromy (Kůsová, 2004). Důležitá je rovněž i bílkovinná potrava, která slouží za potravu především královně a vyvíjejícímu se plodu (Höldobler et Wilson, 1997).

Další faktor, který přímo ovlivňuje vznik a existenci hnízda, je hladina spodní vody, neboť určuje jeho vlhkostní poměry. Hladina spodní vody je v kontaktu s nejspodnější částí hnízda. V místech s nízkou hladinou spodní vody sice hnízda vzniknout mohou, a mohou i několik let přežít, avšak nedojde k jejich úplnému rozvinutí. (Hruška, 1999).

3.2.3 Význam lesních mravenců

Pro všechny mravence platí, že významným způsobem ovlivňují svoje okolí. Pro lesní mravence toto platí dvojnásob, a to zejména s ohledem na jejich početnost, a také na rozsáhlé hnízdní komplexy, které mohou vytvářet polykalické druhy. Lesní mravenci

zásadně ovlivňují lesní ekosystém svým dlouhodobým působením v rámci jedné lokality. V jejich hnízdech dochází ke koncentraci rostlinného materiálu a díky zvýšené teplotě a vlhkosti uvnitř hnízda k jeho rychlejšímu rozkladu. Tím zároveň dochází k rychlé a intenzivní tvorbě humusu, jež dosahuje až desetinásobku ve srovnání s mravenci neovlivněným prostředím (Zacharov, 1984; Frouz et al., 1997).

Půda v okolí hnízdní kupy je díky mravenčí činnosti obohacována o různé prvky, jejichž vyšší koncentrace jsou důležitým faktorem ovlivňujícím růst rostlin. Jedná se například o rozpustný fosfor, dusík nebo uhlík. Je dokázáno, že jejich koncentrace je výrazně větší v hnízdě a pod ním, než v jeho okolí a okolní půdě. Největší rozdíl byl zaznamenán ve starších smrkových lesích (Frouz et al., 1997; Kilpeläinen et al., 2007). I po mnoha letech od opuštění hnízda se půdy pod mraveništi odlišují od okolí svým chemickým složením a strukturou (Kristiansen, 2001).

Mravenci ovlivňují různými způsoby okolní faunu a flóru. Roznášejí po svém teritoriu semena rostlin (Gorb et Gorb; 1999), okusují kořínky rostlinám rostoucím na jejich hnízdech. Druhová bohatost bylinné vrstvy v bezprostředním okolí mravenišť je nižší. Nachází se zde však vyšší podíl zoochorních a anemofilních druhů rostlin (Bugrova et Pshenitsyna, 2009). Vegetace v okolí hnízd se více podobá vegetaci luční a synantropní, nežli lesní (Bugrova et Karakulov, 2010).

Medovice, kterou produkuje stejnokřídlý hmyz, tvoří převážnou část potravy lesních mravenců. Slouží především jako potrava pro dělnice. Z toho důvodu je umístění hnízd vázáno na blízkost potravních stromů (Rosengren et Sundström, 1987; Zacharov, 1984). Zvláštní vztah mravenců a mšic se nazývá trofobióza. Mravenci olizují medovici, kterou tento hmyz produkuje. Jedná se o odpadní produkt mšicího organismu. Na oplátku mravenci mšice chrání před predátory, parazity a rozšiřují kolonie tohoto hmyzu na okolní rostliny. Olizování medovice a její spotřeba funguje pro rostliny jako prevence některých chorob, zvláště mykotických. Medovice je koncentrovaným zdrojem sacharidů, který potřebují dělnice a královna. Vytvářející se mravenčí larvy potřebují zejména proteiny (Zacharov, 1984).

Mravenci potřebují ve svém potravním teritoriu dostatek hmyzu, který mohou lovit. Proto mají silný vliv na okolní bezobratlou faunu. Mravenci z jednoho velkého hnízda uloví každý den i desítky tisíc jedinců jako kořist. Fungují jako přírodní regulátoři bezobratlých živočichů. Lesní mravenci jsou potravní oportunisté. Pokud tedy dojde u jednoho druhu k přemnožení, stane se převažující složkou mravenčí kořisti. Tímto způsobem mravenci dokážou omezovat růst populací některých druhů bezobratlých živočichů, včetně druhů

hospodářsky nežádoucích (Randuška, 1995). Jedná se např. o sosnokaze borového (*Panolis flammea*), ploskohřbetku smrkovou (*Cephalcia abietis*) či pilatku smrkovou (*Pristiphora abietina*) (Adlung, 1966).

Mravenci ovlivňují početnost některých druhů živočichů také pozitivně. Jsou pro ně snadno dostupnou potravou na jednom místě. Jedná se především o obojživelníky, plazy, hmyzožravé ptactvo, ale také o různé savce (Zacharov, 1984).

Vzájemně výhodný vztah byl objeven mezi mravenci a žížalami. Výsledky výzkumů ukázaly, že v povrchové vrstvě hnízdni kupy se vyskytuje větší počet žížal než v okolní půdě, přičemž tento počet byl až pětinasobný. Žížalám poskytuje mraveniště ochranu před predátory. Zároveň se žížaly dokážou samotným mravencům vyhýbat. Žížaly v hnízdě zabraňují růstu plísni, hub a houbových patogenů. Díky tomu mohou mravenčí hnízda déle přežívat (Laakso et Setälä, 1997).

3.2.4 Biologie lesních mravenců

Jak z ekologického, tak i morfologického hlediska, jsou si jednotlivé druhy lesních mravenců velmi podobné. V zásadě je rozdělujeme na dvě ekologické skupiny. Na druhy, které jsou prvotně monogynní a druhy, které jsou prvotně polygynní. Zatímco hnízda polygynních druhů mohou obsahovat až několik set královen a více jak milion dělnic, hnízda monogynních druhů mají jednu královnu, tedy kladoucí samičku, a několik stovek tisíc dělnic (Czechowski et al., 2002).

Hnízda, která mají polygynní charakter, se skládají z několika rojů, které jsou navzájem propojené výměnou potravy, a také jedinců, kteří žijí v různých částech jednoho hnízda. Každý dílčí roj má také svoji vlastní část potravního teritoria, ze kterého do hnízda vlastní cestou potravu přináší. Podle počtu potravních cest je tak možné určit i počet jednotlivých rojů v hnízdě. Vždy platí, že dílčí roje musí být životaschopné, k jejich oddělení tedy dochází až poté, co hnízdo dosáhne určité početnosti, která záleží na individuálních podmínkách (a to i v rámci jednoho druhu). Všechny dílčí roje musí být přibližně stejně početné. V případě, že počet jedinců v jednom roji začne převládat, odštěpí se, vznikne oddělek. Tímto způsobem je v mraveništi zachovávána rovnováha (Zacharov, 1984).

Mravenci jsou vysoce organizovaný sociální hmyz. Nejpočetnější kastou lesních mravenců jsou dělnice. Kromě dělnic rozlišujeme dále morfologicky odlišné kasty samců a samic. Dělnice vykonávají všechny potřebné činnosti v rámci mraveniště. Mimo dělnic se po celý rok v mraveništi nalézají také oplodněné bezkřídlé samice (královny). Samečci

se v hnízdech vyskytují po krátkou dobu a jejich jediným úkolem je při svatebním letu oplodnit samičky. Pohlavní jedinci se vyvíjejí ze zimních snůšek a pohlaví snůšky z největší části ovlivňuje teplota, která je v hnízdě v době kladení vajíček (Zacharov, 1984).

Jakmile teploty začnou dlouhodobě klesat, mravenci utěsní a uzavřou vchody do mraveniště a stáhnou se hlouběji pod zem. Zimu přežívají lesní mravenci v chladové strnulosti. Zvyšování teploty a jarní slunce opět mravence probudí k aktivitě. Dělnice i matka vylézají z mraveniště ven na povrch, kde se sluní. Takto „vyhřáté“ se vracejí dovnitř a mraveniště tak vlastními těly prohřívají (Hruška, 1999). Matky začnou opět klást vajíčka. Vajíčka odebírají dělnice. Čistí je, navlhčují a slepují k sobě. Poté je odnášejí do plodových komor, kde se z vajíček líhnou larvy. Dělnice je přenáší do míst s momentálně nejvhodnějším klimatem v mraveništi, kde je krmí. V okamžiku, kdy se larvy začnou chystat na zakuklení, upředou kolem sebe hedvábitý kokon. Také o kokony se starají dělnice, čistí je a v případě potřeby je přenášejí. Nově vylíhnutí mravenci jsou ještě zhruba týden krmeni, poté se již sami zapojují do činnosti v mraveništi (Žďárek, 2013).

Hnízda monogynních druhů jsou solitérní. Nedochází u nich k seskupování více hnízd pohromadě, jsou tedy monokalické. Méně početným monogynním druhům stačí k životu menší potravní teritorium, proto mohou osidlovat i menší lesní fragmenty. Rychleji kolonizují i vzdálenější oblasti a menší plochy. Hnízda jsou krátkověká a jejich životnost je přímo úměrná délce života samičky. Královna se dožívá 20 let (Punntila, 1996).

Polygynní druhy vytváří polykalické kolonie, hnízda tedy vytváří shluky. Šíří se oddělky a mohou snáze osidlovat i větší lesní fragmenty a také starší zastíněné lesy. Ze srovnání strategie druhů monogynních se strategií druhů polygynních v těchto oblastech je zřejmé, že kolonie druhů polygynních mají znatelně delší životnost. Nejsou tedy závislé na délce života samičky. Kolonie může čítat až několik milionů jedinců a desítky nebo i stovky hnízd (Seifert, 1996).

Zatímco monogynní druhy tvoří samostatná hnízda a rozšiřují se dále pouze okřídlenými samičkami, polygynní druhy tvoří také oddělky (Zacharov, 1984). Polygynní druhy tímto způsobem vytvářejí polykalické kolonie, jejichž vzájemná spolupráce umožňuje lepší využití zdrojů a umožňuje pokrývat větší teritorium. To i v místech, kde mravenci nenachází zcela ideální podmínky (Czechowski et. al, 2002). Mezihnízdní spolupráce je možná i díky vzájemné výměně jedinců z jednotlivých hnízd, čímž všichni jedinci

v kolonii dosahují stejného hnízdního pachu. Polygynní hnízda a kolonie hnízd mohou, na rozdíl od hnízd druhů monogynních, existovat déle než jen po dobu života jedné samičky. Ve stabilních biotopech mohou přežívat dlouhodobě (Punntila, 1996).

Lesní mravenci se rojí na jaře. Během svatebního letu se samička monogynního druhu spáří s několika samečky, kteří po spáření hynou. Nové kolonie vznikají buď založením nového hnízda nebo tzv. sociálně parazitickým způsobem. Mladá samička po oplození vnikne do hnízda mravenců podrodu *Serviformica* (nejčastěji jde o mravence otročícího *F. fusca*). Zabije místní původní samičku a poté zaujme její místo. Dělnice původního druhu ji přijmou, starají se o ní i o její potomstvo. Hnízdo je tak smíšené z dělnic obou druhů, dokud ty původní nevymřou (Czechowski, 1993). Jak dokazují moderní genetické metody, může dojít i k situaci, kdy jsou kolonie lesních mravenců hybridní, přičemž jsou složeny z jedinců vykazujících znaky tří druhů lesních mravenců, *F. polycтена*, *F. rufa* a *F. aquilonia*. „Kříženci“ těchto druhů jsou přitom dál plodní (Žďárek, 2013).

V hnízdech lesních mravenců se trvale vyskytují matky a dělnice. Různé dělnice vykonávají odlišné činnosti, přičemž pro výkon činností je předurčuje především utváření a velikost těla a fyzická síla. Během života dochází u dělnic mravenců ke změnám profesí. Tento jev je označován jako věkový polyteismus (Rosengren, 1993). Nejmladší dělnice se nejprve starají o matku kladoucí vajíčka a o plod. Později se přidávají k dělnicím, které stavějí hnízdo, razí chodby, a až nakonec se z nich stávají zásobovačky. Jen nejzkušenější a nejstarší dělnice se mohou stát průzkumnicemi. Avšak dělnice jsou značně flexibilní a v případě potřeby jsou schopné se rychle přeorientovat na jinou profesi. K tomu může dojít například ve chvíli, kdy dojde například k velkému úhynu zásobovaček. V tom případě se dělnice zevnitř mraveniště rychle přeškolí na tuto činnost. Rovněž opačně, pokud hnízdo přijde naráz o více domácích dělnic, musí jejich práci urychleně převzít dělnice z venku. Nejstarší a nejzkušenější průzkumnice se později vrací do mraveniště, kde zastávají funkci pozorovatele. Upozorňují na případné pohromy, vydávají impuls k zácvičení nových zásobovaček. Na jaře při probouzení hnízda zajišťují obnovu zásobovacích cest (Zacharov, 1984; Žďárek, 2013). Nejnovější poznatky ukazují, že funkce dělnic mohou být rozdělovány také na základě jejich morfologických odlišností. Nejmenší dělnice sbírají medovici, větší dělnice loví kořist a největší se vyskytují na povrchu hnízda (Véle et Modlinger 2019). Mravenci mají výbornou paměť a schopnost napodobování, což jim umožňuje hromadění a přebírání zkušeností. Dělnice přebírají a

napodobují chování především od jedinců vlastního roje, ale někdy i od jiných mravenců (Zacharov, 1984; Žďárek, 2013).

U lesních mravenců chybí kasta vojáků. Funkci obrany hnízda plní starší zkušené dělnice. O potenciálním nebezpečí informují dělnice vyloučením poplašného feromonu. Při obraně hnízda mají dělnice rozdělené úlohy podle jejich zařazení ke kastám a profesím. Slabší dělnice se většinou nepustí do přímého boje, ale vylučují feromon a značkují cestu od nebezpečí k hnízdu, a tím navádějí dělnice, které zastávají úlohu bojovníků. Úlohu „značkovače“ u lesních mravenců typicky zastávají mladé nezkušené dělnice (Hölldobler et Wilson 1990).

3.3 HNÍZDA LESNÍCH MRAVENCŮ

3.3.1 Tvar, složení a funkce hnízda

Charakteristickým znakem lesních mravenců jsou jejich kupovitá mravenišť. Mohou mít až pět metrů v průměru a na výšku mohou dosáhnout i dva metry. Každé mraveniště se skládá z nadzemní části a části podzemní, která je složena z chodbiček a komůrek. Může dosahovat do značných hloubek (až 2 metry) (Martin, 1987). Podzemní část je často v kontaktu s podzemní vodou a lze ji považovat za vlastní hnízdo. Nadzemní část slouží především jako ochrana a regulace proti ztrátě vlhkosti a tepla. Udržování stabilní teploty a vlhkosti je prioritní zejména v tzv. vnitřním kuželu, jehož mikroklima je nezbytné pro správný vývoj plodu (Zacharov, 1984; Frouz, 2000).

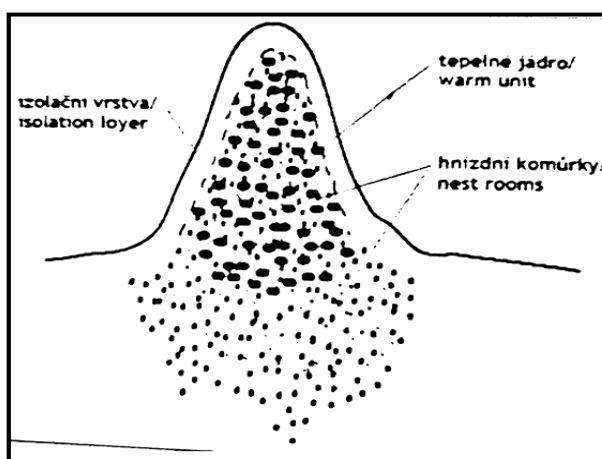
Hnízda bývají často postavena na starých pařezech. Ten skýtá vhodný úkryt pro matku a její plod. Okolo kořenů mravenci při stavbě podzemní části kupy snadněji pronikají do země. S nejvyšším bodem kupy zhruba koresponduje i nejnižší bod mraveniště. Jinak řečeno, podzemní část hnízd bývá zhruba stejně hluboká, jako je vysoká nadzemní kupa. Podzemní část mraveniště má tvar kužele, samozřejmě obráceného (obr. 1). Hlína a další materiál, který vynesou dělnice z podzemní části při budování mraveniště, vytváří kolem hnízdní kupy val. Val navazuje přímo na kupu, od samotné kupy ho lze rozlišit na základě odlišného sklonu stěn. Oproti okolnímu terénu je vyvýšený. Pokryt bývá stejným materiálem, ze kterého je vytvořena kupa. Poslední částí hnízdní kupy je tzv. dvůr, který je pokrytý jemným hlinitým materiálem (Daďourek, 1998; Žďárek, 2013).

V samotném jádru mraveniště je mravenci vytvořena síť cestiček a komůrek. Podobně jako v důlní šachtě jsou vyztužené výdřevou z nanošených větviček. Materiál, ze kterého

je hnízdní kupa vytvořena, přímo závisí na okolních podmínkách. Obecně platí, že vnější část kupy bývá vytvořena z jemnějšího materiálu, zatímco vnitřní kužel hnízda bývá vyplněn hrubším materiálem. Čím větší je mraveniště, tím více hrubšího materiálu obsahuje. Největší rozdíly mezi zrnitostí materiálu vnější a vnitřní části kupy lze nalézt u druhu *F. polycetna*, který vytváří ze všech našich lesních mravenců největší hnízdní kupy (Randuška, 1995).

Na tvar hnízdní kupy má vliv řada faktorů. Nejčastěji bývá zmiňována teplota, světelné podmínky, vlhkost vzduchu, půdy a samozřejmě kvalita stavebního materiálu, jenž mají mravenci v dané lokalitě k dispozici. Ideálního tvaru symetrického kužele mohou dosáhnout jen hnízda postavená na rovině a zároveň na rovnoměrně zastíněném místě. V místech, kde je vyšší porost, bývají hnízda asymetrická a stavěná tak, aby mohla maximálním způsobem využít tepelného účinku slunečního záření. Na svazích jsou pak hnízda asymetrická s ohledem na vlastní stabilitu (Gosswald, 1989).

S věkem hnízda roste i jeho výška. Na výšku kupy má také vliv rostoucí zastínění a vylepšování stavu hnízda. Tzn., že mravenci neustále hnízdo přebudovávají, rozšiřují, prohlubují, opravují. S výškou kupy zároveň vzrůstá pravděpodobnost, že mraveniště bude dál přežívat. Společně se stoupající výškou klesá počet otvorů v kupě, ty naopak vzrůstají s poklesem výšky, resp. jeho rozšiřováním. Velikost a výška hnízdní kupy je proměnlivá a závisí na věku kupy, zastínění, stavu hnízda a na místě kde je hnízdo umístěno (Daďourek, 1998; Hortsmann et Schmid, 1986).



Obrázek 1 Vnitřní uspořádání hnízda lesních mravenců (Véle et Holuša, 2007)

Stavba mraveniště probíhá na základě vzájemných kontaktů dělnic na povrchu hnízdní kupy mezi jednotlivými sektory, které patří jednotlivým dílčím rojům. Proto také hnízdo může růst symetricky jen v případě, kdy je intenzita kontaktů rovnoměrná. V opačném případě je tvar kupy nerovnoměrný. Nerovnováha může vzniknout například omezením teritoria nebo výrazným rozdílem v početnosti jednoho dílčího rodu. Dalším faktorem způsobujícím asymetrii hnízdní kupy je stárnutí a zmenšování se hnízdní populace. V takovém případě bývá osidlována již pouze centrální část hnízda. Proto jsou stará mraveniště spíše plochá, asymetrická, případně mohou mít více vrcholů (Randuška, 1995).

Nejen symetričnost, ale také velikost kup je ovlivňována více faktory. Obecně však platí, že polygynní druhy mají větší hnízdní kupy než druhy monogynní. Průměr základny hnízdní kupy může být 4 až 5 m u druhu *F. polycтена*, který staví nejobemnější hnízda a rozrostlé kolonie (Gosswald, 1989).

V některých případech může docházet k zarůstání hnízd převážně travinami. Zatímco u druhů stavících si svá hnízda přímo v lese je zarůstání znakem odumírání (u vitálního a aktivního hnízda se s ním nesetkáme) u druhu *F. pratensis* jde o přirozený proces. Pro stavbu svých hnízd tento druh využívá mimo jiné i semena lučních trav a rostlin. Tato semena mají v prostředí hnízdní kupy ideální podmínky pro vyklíčení. Hnízda tímto způsobem od kraje postupně směrem ke středu zarůstají (Randuška, 1995). Proces zarůstání je u lesních mravenců faktorem ovlivňujícím životnost jejich hnízda, neboť mění jejich vnitřní mikroklima (Véle et Holuša 2008).

Hlavní funkcí hnízdní kupy je udržovat ideální vlhkost a teplotu, která je nezbytná pro vývoj mravenčího plodu. Důležitá je ochrana plodu před příliš vysokými teplotami nebo vlhkostí. Izolační schopnosti hnízdní kupy jsou možné díky použitému stavebnímu materiálu a jeho specifické tepelné vodivosti. Díky tomu mohou dělnice často opouštět hnízdo a vydávat se za potravou, aniž by v hnízdě došlo k nebezpečnému poklesu teploty (Brandt, 1980; Maavara, 1985).

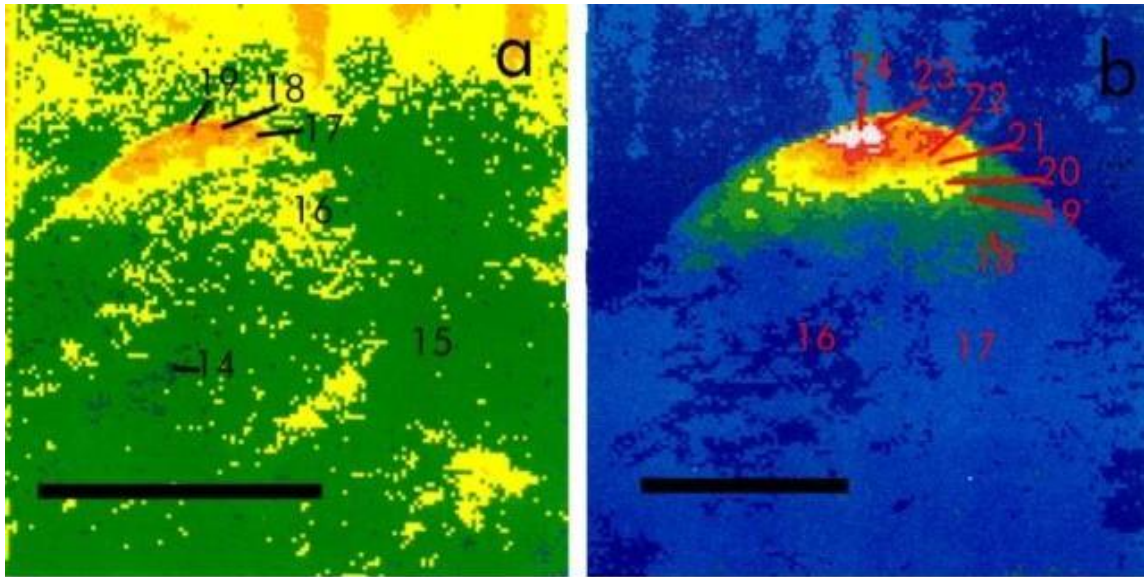
Teplené jádro mraveniště se nachází ve vrchní části kužele. Váží cca 5 kg a produkuje polovinu tepla vzniklého v mravenčím hnízdě. Teplota v jádře se pohybuje mezi 25-30 °C. Právě do něj kladou královny vajíčka. Ideální teploty pro mravenčí kukly jsou v rozmezí 26-30 °C, pro mravenčí larvy v rozmezí 22-27 °C. Oproti tomu zásobní

komůrky, a také hibernační komůrky pro královny, se nacházejí ve spodní části hnízdní kupy. Teploty se zde pohybují okolo 5 až 10 °C (Hruška, 1980; Martin, 1980).

Kvůli neexistenci křídel, nemohou dělnice lesních mravenců regulovat a snižovat teplotu v hnízdní kupě podobně jako včely nebo vosy máváním křídel. Přesto i mravenci dokáží regulovat teplotu v hnízdě. Díky své vysoké tepelné kapacitě mohou samotné dělnice snižovat teplotu v tepelném jádru v okamžiku, kdy je jejich teplota nižší než teplota hnízda. Při zvýšení teploty hnízda také dělnice zvětšují hnízdní otvory, což pomáhá ventilaci v kupě. Naopak pokud dojde k trvalejšímu poklesu teploty, hnízdní otvory bývají zmenšovány nebo zakrývány (Martin, 1980).

Vlhkost v hnízdní kupě je odvislá od struktury hnízdního materiálu, početnosti rojů a od mikroklimatických podmínek dané lokality. Mezi zdroje vlhkosti patří déšť, mlha, kondenzace páry a metabolická voda mravenců. Hnízda lesních mravenců jsou sušší než okolní půda. Uhlazená povrchová vrstva mraveniště, stejně jako kuželovitý tvar hnízdní kupy, snižuje infiltraci vody při dešti. Porézní struktura mraveniště vznikla vytvořenou sítí chodbiček a komor. Napomáhá nejen rychlejšímu odtoku vody, ale také snadnějšímu provzdušnění a tím i odpaření vody (Bolton et al., 2003; Seifert, 1996).

Hnízda lesních mravenců z hlediska vlhkosti rozdělujeme na vlhká a suchá (obr. 2). Za vlhká označujeme hnízda, kde je vlhkost rovna nebo vyšší než 35 %. Za suchá považujeme hnízda s vlhkostí rovnající se nebo menší než 20 %. Vlhká hnízda se nacházejí ve vzrostlejších lesích a jsou rozměrově větší a více zastíněná. Suchá hnízda jsou častější a dosahují menších rozměrů. Nachází se většinou v místech s vyšším slunečním zářením, například okraje pasek nebo lesů (Frouz, 1996).



Obrázek 2 Noční povrchové teploty (a) suchého a (b) vlhkého hnízda lesních mravenců druhu *F. polyctena* (Frouz, [online], [cit. 2020-01-21], <http://frouz.wz.cz/mravencitopi.htm>)

3.3.2 Teplota a termoregulace v hnízdní kupě lesních mravenců

Mravenci jsou ektotermními organismy a jsou tedy závislí na vnějších zdrojích tepla. Jejich rychlost vývoje se odvíjí od kombinace času a teploty nazývané fyziologický čas (Begon, 1997). Zkrácení vývoje napomáhá stavba hnízd zajišťujících vhodnou teplotu (Holldobler et Wilson 1990).

Průměrná roční teplota hnízd lesních mravenců je o dost vyšší než průměrná roční teplota okolní půdy a travního patra (Gallé, 1972). Ačkoli existuje mnoho výzkumů ohledně termoregulačních a izolačních vlastností mravenišť, otázka, co je hlavním zdrojem tepla v mraveništi, nebyla dosud uspokojivě zodpovězena. Výsledky jednotlivých výzkumů se rozcházejí. Za hlavní zdroje tepla je považováno sluneční záření, metabolické teplo mravenců a metabolické teplo mikroorganismů rozkládajících organický materiál (Gallé, 1973; Horstmann, 1983).

Sluneční záření

Zatímco někteří autoři označují sluneční záření za hlavní zdroj zvyšování teploty v hnízdě, jiní považují sluneční záření u hnízd umístěných v lese za zdroj nedostatečný. Množství přijímané sluneční energie je regulováno tvarem hnízdní kupy. Homolovitý tvar

umožňuje přijmout více ranního a odpoledního záření, efektivnější využití slunečního záření umožňuje jižní až východní expozice hnízda (Hruška, 1980).

Hnízdo je schopné energii ze slunečního záření akumulovat. Díky izolačním vlastnostem stavebního materiálu, ze kterého je kupa postavena, je vnitřní prostor chráněn také v noci před prochlazením. Sluneční záření může hrát v rámci termoregulace roli nejen přímým zvyšováním teploty, ale také udržováním nízké vlhkosti hnízdního materiálu, a tím vysušováním hnízda (Frouz, 2000).

Vedle přímé absorpce slunečního záření dochází ke zvyšování teploty v kupě tzv. sluněním. Slunění je běžným jevem. Bylo pozorováno a popsáno řadou autorů, a to nejen u lesních druhů mravenců. Nejčastěji probíhá na jaře, kdy se na povrchu mravenišť tvoří husté slunící se chomáče dělnic (obr. č.3).



Obrázek 3 Dělnice *F. polyctena* na povrchu hnízda

Během slunění, kterého se účastní asi jedna třetina mravenců v kolonii, vylézají dělnice na povrch hnízdní kupy a nechávají se nahřívat slunečními paprsky. Mravenci se ohřívají až na 40 °C (Žďárek, 2013). Pak se vrací do hnízda, teplo ze svého těla předávají

mraveništi, kde se prudce zvedne teplota. Zvýšená teplota i zvýšená metabolická aktivita způsobená sluněním se po dvou dnech opět vrací do normálu. Účinnost tohoto mechanismu je založena na vysokém obsahu vody v těle mravenců a tím na jejich vysoké tepelné kapacitě. Slunění je doprovázeno zvýšeným metabolismem, zejména rozkladem tuků (Hruška, 1980, Martin, 1980). Naopak během letních měsíců jsou mravenci negativně fototaktičtí (Daďourek, 2002; Kadochová et Frouz, 2013).

K získávání energie sluněním a k přenosu této energie do hnízda jsou lesní mravenci dobře vybaveni tmavou barvou a vysokým obsahem vody v organismu. Dalším faktorem zefektivňujícím tuto strategii je, že se mravenci stále pohybují mezi vnitřním a vnějším prostorem hnízda. Tento jev lze velmi dobře pozorovat v podvečerních hodinách, kdy návrat mravenců zpět do hnízda způsobí zvýšení teploty v hníždě (Frouz, 2000). Rosengren (1987) pozoroval vzrůst teplot v hníždě i v době, kdy byla hnízdní kupa pokryta sněhem a mravenci se na jejím povrchu nevyskytovali, proto je zřejmé, že sluneční záření nemůže být jediným zdrojem tepla v hnízdech.

Metabolické teplo produkované mravenci

Řada vědců se domnívá, že u sociálně žijícího hmyzu může být generátorem tepla v hníždě samotná přítomnost tisíců dělnic a jejich metabolismus. V průměrně velkém hníždě se nachází cca 110 tisíc jedinců vážících dohromady přibližně 1,1 kg. Teplo produkované touto populací činí zhruba 2-8 W (Frouz, 2000).

Lesní mravenci jsou schopní se v případě potřeby shluknout uprostřed svého hnízda a zvýšenou koncentrací generovat metabolické teplo tak, aby bylo zajištěno, že vnitřní teplota hnízda bude stále mezi 25-30 °C, a to i v případě, že venkovní teplota se může pohybovat okolo nuly (Rosengren et. al., 1987). Metabolismus mravenců tak může být signifikantním zdrojem tepla, ale pouze tehdy, když dochází ke shromažďování mravenců na jednom místě (Coenen-Stass et. al., 1980).

Z hlediska kolísání teplot v rámci denního cyklu dochází k největšímu poklesu teplot hnízda brzy ráno. Souvisí to s odchodem dělnic z hnízda. Během dne pak teplota stoupá a nejvyšších hodnot dosahuje v pozdně odpoledních nebo časně večerních hodinách, kdy se naopak mravenci vrací do hnízda (Frouz, 2000).

Aktivita mravenců je odvislá od různých faktorů. Dominantním faktorem je však teplota vzduchu. Akumulace teploty v hnízdech je vyšší než v půdě a vzduchu. Na jaře teplota

v hnízdě rychle vzrůstá. Naopak na podzim dochází k pozvolnému sestupu teplot. Tento proces odpovídá aktivní fázi mravenců. Během zimy jsou mravenci neaktivní. K obnovení aktivity dochází až tehdy, přesáhne-li teplota vzduchu trvale 6 °C (Hruška, 1980).

Teplota vznikající rozkladem organického materiálu

Dalšími producenty metabolického tepla mohou být také další mikroorganismy žijící v hnízdě. Frouz (2005) proto rozděluje strategie a mechanismy udržování stabilní teploty v hnízdě na dva typy. První mechanismus je založen na kombinaci metabolické produkce samotných mravenců a sluneční energie. Druhý mechanismus k této kombinaci přidává ještě metabolické teplo produkované mikroorganismy.

Úzký vztah existuje mezi teplotou a vlhkostí hnízdní kupy. Vlhká hnízda mají vyšší tepelné ztráty, které jsou kompenzovány teplem, které je produkováno mikroorganismy. Celkové teplo, které vystupuje z kupy se pohybuje mezi 9-17 W, což značně převyšuje hodnoty tepla produkovaného přímo mravenci. Až 85 % tepla, které vystupuje z hnízda je produkováno rozkladem hnízdního materiálu. To je způsobeno intenzivní mikrobiální aktivitou v tepelném jádře a bohatým substrátem (Lamprecht, 2003).

Mikrobiální metabolismus je převážně aerobní, a proto je nezbytné, aby byl vnitřek hnízda dostatečně zásobený kyslíkem. V zimních měsících dochází k poklesu populace mikrobiální flóry. Metabolická aktivita je také přirozeně snížena nižší teplotou uvnitř hnízda. Na jaře opět mikrobiální metabolismus roste v souvislosti se stavební aktivitou mravenců, kteří sebou přinášejí čerstvé části rostlin a přimíchávají je do starého hnízdního materiálu (Coenen-Stass et. al. 1980).

Mikroflóru hnízdní kupy ovlivňuje poměr dusíku a uhlíku, množství humusu, množství živin, a také stupeň pH hnízdního materiálu. Všechny tyto faktory jsou mravenci schopni aktivně ovlivňovat (Frouz, 2000; Hruška, 1980).

3.4 POŠKOZOVÁNÍ HNÍZD-PREDACE, OCHRANA

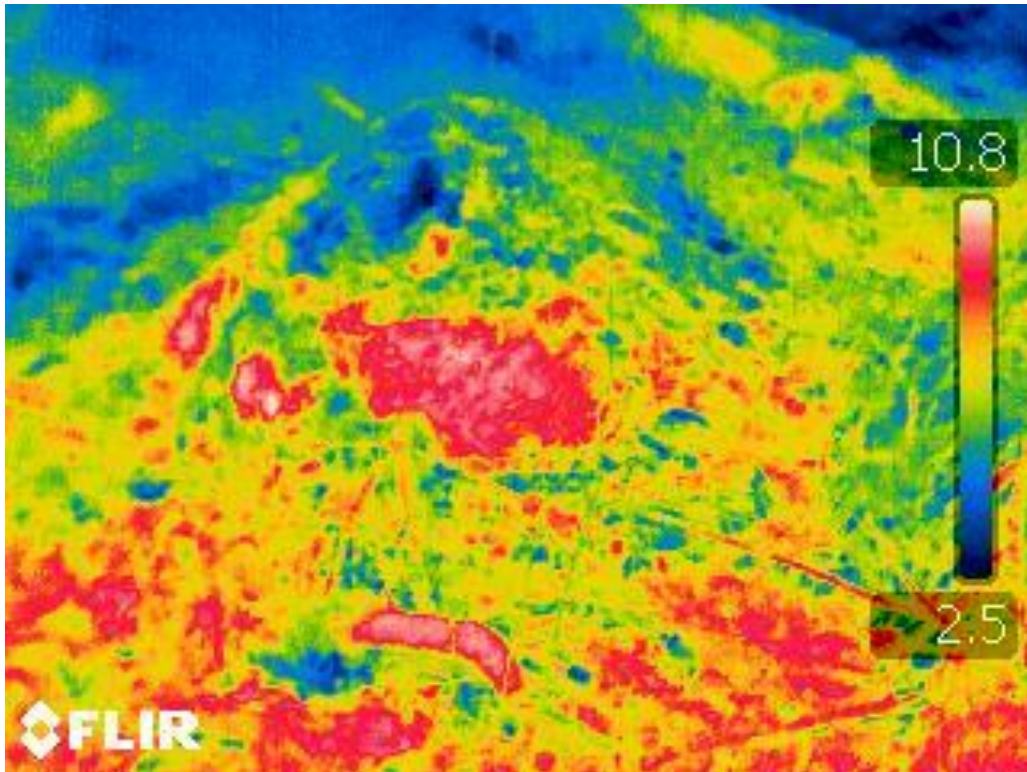
3.4.1 Mravenci lesní jako potrava

Lesní mravenci tvoří významnou součást potravních řetězců v lesních biocenózách. V době, kdy je nedostatek potravy, se nezřídka mohou stát základní potravou pro mláďata

i dospělé celé řady živočichů. Mezi ně patří hlavně ještěrky, žáby, někteří ptáci (datlovití, hrabaví i pěvci), ale také savci (liška, jezevec, krtek). Během zimy vyhledávají suchá hnízda také divoká prasata, nicméně toto chování bylo pozorováno i v létě. Za významné predátory lze považovat datlovité ptáky, kteří do mravenišť vyhrabávají dlouhé tunely (obr. č. 4) (Hruška, 1982).



Obrázek 4 Datlovitými ptáky poničená hnízda na lokalitě Kamenný vrch



Obrázek 5 Infrafotografie hnízda s vyhrabaným otvorem (A. Véle)

3.4.2 Datlovití (*Picidae*)

Čeď datlovití náleží do řádu šplhavců a na našem území se vyskytuje deset jeho zástupců:

- Krutihlav obecný (*Jynx torquilla*, Linnaeus, 1758)
- Žluna šedá (*Picus canus*, J. F. Gmelin, 1788)
- Žluna zelená (*Picus viridis*, Linnaeus, 1758)
- Datel černý (*Dryocopus martius*, Linnaeus, 1758)
- Strakapoud velký (*Dendrocopos major*, Linnaeus, 1758)
- Strakapoud jižní (*Dendrocopos syriacus*, Hemprich, Ehrenberg, 1833)
- Strakapoud prostřední (*Dendrocopos medius*, Linnaeus, 1758)
- Strakapoud bělohřbetý (*Dendrocopos leucotos*, Bechstein, 1802)
- Strakapoud malý (*Dendrocopos minor*, Linnaeus, 1758)
- Datlík tříprstý (*Picoides tridactylus*, Linnaeus, 1758)

Bezpochyby nejvýznamnějším predátorem mravenců z čeledi datlovití v České republice je žluna zelená. Mravenci tvoří převážnou část potravy tohoto šplhavce. Naopak žluna

šedá, datel černý nebo strakapoudi napadají hnízda lesních mravenců spíše sporadicky (Miles, 2001). Černý (1999) zařazuje mezi predátory mravenců všechny šplhavce s výjimkou strakapouda velkého a jižního. Fotografie na obrázku č. 6 však dokládá, že i strakapoud velký je predátorem mravenců. Významným predátorem je také krutihlav obecný.



Obrázek 6 Strakapoud velký loví mravence (Foto: A. Véle)

Žluna zelená (*Picus viridis*) je nápadně zelený až žlutozelený pták s jasně červeným vrchem hlavy (obr. č. 7). Je rozšířena prakticky po celé Evropě, s výjimkou severu Skandinávie, Ruska a Irska. V České republice se vyskytuje na celém území, hojnější je v nižších polohách. K životu vyhledává spíše otevřenou krajinu s řidšími lesíky, sady a alejemi. Hlavní potravní složku tvoří mravenci a jejich kukly, zejména rody *Lasius* (od jara do podzimu), *Formica* (v zimě). Živí se i hlemýždi a žížalami, v menší míře požívá i jiný hmyz (Winkler et Christie; 2020).

Žluna zelená při útoku mraveniště rozhrabává a svoji kořist loví pomocí až 10 cm dlouhého lepkavého jazyka. (Hudec et. al, 2005).



Obrázek 7 Žluna zelená ([http:// https://www.moulik.cz/zluna-zelena-1298](http://https://www.moulik.cz/zluna-zelena-1298))

Krutihlav obecný (*Jynx torquilla*) je jen o málo větší než vrabec. Na rozdíl od ostatních datlovitých ptáků si sám netesá dutiny, ale využívá k hnízdění dutiny vytvořené jinými. Mravenci a jejich larvy můžou být někdy i jediným druhem jeho potravy. Také krutihlav loví mravence pomocí svého lepkavého jazyka (Šťastný et. al., 2006). Je jediným migrujícím šplhavcem na našem území. Na zimu odlétá do střední Afriky, a to v období srpna a září. Zpět se vrací na přelomu dubna a května (Hudec, 2005).

Podle Hrušky (1982) populace datlovitých v místech s hustou sítí mravenišť stoupá až pětkrát.

3.4.3 Ochrana mravenčích hnízd

Pro podporu mravenců se někdy provádí aktivní ochrana mravenišť (obr. č. 8) nejen před datlovitými. Je vhodná zejména tam, kde hnízd rapidně ubývá nebo jim dokonce hrozí zánik. Před divočáky nebo jinými savci lze mraveniště chránit například dřevěnými ohrádkami. Před nadměrnými útoky datlovitých je možné provést úplné zakrytování. Nejlépe se osvědčily ochranné kryty v podobě skládacích trojúhelníkových dílů, které jsou potaženy drátěným nebo plastovým pletivem. Kryt nesmí v žádném případě mraveništi stínit. V místě silných mravenčích kolonií se doporučuje chránit těmito kryty

alespoň část matečných mravenišť, které jsou centrem a jádrem celé kolonie. Zároveň jsou producentem oddělků do okolí (Miles, 2006).



Obrázek 8 Ochranný kryt mraveniště (<http://https://ekolist.cz/cz/publicistika/priroda/mravenci-a-jejich-podivuhodny-svet>)

4 METODIKA

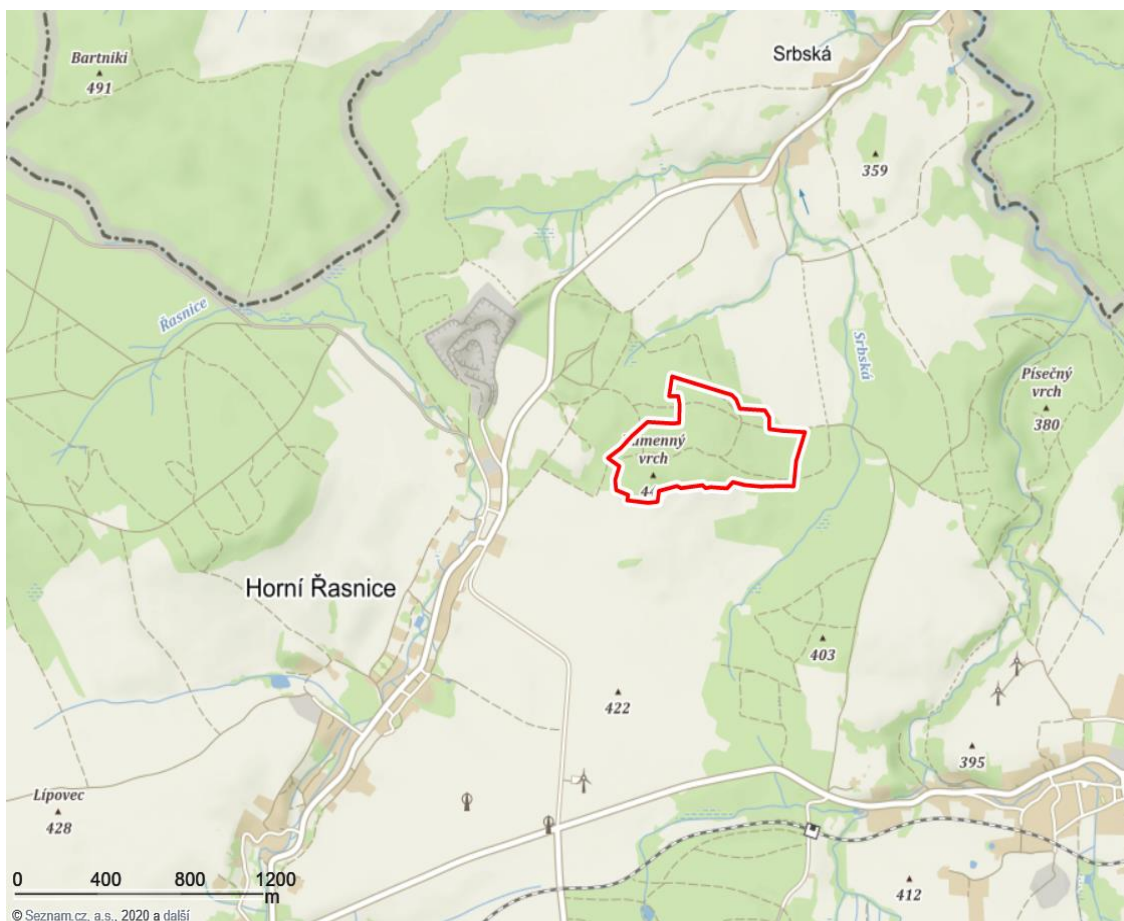
4.1 LOKALITA

Data byla sbírána na lokalitě Přírodní památky Kamenný vrch nacházející se v okrese Liberec, nedaleko obce Horní Řasnice (obr. č. 9). Rozloha přírodní památky je 30,11 ha, nadmořská výška 370 - 443 m n.m.

Předmětem ochrany je regionálně významný mateční komplex hnízd mravence druhu *Formica polyctena*. Hnízda jsou soustředěna na relativně malé ploše vzrostlého lesa, který navazuje na bývalou pískovnu. V porostu má nejvyšší zastoupení smrk, místy je vysazována jedle. Lesnická opatření směřují k přirozenější druhové skladbě s vyšším zastoupením dubu, buku a ostatních listnáčů. V různověkých smrčinách hnízdí krkavec velký a staré doupné buky obývá datel černý. Žije zde několik ohrožených druhů: strnad luční, křepelka obecná, skřivan lesní (Modrý et Sýkorová, 2004).

Počet mravenčích kup dosahuje až 400, dlouhodobě se pohybuje nad 300 kup (Véle, 2017). Zajímavý je posun v jejich počtu a rozmístění v souvislosti se sukcesním uzavíráním lesních okrajů směrem k pískovně. Tato stanoviště jsou pro mravence nejatraktivnější, protože zde nacházejí optimální vlhkostní a světelné poměry a dostatečně pestrou a bohatou potravní nabídku (Modrý et Sýkorová, 2004).

Souřadnice Přírodní památky: GPS 50.9745147N,15.2209736E



Obrázek 9 Přírodní památka Kamenný vrch (Zdroj: Mapy.cz)

Véle (2017) uvádí, že po roce 2012 došlo k úbytku živých hnízd s velkým objemem a k nárůstu počtu hnízd s malým objemem. V roce 2017 byla celková plocha hnízd menší než v roce 2012. Vysvětluje, že k zániku hnízd došlo v porostu vzrostlých lesů vlivem korunového zápoje. Nově vzniklá hnízda se objevila na okrajích lesních světlin, přeživší hnízda byla kolem lesních cest a na pasekách. Na přežívání hnízd má značný vliv množství přímého dopadajícího slunečního záření ovlivněné korunovým zápojem.



Obrázek 10 Hnízda nalezená v roce 2012 (červeně) a v roce 2017 (bíle) (Véle, 2017)

4.2 SBĚR DAT

První část terénní studie se uskutečnila na přelomu února a března tedy v době, kdy se v hnízdech nacházely během celé zimy ptáky vyhrabané otvory. Hnízda v této době ještě nebyla opravována, neboť dělnice ještě nebyly aktivní. Během prací byl využit výsuvný metr a GPS Garmin Oregon 450. V rámci sběru dat byly každému sledovanému hnízdu přidělena GPS souřadnice a pořadové číslo. Celkem bylo zaznamenáno 180 hnízd. Zaznamenávána byla všechna hnízda nacházející se v severní a střední části PP Kamenný vrch. U každého hnízda bylo monitorováno, zda došlo k napadení datlovitými ptáky či ne. Napadení bylo identifikováno vytvořenými tunely (otvory). V případě, že bylo hnízdo napadeno, byly zaznamenány tyto údaje: průměr otvoru (cm), hloubka otvoru (cm), výška nad zemí (cm), azimut.

Druhá část terénních prací proběhla ve druhé polovině září, tedy v době, kdy už byla hnízda opravena, a jejich populace měla čas se zotavit po případných napadeních ptáky. Tato skutečnost je důležitá pro posouzení dlouhodobého vlivu datlovitých na přežívání hnízd. Podle GPS souřadnice byla vyhledána sledovaná hnízda. U každého jednoho hnízda byla měřena aktivita mravenců pomocí papírových proužků o rozměrech 4x30 cm. Postup měření aktivity:

1. mravenci stimulováni třemi poklepy na vrchol kupy
2. na vrchol kupy byl přiložen papírový proužek na dobu 10 vteřin
3. byli spočítáni mravenci, kteří na proužek za danou dobu vylezli

Aktivita dělnic byla rozdělena do čtyř kategorií: 0, 1, 2, 3 (od 0 – žádná aktivita po 3 – nejvyšší aktivita). Kategorie 0 je aktivita žádná nebo téměř žádná anebo ji lze považovat za náhodnou, např. přechod dělnic z jiného hnízda přes kupu. Kategorie 2 odpovídá průměrné aktivitě dělnic na všech aktivních hnízdech. Kategorie 1 je dolní kvartil a kategorie 3 horní kvartil.

Převedení naměřených hodnot aktivity dělnic do čtyř kategorií mělo za účel snížit odchylky aktivity způsobené např. meteorologickými faktory. Sledování aktivity bylo časově náročné a bylo prováděno celý den. Takto zjednodušená kvantifikace aktivity dělnic se běžně používá během inventarizací mravenišť.

Tab. 1 kategorie aktivity mravenčích dělnic

0	0-1 dělnice
1	2-9
2	10-16
3	Více než 16

Dále byly zaznamenány rozměry hnízda v cm: výška, průměr měřený ve dvou osách, průměr valu.

U jednotlivých hnízd byla zapsána jejich poloha v terénu: C-cesta, M-mýtina, L-les

4.3 ZPRACOVÁNÍ DAT

Data byla zapsána a zpracována v programu MS Excel a v programu Statistica verze 13.5.0. Z průměru a výšky hnízdni kupy, byl spočítán objem, neboť obě hodnoty jsou mezi sebou korelovány (Frouz et Finer, 2007). Objem byl vypočítán objem hnízda podle vzorce $V = (4/3 \cdot \pi \cdot a \cdot b \cdot c) / 2$. Hloubka a výška otvorů byly přepočítány na relativní hloubku vztahující se k poloměru hnízda a relativní výšku vztahující se k výšce hnízda (např. hloubka 80 znamená, že hloubka otvoru dosahovala osmdesáti procent poloměru hnízda). Díky tomu mohla být porovnáována relativní hloubka otvorů mezi různě velkými hnízdy.

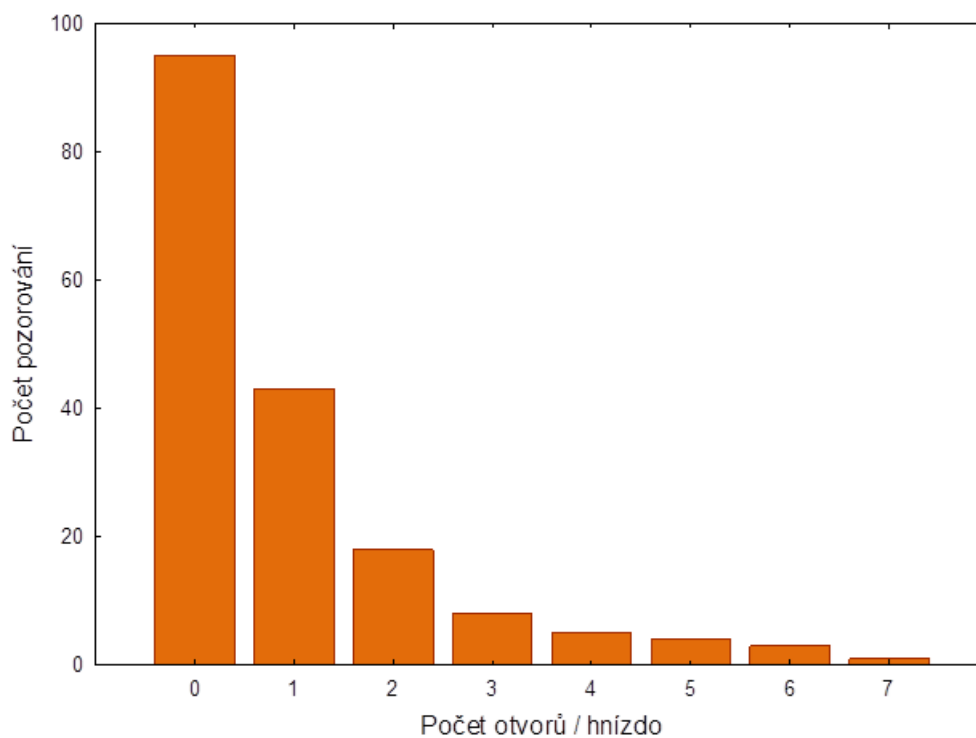
Většina dat neměla normální rozdělení, proto byl nejčastěji použit Kruskal-Wallisův test s mnohonásobným porovnáváním, jehož pomocí byla ověřena závislost mezi počtem otvorů a umístěním hnízda v biotopu, aktivitou dělnic a počtem otvorů, rozdílů v aktivitě dělnic mezi napadenými a nenapadenými hnízdy, hloubky otvorů v závislosti na jejich orientaci ke světovým stranám, hloubky otvoru na umístění hnízda v biotopu, objem hnízda a jeho umístěním v biotopu, aktivitou dělnic a umístěním hnízda.

Spearmanův korelační koeficient byl použit pro ověřování závislosti mezi počtem otvorů a aktivitou dělnic, počtem otvorů a objemem hnízda, objemem hnízda a aktivitou dělnic, relativní hloubkou otvoru a aktivitou dělnic, hloubkou otvoru a aktivitou, korelací mezi relativní hloubkou a výškou otvoru. Regresní analýza byla využita na ověření závislosti mezi počtem otvorů a objemem hnízda.

5 VÝSLEDKY

Celkem bylo sledováno 180 mravenčích hnízd. Z toho v lese bylo pozorováno 129 hnízd, na cestě 19 hnízd, na mýtině 32 hnízd.

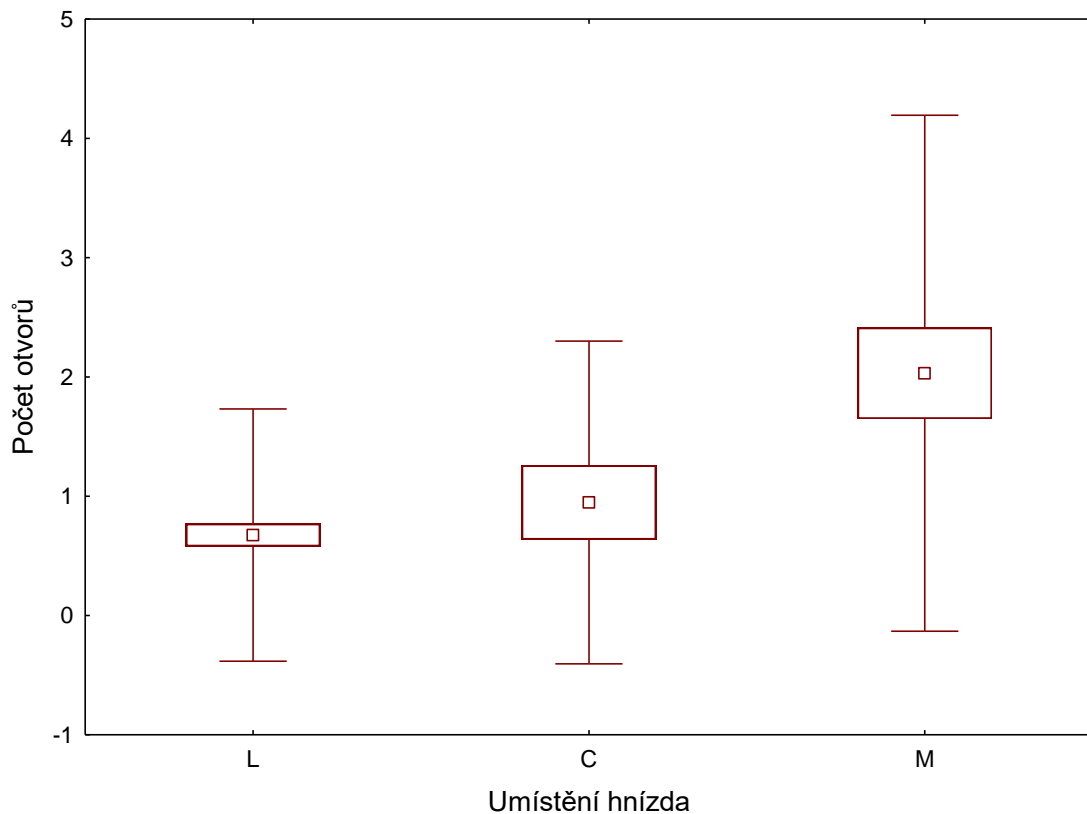
- minimální naměřený průměr hnízda byl 35 cm,
- maximální průměr 310 cm,
- minimální výška hnízda 15 cm,
- maximální výška 165 cm,
- minimální objem 9,616 dm³,
- maximální objem 5 657,888 dm³.
- nejhlubší naměřený tunel (otvor) měl 40 cm,
- největší naměřený průměr otvoru byl 53 cm.



Graf 1 Četnost výskytu vyhrabaných otvorů v hnízdech

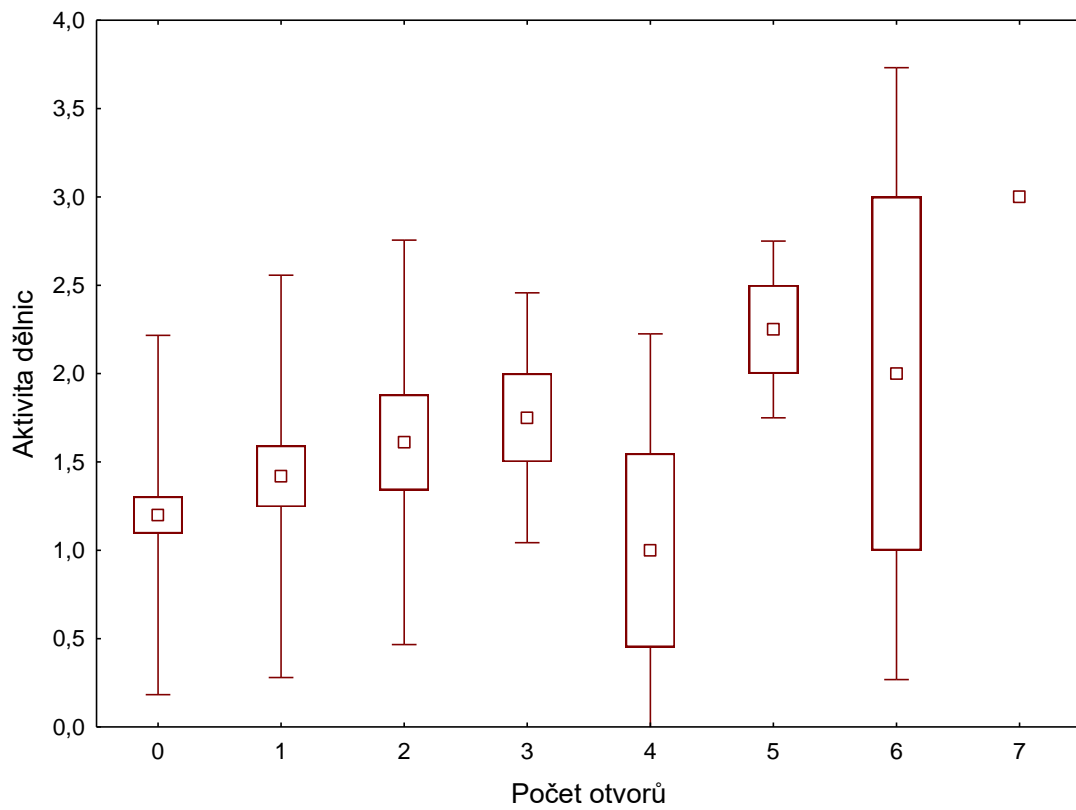
Nenapadených hnízd (tzn. nulový počet otvorů) bylo 52 % všech monitorovaných hnízd. Čtyřicet osm procent hnízd bylo napadených: na 26 % z celkového počtu byl zjištěn 1 otvor, na 10 % 2 otvory, na 4 % 3, v jednom případě bylo v hnízdě napočítáno 7 otvorů (graf č. 1).

Pomocí Kruskal-Wallis ANOVA bylo zjišťováno, zda se liší počet otvorů na poloze hnízda. Bylo prokázáno, že počty otvorů se liší v závislosti na umístění hnízda, nejvíce napadená hnízda se nacházela na mýtinách. Počet otvorů se lišil v závislosti na poloze hnízda ($H=10,6$, $p=0,005$). Hnízda na mýtinách měla signifikantně více vyhrabaných otvorů než hnízda v lese a poblíž cest (graf č. 2).



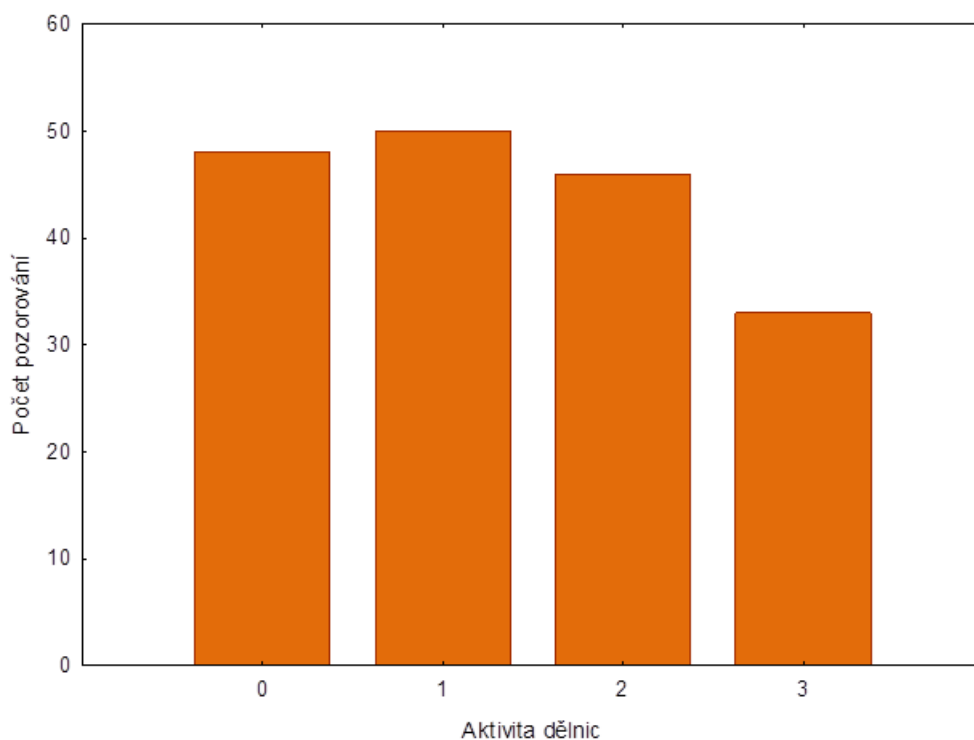
Graf 2 Počet otvorů v závislosti na umístění hnízda v biotopu (les-L, cesta-C, mýtina-M)

Dále bylo testováno, zda aktivita mravenců byla ovlivněna mírou napadení, tedy počtem otvorů vytvořených datlovitými ptáky. Test neprokázal, že by aktivita mravenců byla významně ovlivněna mírou napadení ($p=0,1453$), výsledky znázorňuje graf č. 3.



Graf 3 Závislost aktivity dělnic na počtu otvorů v hnízdech

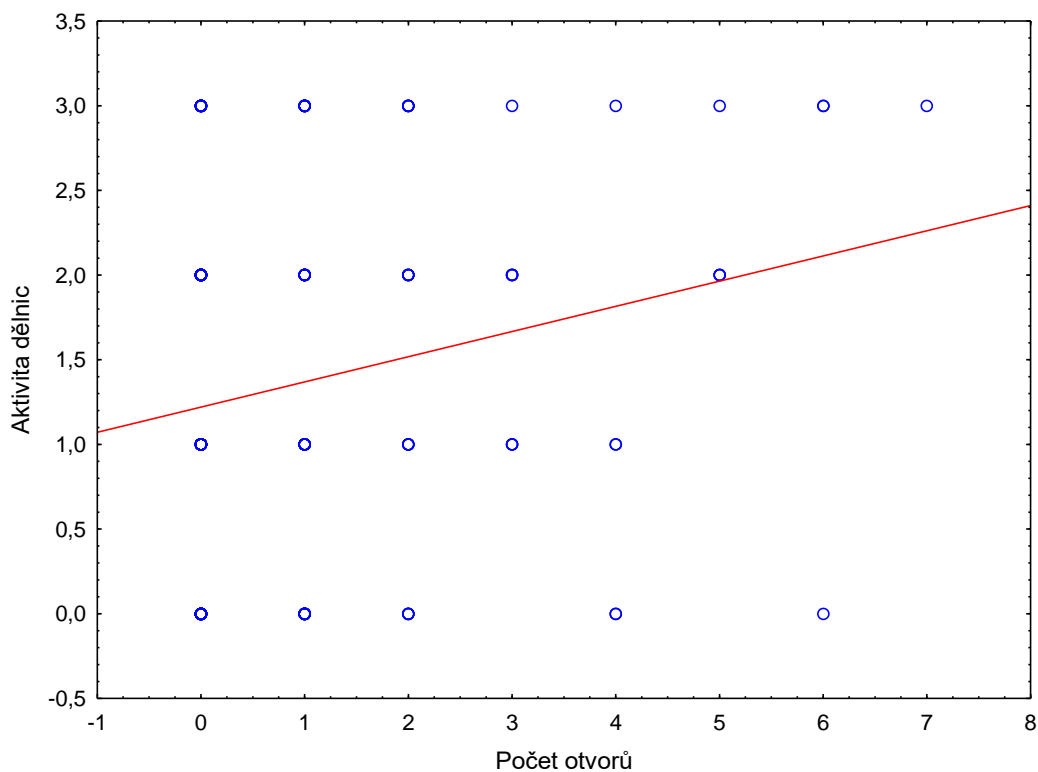
Četnosti výskytu kategorií aktivit dělnic na grafu č. 4.



Graf 4 Četnost aktivity dělnic rozdělené do čtyř kategorií

Aktivita 0 (žádná) byla zjištěna na 27 % monitorovaných hnízd, slabá aktivita (1) na 28 %, průměrnou a nadprůměrnou vykazovalo 55 % ze všech monitorovaných hnízd.

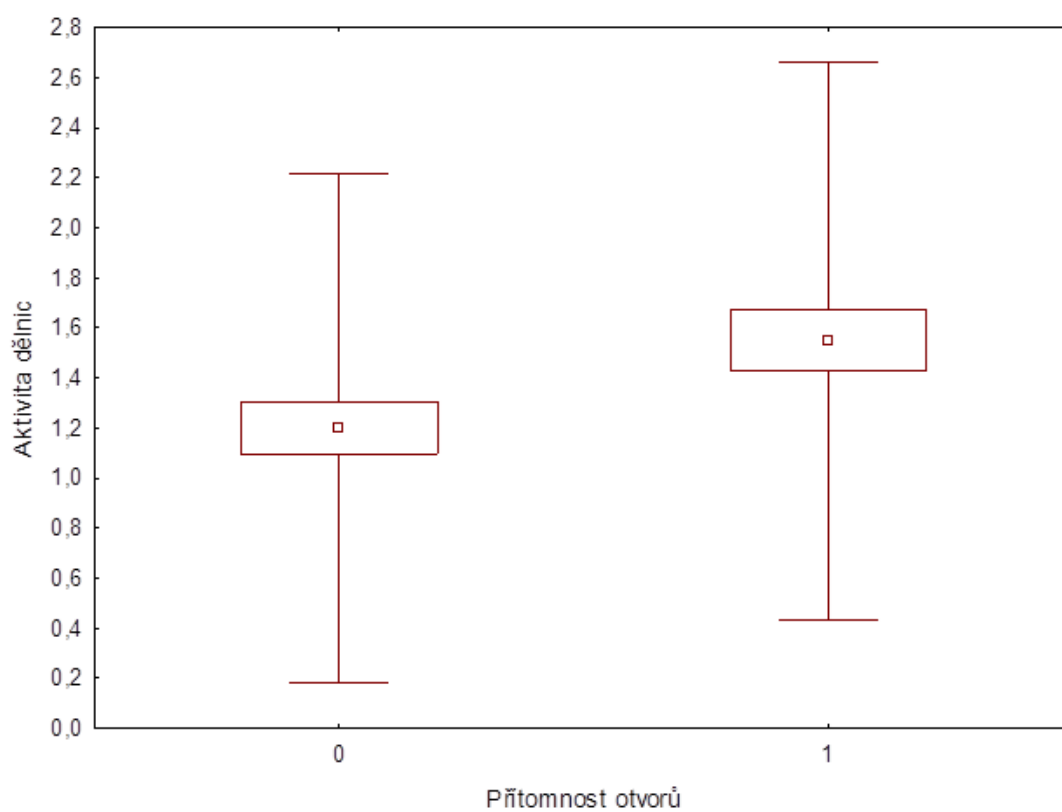
Mezi počtem otvorů a kategoriemi aktivity dělnic byla zjištěna velmi slabá pozitivní závislost ($R^2=0,04$, $p=0,008$), viz graf č. 5. Aktivita s počtem otvorů stoupala.



Graf 5 Závislost mezi počtem otvorů a kategoriemi aktivity dělnic

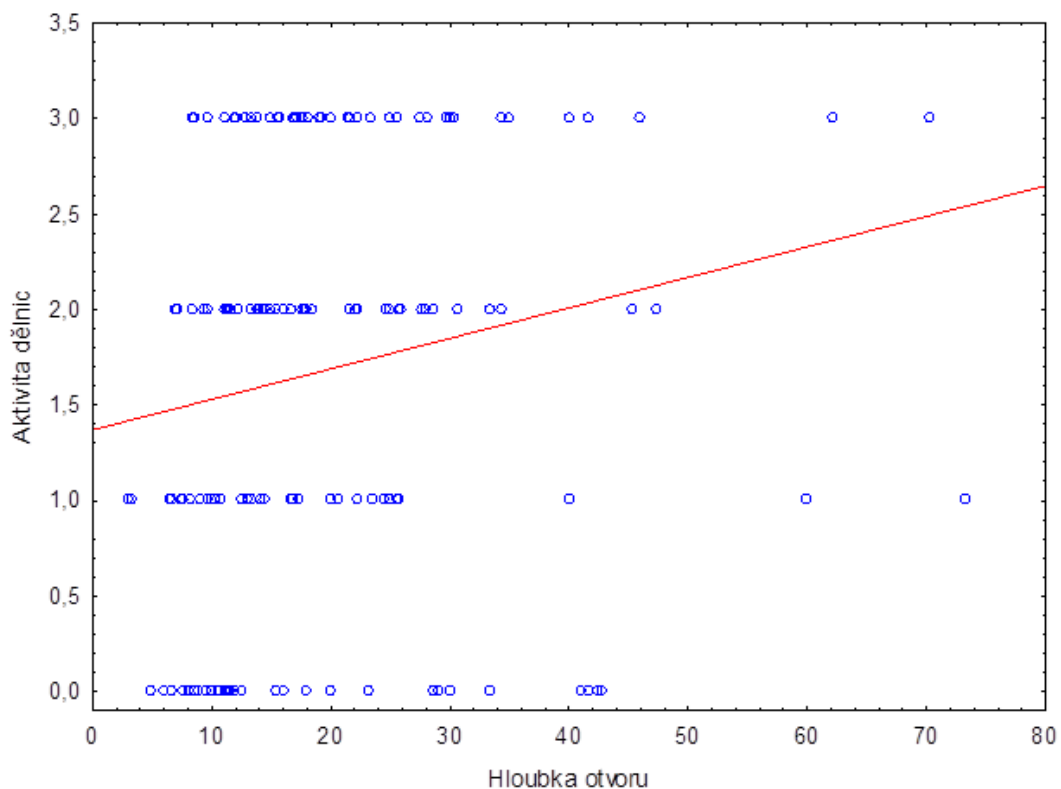
Spearmanův korelační koeficient, který byl použit ke zjištění závislosti mezi aktivitou dělnic a objemem hnízda neukázal statisticky významnou závislost ($R=0,02$, $p=0,7$).

Statistickým testem byla zjišťována také závislost aktivity mravenců na tom, zda hnízdo bylo (hodnota 1) či nebylo (hodnota 0) napadeno. Bylo prokázáno, že aktivita mezi napadenými a nenapadenými hnízdy se signifikantně odlišovala ($H=4,43$, $p=0,035$). Aktivita dělnic na napadených hnízdech byla vyšší (graf č. 6).



Graf 6 Aktivita mezi napadenými a nenapadenými hnízdy

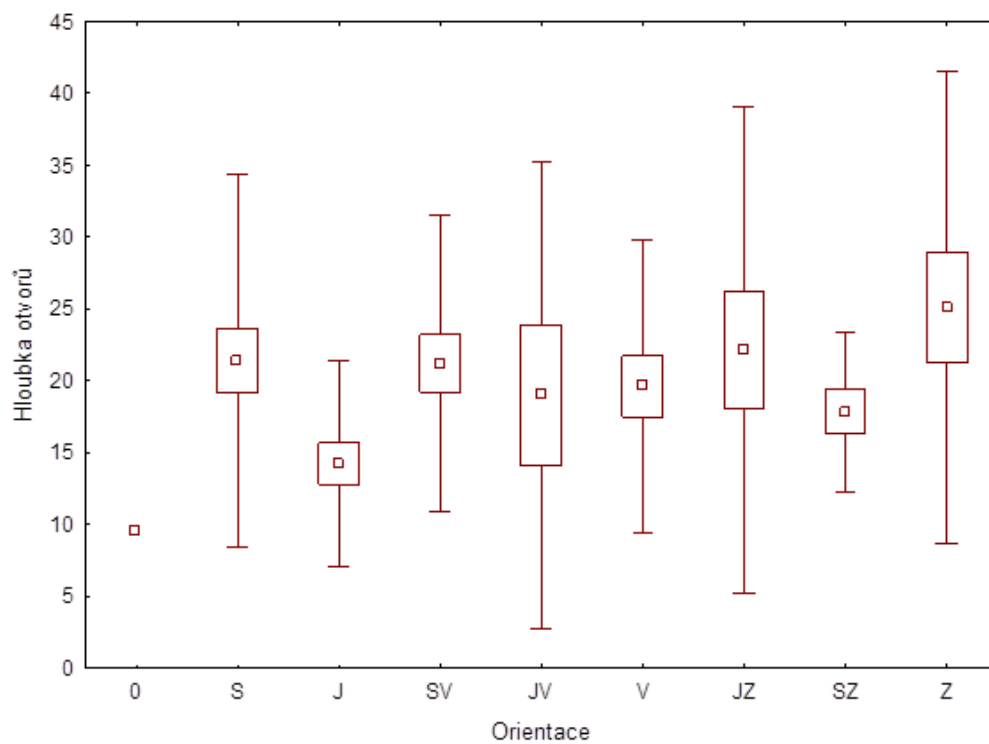
Mezi aktivitou dělnic a relativní hloubkou otvorů byla zjištěna pozitivní závislost ($R=0,2$, $p=0,009$), graf č. 7.



Graf 7 Závislost mezi relativní hloubkou otvoru a aktivitou dělnic

Spearmanův korelační koeficient ukázal, že mezi relativní hloubkou a výškou otvoru nebyla zjištěna signifikantní závislost ($R=0,01$, $p=0,869$).

KW test neukázal signifikantní rozdíly mezi relativní hloubkou tunelů (otvorů) a jejich orientací ke světovým stranám ($H=12,19$, $p=0,143$), viz graf č. 8.



Graf 8 Hloubka otvorů v závislosti na orientaci ke světovým stranám

S-sever

J-jih

SV-severovýchod

JV-jihovýchod

V-východ

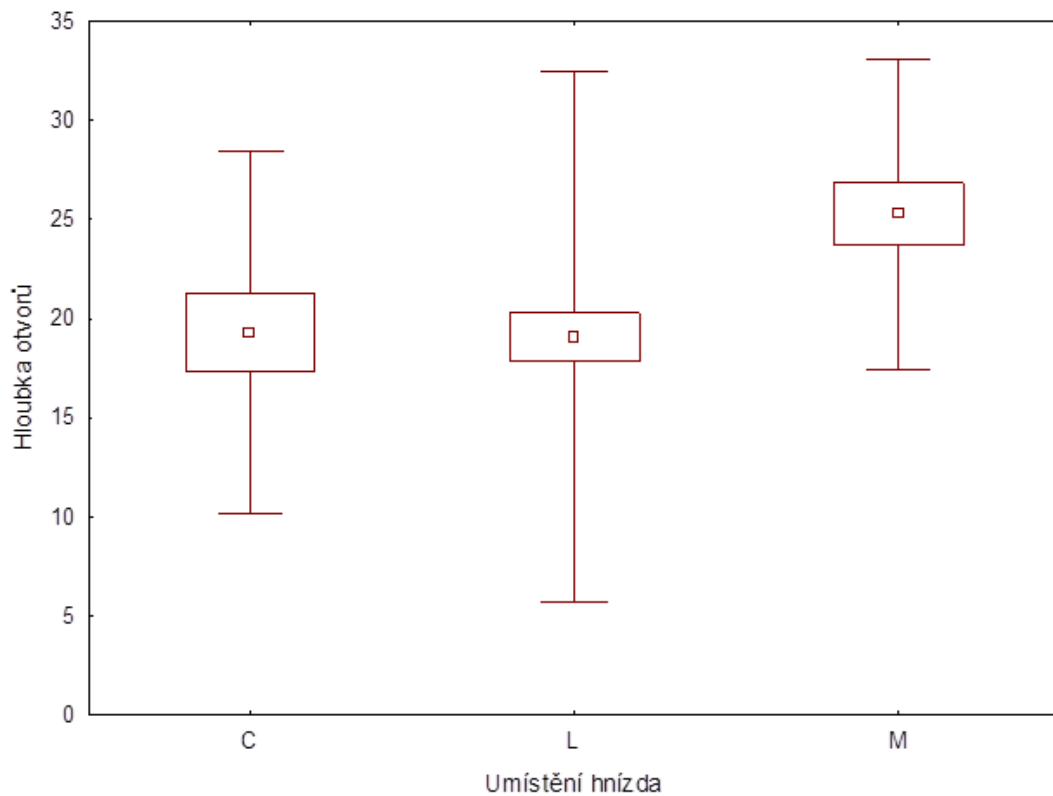
JZ-jihozápad

SZ-severozápad

Z-západ

Byla testována hloubka otvorů v závislosti na biotopu, kde se hnízdo nacházelo. Biotop L-les, biotop M-mýtina, biotop C-cesta.

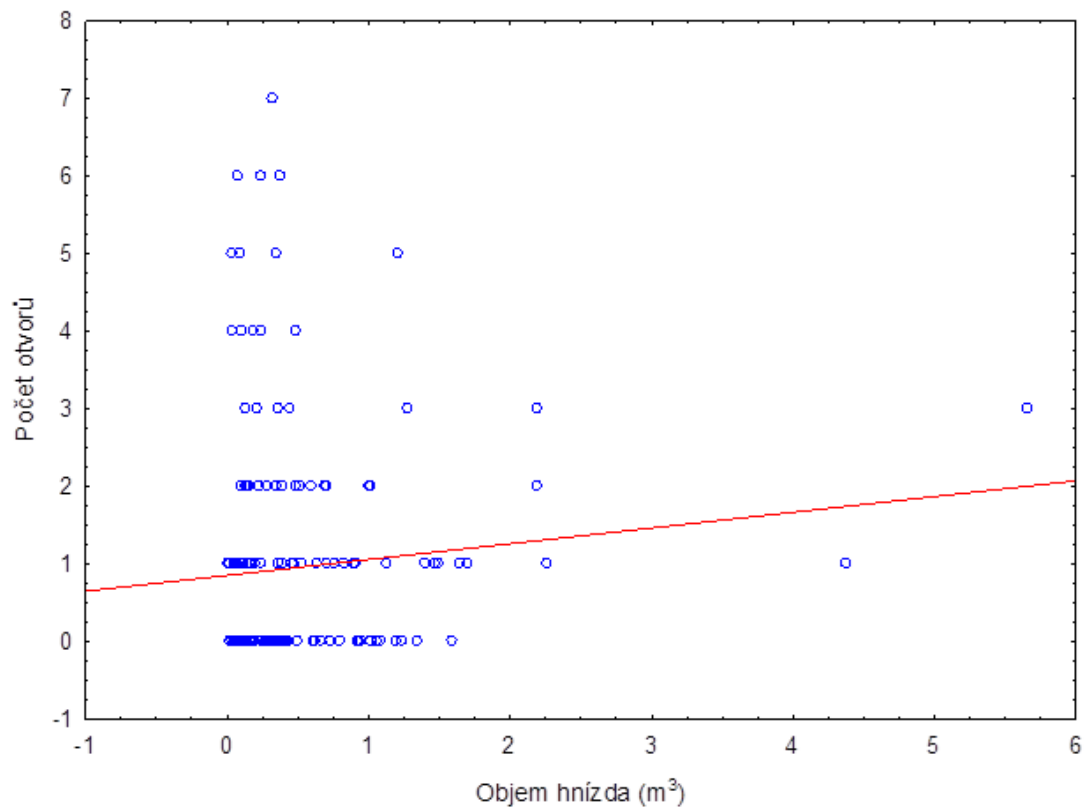
KW test ukázal, že hloubka otvorů se lišila mezi jednotlivými biotopy ($H=14,8$, $p=0,0006$). Hloubka otvorů na mýtinách byla signifikantně vyšší než hloubka otvorů v lese a poblíž cest (graf č. 9).



Graf 9 Hloubka otvorů v závislosti na umístění hnízda v biotopu (L-les, M-mýtina, C-cesta)

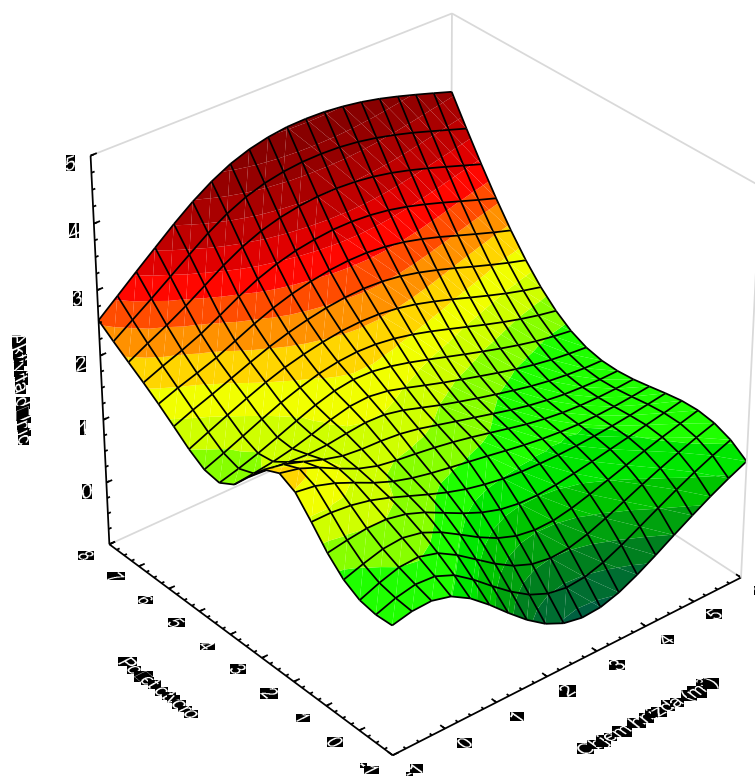
Spearmanův korelační koeficient byl použit ke zjišťování závislosti mezi objemem hnízda a počtem otvorů v hnízdě.

Mezi objemem hnízda a počtem otvorů nebyla zjištěna signifikantní závislost ($R^2=0,003$, $p=0,213$), graf č. 10.



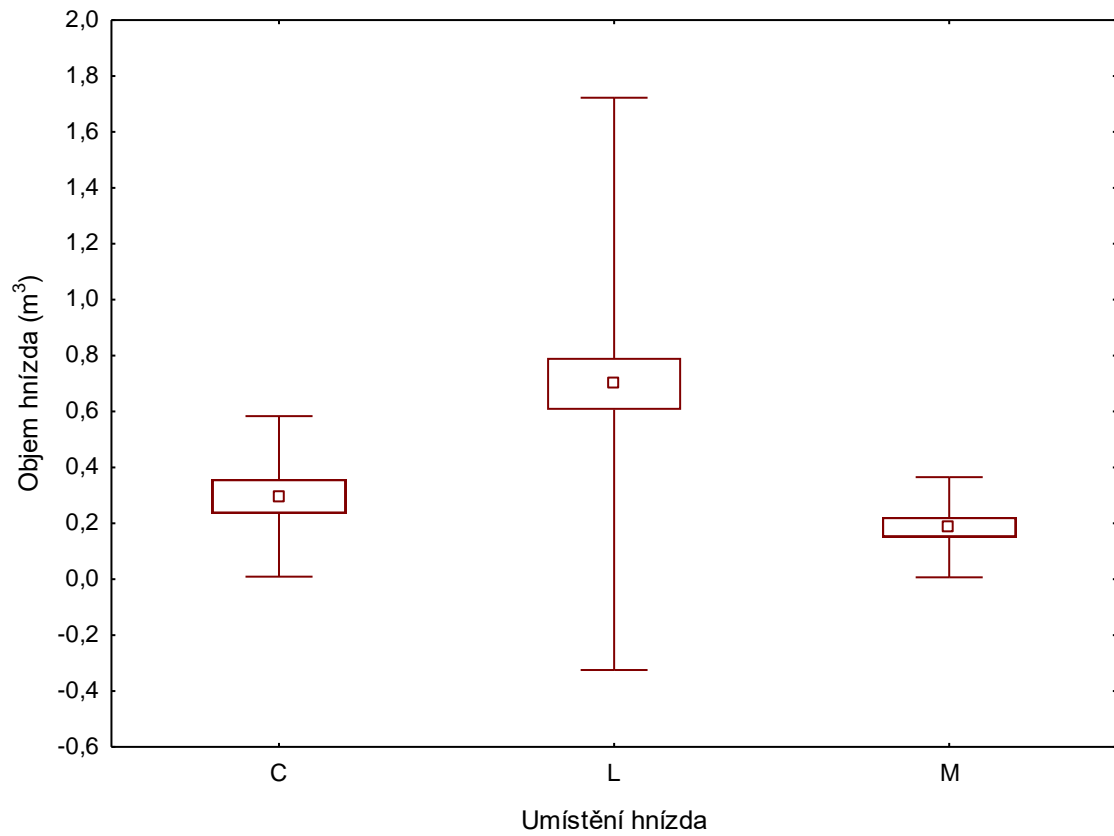
Graf 10 Závislost mezi objemem hnízda a počtem otvorů

Vztah aktivity dělnic ku počtu otvorů a objemu hnízda je znázorněna na grafu č. 11.



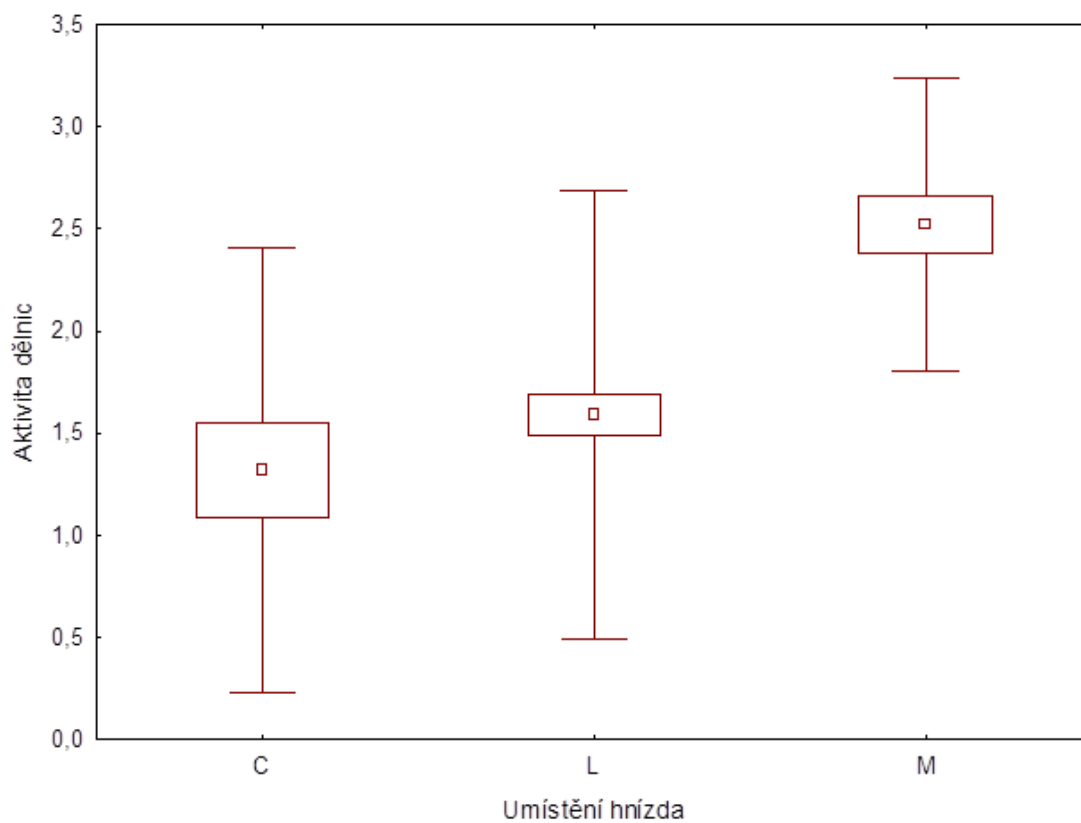
Graf 11 Grafické znázornění vztahů mezi aktivitou dělnic, počtem otvorů a objemem hnízda

Objem hnízda na jednotlivých stanovištích se lišil ($H=18,172$, $p= 0,0001$). Hnízda v lese dosahovala průměrně většího objemu, viz graf č. 12.



Graf 12 Objem hnízda v závislosti na umístění v biotopu (L-les, M-mýtina, C-cesta)

Aktivita dělnic se odlišovala na různých stanovištích ($H=18,2$, $p=0,0001$), Aktivita na mýtinách byla signifikantně vyšší v ostatních biotopech (graf č. 13).



Graf 13 Aktivita dělnic v závislosti na umístění hnízda v biotopu (L-les, M-mýtina, C-cesta)

6 DISKUSE

Hlavním cílem práce bylo ověřit vliv napadení hnízd datlovitými ptáky na prosperitu hnízd mravence *F. polyctena*. Prosperita hnízd byla hodnocena na základě aktivity dělnic (tab. 1). Jedná se o běžně používanou metodiku. Aktivita dělnic je totiž spjata s velikostí populace hnízda. (Hruška, 1999).

Na základě literárních údajů se dalo předpokládat, že aktivita dělnic v ptáky napadených hnízdech bude nižší, neboť predace mravenců sníží velikost populace a naruší termoregulaci hnízd.

Stanovená hypotéza, že napadení hnízd datlovitými ptáky má vliv na jejich prosperitu, se nepotvrdila. Výsledek je v rozporu s pozorováním a hodnocením stavu hnízd během inventarizací mravenců, které byly prováděny v rámci jejich managementu využívaného v oblasti ochrany přírody (Véle, ústní sdělení). Nutno však podotknout, že k těmto pozorováním během sepisování diplomové práce nebyly dostupné žádné studie, jež by obsahovaly přesné např. statisticky vyhodnocené údaje.

Zjištěné výsledky považuji za překvapivé z několika důvodů. Jak je již uvedeno v literární rešerši, mravence lze považovat za teplomilné živočichy, kteří se na ne zcela vhodné klimatické podmínky adaptovali stavbou hnízdních kup (Hölldobler et Wilson, 1990). Termoregulace patří mezi hlavní funkce hnízdních kup (Hölldobler et Wilson, 1990; Kadochová, 2017). Během zimního období se mravenci nachází v podzemní části hnízda, která právě díky přítomnosti kupy nepromrzá (Hruška, 1980). Narušení hnízd by tedy teoreticky mělo vést k narušení termoregulační funkce hnízd a negativně ovlivnit populaci.

Dalším potenciálním vlivem je samotná predace mravenců, která snižuje velikost populace. Narušení optimální velikosti roje může narušovat činnost dělnic potřebnou pro přežívání hnízda. Ačkoliv mezi dělnicemi lesních mravenců nejsou vytvořeny jednotlivé kasty, mají dělnice rozdělené funkce, a to v závislosti na své morfologii a věku (Rosengren 1990; Véle et Modlinger 2019). Negativní vliv by i přes funkční plasticitu dělnic mohla mít i predace pouze jedné „funkční skupiny“ dělnic. Velikost hnízdní populace lesních mravenců ve velkém hnízdě může přesahovat 1 milion dělnic (Zacharov,

1984). Vliv predace by proto měl být znatelný především u menších hnízd, jejichž populace nejsou tak početné. Tato závislost se však nepotvrdila.

Nepotvrzený negativní vliv počtu ptáky vyhrabaných otvorů (graf č. 3) ani narušení versus nenarušení hnízd na aktivitu dělnic (graf č. 6) lze vysvětlit relativní hloubkou otvorů v hnízdech. Z grafu č. 7 je zřejmé, že pouze výjimečně dosahovaly otvory až do střední části hnízda a ani v jednom případě nezasahovaly do jeho zemní části. Termoregulace hnízd tedy nemusela být činností ptáků zcela narušena. Infrasnímek hnízdní kupy s vyhrabaným otvorem na obr. č. 5 ukazuje, že z hnízda neuniká vyhrabaným otvorem teplý vzduch.

Otázkou pak ale zůstává, proč datlovití vyhrabávali relativně krátké otvory do nadzemních částí hnízda, když mravenci zimují v podzemních částech. Odpověď lze najít v době vyhrabávání otvorů.

Všeobecně se uvádí, že ptáci vyhrabávají otvory během zimního období, kdy trpí nedostatkem potravy. Výsledky ukazují spíše na skutečnost, že tuto činnost ptáci vykonávají již během podzimu. Jedná se zřejmě o žluny, neboť krutihlav obecný odlétá během srpna a září do střední Afriky. Ke stejné domněnce dospěli i Véllová, Véle (2018), když zjistili, že mnoho otvorů v hnízdech vzniklo již během podzimu. V tomto období mravenci postupně snižují svou aktivitu, část dělnic se však stále pohybuje uvnitř kup, což lze pozorovat v „čerstvě“ vyhrabaných otvorech (Véle, ústní sdělení).

Tomuto vysvětlení napovídá i další zjištěná skutečnost. Aktivita dělnic s počtem vyhrabaných otvorů mírně vzrůstala (graf č. 5). Zjištěná závislost navozuje otázku, zda ptáci skutečně nevyhrabávají otvory během podzimu a zda nejsou schopni detekovat pohyb mravenců v hnízdě.

Napadení hnízd s početnější populací se jeví z energetického hlediska výhodnější. Je známo, že datlovití vyhledávají potravu poklepáváním, ale i na základě vůně, sluchu a vibrací kořisti (Roberts, 1932; Marshall 1967). Nelze tedy vyloučit, že obdobně jsou schopni detekovat i mravence. Jednodušším vysvětlením je možnost, že napadají především hnízda, na jejichž povrchu se ještě pohybují mravenčí dělnice.

Mezi relativní hloubkou a relativní výškou umístění otvoru nebyla zjištěna žádná závislost. Pokud by ptáci napadali mravence především v zimním období, tj. v době jejich hibernace v podzemních částech hnízda, měly by být v hnízdech především dlouhé otvory

ve spodních částech hnízda. Výsledky však ukázaly, že ptáci vyhrabávali otvory náhodně bez závislosti na jejich umístění ve výšce hnízda.

Schopnost vyhledávat hnízda s vyšším počtem dělnic nepřímo potvrzují i další výsledky. Hnízda na mýtinách byla datlovitými nejvíce poničena (graf č. 2) a zároveň se jednalo o hnízda, jejichž aktivita byla nejvyšší (graf č. 13). Měření aktivity probíhalo v době, kdy už byla hnízda opravena, tzn. že vyšší aktivita nemohla být ovlivněna vysokou početností dělnic opravujících hnízda.

Žluny se vyskytují více na lesních okrajích a světlinách než v zapojených lesích (Riemer et Schulze, 2010), což je další vysvětlení toho, proč zde mohlo být více otvorů (graf č. 2). Důvodem mohla být i skutečnost, že aktivnější dělnice se vyskytují více na pasekách (graf č. 13) než v zapojených lesích (Véle et Modlinger; 2016).

Domněnku rovněž potvrzuje další zjištěná signifikantní závislost: relativní hloubka otvoru byla rovněž nejvyšší na mýtinách (graf č. 9) a hloubka otvorů vzrůstá s aktivitou (graf č. 7, $p=0,009$). Zde se však již vracíme k výše popsané výhodnosti lovit mravence v hnízdech, kde je jejich početnost vysoká.

Přibližně polovina hnízd byla napadena ptáky (graf č. 1) a přibližně u stejné části hnízd byla nalezena nízka nebo žádná aktivita dělnic (graf č. 4). Mezi oběma faktory nebyla zjištěna žádná závislost (graf č. 3, 6). Naskytá se tak otázka, proč se hnízdům nedaří, když ptáci jsou téměř jediným faktorem způsobujícím jejich viditelná poškození. Pouze jedno hnízdo bylo z velké části rozhrabáno, pravděpodobně v důsledku činnosti prasete divokého (*Sus scrofa*). Zodpovězení této otázky je nad rámec zadání této práce, ale jako možné vysvětlení se jeví nevhodnost abiotických parametrů prostředí a/nebo nedostatek potravy. Oba parametry spolu mohou souviset.

Jak již bylo uvedeno ve výsledcích, většina hnízd se nacházela ve vzrostlém lese (v lese bylo nalezeno 129 hnízd, na cestě 19 hnízd, na mýtině 32 hnízd). Většina zástupců lesních mravenců, v rozporu s jejich českým i anglickým názvem, není typicky lesních tzn. nevyhledává zapojené lesní porosty, ale nacházejí se většinou v blízkosti světlin, přičemž preferují větší světliny (Véle et al. 2016). Pravděpodobným důvodem je množství dopadajícího slunečního záření. Termoregulací hnízd se zabývalo větší množství autorů, jejichž výsledky se zcela neshodují. Je však zřejmé, že sluneční záření je jedním z důležitých zdrojů tepla v hnízdech (Kadochová et Frouz; 2017). Do zapojených porostů dopadá tohoto záření ve srovnání s lesními světlinami mnohem méně (Véle et al, 2016).

Teplotu hnízd dokáže negativně ovlivnit i zárůst hnízd vegetací (Véle et Holuša, 2008). U vysokého korunového zápoje lze předpokládat vliv znatelně vyšší. Mravenci a jejich hnízda jsou typickými představiteli ektotermních systémů (Kaspari, 2002; Porter 1993). Ektotermní organismy jsou závislé na vnějších zdrojích tepla a potřebují ke svému vývoji kombinaci času a teploty zvanou fyziologický čas (Begon, 1997). Teplota v hnízdech je důležitá pro rychlý vývoj mravenčího plodu.

Rychlost vývoje mravenců je stejně jako u ostatních chladnokrevných živočichů odvislá od teploty prostředí. S vyšší teplotou se dělnice vyvinou rychleji a mohou tak dříve vykonávat své funkce. Ostatní dělnice nemusí o plod pečovat tak dlouhou dobu a celkově může být během roku vychováno více dělnic. Více dělnic dokáže lépe zabezpečit chod hnízda. Mezi hlavní funkce dělnic patří lov a sběr potravy, údržba a výstavba hnízda, péče o potomstvo (Zacharov, 1984). Nedostatek dělnic tak může mít negativní vliv na chod hnízda.

V ideálním případě je velikost hnízda korelována s velikostí populace mravenců. Narušení této rovnováhy může mít negativní vliv na přežívání a rozvoj populace. Aktivita dělnic se liší v závislosti na konkrétních teplotních podmínkách (Véle et al. 2009). Zastíněné hnízdo tak může mít aktivní dělnice po kratší denní dobu než např. sousední hnízdo nacházející se u lesní světliny (graf č. 13).

Nízká velikost populace může být zapříčiněna také nedostatkem potravy. Potrava je základním faktorem pro přežívání živočichů (Begon et al., 1997). Vliv množství potravy na početnost mravenců byl potvrzen mnoha studiemi (např. Véle et al. 2011). Lesní mravenci se živí dvěma druhy potravy – cukernou a bílkovinnou. Cukernou potravou získávají především díky trofobióze tzn. z medovice – sladkých výkalů mšic. Mšice žijí především na stromech a keřích. Bílkovinnou potravu tvoří kořist, kterou mravenci uloví. Lesní mravenci jsou schopni lovit potravu do vzdálenosti až několika desítek metrů od hnízda. Velikost jejich teritoria se liší v závislosti na velikosti populace i úživnosti prostředí (Zacharov, 1984).

F. polyctena vytváří polykalické systémy, rozsáhlé hnízdní kolonie vznikající oddělky, tzn. oddělením části roje od mateřského hnízda. Tvorba takovýchto systémů vyžaduje rozsáhlé, stabilní a produktivní prostředí (Pisarski et Vepsäläinen, 1989). Hnízda jsou nahloučena ve vzájemné blízkosti, což zvyšuje tlak na dostatečné množství potravních zdrojů. V případě vysoké hustoty hnízd tak může docházet k nedostatkům potravních

zdrojů. V takovém případě mohou mezi mravenci z jednotlivých hnízd (zejména nejedná-li se o hnízda patřící k jedné polykalické kolonii) probíhat na okrajích teritorií intenzivní boje. Silnější hnízdo pak rozšiřuje své teritorium na úkor slabšího, které má v důsledku toho horší přístup ke zdrojům (Mabelis 1979, 1984). Projevem může být pokles velikosti populace, a tedy nižší naměřená aktivita dělnic.

V případě této studie se mohlo jednat o kombinaci obou faktorů. Většina hnízd se nacházela v zastíněném lese. Území je navíc význačně vysokou hustotou hnízd. Na ploše 30,11 ha se v roce 2017 nacházelo 386 živých hnízd (Véle, 2017). Konkurence sice existuje také mezi různými druhy mravenců (Savolainen et Vepsäläinen; 1988). Na základě obecného pravidla, že vnitrodruhová konkurence je vždy silnější (Tkadlec, 2008), lze očekávat i silnou konkurenci mezi hnízdy jednoho druhu.

Z inventarizační zprávy provedené během podzimu 2017 (Véle, 2017) navíc vyplývá, že v lokalitě skutečně dochází k zániku hnízd v lesích a nově vznikající hnízda jsou vázána především na lesní okraje. To, že i hnízda, kterým se v území nedaří, dlouhodobě přežívají, není překvapivé. Czechowski et Vepsäläinen (2009) popisují přežívání hnízd *F. polycytena* v nepříznivých podmínkách po dobu 22 let. Královny se dožívají průměrně 5 let, maximálně až 25 let (Keller et Genoud, 1997; Keller 1998; Gösswald 1989). Což vysvětluje, proč hnízdní roj dokáže přežít dlouhodobě i v suboptimálních podmínkách. Zajímavá jsou i další zjištění. Počet otvorů nesignifikantně vzrůstal s objemem hnízda (graf č. 10). To lze vysvětlit větším povrchem hnízda, umožňujícím umístění většího počtu otvorů. Větší hnízda mohou být také nápadnější a atraktivnější pro ptáky. V případě, že by všechna hnízda měla stejnou aktivitu, bylo by pro ptáky výhodnější napadat větší hnízda, v nichž se nachází větší počet dělnic. Průměrně nejmenší hnízda se nacházela na mýtinách, největší u cest (graf č. 12). Mezi objemem hnízda a velikostí populace existuje přímá závislost (Gosswald, 1989,1990).

Mravenci *F. polycytena* v případě nevhodných podmínek svá hnízda přesouvají anebo naopak v případě svého úspěšného rozvoje tvoří tzv. oddělky (Zacharov, 1984). Nová hnízda pak zakládají především na okrajích světlin (Véle, 2018). Zde nacházejí dostatek slunečního záření, ale i zdrojů potravy na stromech (Sorvari, 2009). Na okrajích světlin nejsou hnízda tolik poškozována vegetací, jako kdyby byla umístěna uprostřed světlin. Zde je dopadajícího slunečního záření větší množství, což se odráží v růstu vegetace (Radtko, 2013). V tmavých lesích se mravencům nedaří a hnízda postupně zanikají. To

však není pravděpodobně případ lesních cest, které zajišťují dostatek slunečního záření i stromů v bezprostředním okolí hnízda, na nichž mravenci mohou chovat mšice.

Nejhlubší otvory byly vyhrabány ze západní strany hnízd (graf č. 8), ale jedná se o statisticky neprůkazné rozdíly. Z pohledu na rozmístění hnízd (obr. č. 10) je vidět, že zejména na okrajích lesních mýtin se vyskytovala hnízda především na jejich západních okrajích. Možná vysvětlení pro větší hloubku otvorů ze západní strany jsou dvě. Ptáci se mohou cítit bezpečněji, pokud vyhrabávají otvory ze strany, kde rostou stromy a keře, které zhoršují jejich detekovatelnost pro predátory. Druhým vysvětlením je vyšší aktivita dělnic v částech hnízda přiléhajících k uzavřenému porostu. Ten má oproti pasekám vyrovnanější mikroklima (Hashimoto et Suzuki; 2004). Je možné, že během chladných podzimních dní, si díky „krytí lesem“ některé části hnízd uchovávají mírně vyšší teplotu. Teplota prostředí je v přímém vztahu s aktivitou dělnice (Hruška, 1980). Ačkoliv hnízda na mýtinách byla napadána nejvíce (graf č. 2), větší počet hnízd se nacházel v jiných biotopech (L=129). To může být důvodem proč závislost míry napadení a nízké aktivity nevyšla statisticky signifikantně (graf č. 3).

7 ZÁVĚR

Populaci mravence lesního může negativně ovlivnit jednak predace datlovitými ptáky a jednak narušení termoregulační funkce hnízd vyhrabanými otvory (tunely). Tyto faktory byly analyzovány u zástupce lesních mravenců, druhu *Formica polyctena* v oblasti přírodní památky Kamenný vrch.

Datloví ptáci vyhrabávali otvory do hnízd již během podzimu, a to v hnízdech, kde se ještě na povrchu pohybovaly dělnice. Pravděpodobně mají schopnost detekovat hnízda s vyšším počtem mravenců. Lovili nejvíce na mýtinách, kde byla hnízda nejvíce poničena. To znamená, že zde byl zjištěn největší počet vyhrabaných otvorů a největší hloubka otvorů. Otvory vyhrabávali náhodně bez závislosti na jejich umístění ve výšce hnízda. Termoregulace hnízd nebyla činností ptáků příliš narušena vzhledem k malé relativní hloubce otvorů v hnízdech.

Žluny se vyskytují více na lesních okrajích a světlinách než v zapojených lesích, zrovna tak aktivnější dělnice se vyskytují více na pasekách než v lese (Riemer et Schulze, 2010). Mravenci preferují větší světliny kvůli slunečnímu záření, které urychluje vývoj plodu, a tedy i vývoj dělnic. Hnízda v biotopu zapojeného lesního porostu neprospívají z důvodu zastínění (Véle et al. 2016).

F. polyctena vytváří polykalické systémy, v nichž dochází k vnitrodruhové konkurenci, k boji o potravní zdroje. Velikost jejich teritoria se mění v závislosti na velikosti populace i úživnosti prostředí. Pokles velikosti populace, a tedy i nižší naměřená aktivita dělnic může být projevem nedostatku potravních zdrojů (Mabelis, 1984).

Negativní vliv na přežívání hnízd mravence *Formica polyctena* měly s největší pravděpodobností abiotické faktory prostředí, nedostatek potravy nebo kombinace obou faktorů. Získané výsledky tak mohly být ovlivněny charakterem studované lokality, zejména vysokou hustotou hnízd a převažujícím zastoupením tmavých lesních porostů.

Seznam použitých zdrojů a literatury

Begon, M., John L. H., Colin R. T., 1997, *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Olomouc, ISBN 80-7067-695-7.

Bezděčka, P., 1982, *Biologie lesních mravenců a inventarizace jejich hnízd*. Akce Formica. Metodická příručka č. 1. OV ČSOP Prachatice. 31pp.

Bezděčka, P., 2000, *Naši mravenci rodu Formica*. Formica 3, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu mravenců, Liberec, s.19-24. ISBN 80-902626-2-7.

Bogusch, P., Straka, J., Kment, P., 2007, *Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídлых (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska*. Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum 11: 300pp (in English and Czech). ISSN 0231-8571.

Bolton, B., 1995, *A new general catalogue of ants of the world*. Belknap Press, Harvard. ISBN 978-06-746-151-44.

Boulton, A.M., Jaffee, B.A., a Scow, K.M., 2003, *Effects of a common harvester ant (Messor andrei) on richness and abundance of soil biota*. – Applied Soil Ecology 23: 257-265.

Brandt, D., Ch., 1980, *The thermal diffusivity of the organic material of a mound of Formica polyctena Foerst. In relation to the thermoregulation of the brood (Hymenoptera, Formicidae)*. Netherlands Journal of Zoology, 326-344.

Bugrova, N.M., Pshenitsyna, L.B., 2009, *Dynamics of herbaceous layer structure around the nests of Formica aquilonia Yarr. at initial stages of their formation*. Russ J Ecol 40, 274–279.

Bugrova, N.M., Karakulov, A.V., 2010, *Distribution of herbaceous plants around nests of Formica aquilonia Yarr. in a fragmented forest area*. Russ J Ecol 41, 32–37 (2010).

Bretz, D., 1999: *Waldameisen Bedrohte Helfer im Wald*. Hrsg. Deutsche Ameisenschutzwerke e.v., Oppenau.

- Coenen-Staß, D., Schaarschmidt, B., Lamprecht, I., 1980, *Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, Formica polyctena (Hymenoptera, Formicidae)*. Ecology 61: 238-244.
- Czechowski, W., 1993, *Replacement of species in red wood ant colonies (Hymenoptera, Formicidae)*. Annales Zoological (Warsaw) 44: 17-26.
- Czechowski, W., Radchenko A. a Czechowska W., 2002, *The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland*. – Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa.
- Černý, W., 1999: *Ptáci*. Aventinum, Praha. ISBN 80-7151-089-0.
- Daďourek, M., 1998, *Výzkum populační dynamiky mravence Formica polyctena na lokalitě Rodlen*. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého, Katedra ekologie, Olomouc.
- Daďourek, M., 2002, *Slunění na podzim? Formica – zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*, Liberec, s.34-35. ISBN 80-902626-2-7.
- Daňo, J., 2001, *Inventarizace jižní části Liberecka*. Formica 4: 45-49. ISBN 80-903214-1-0.
- DLUSSKY, G. M., 1967, *Muravi podroda Coptoformica roda Formica (Hymenoptera, Formicidae) SSSR*. – Zoologichesky Zhurnal 43: 1026–1040.
- Eeva, T., Sorvari, J., Koivunen, V., 2004, *Effects of heavy metal pollution on red wood ant (Formica s. str.) populations*. Environmental Pollution 132: 533-539.
- Frouz, J., 1996, *The role of nest moisture in thermoregulation of ant (Formica polyctena, Hymenoptera, Formicidae) nests*. – Biologia 51: 541-547.
- Frouz, J., 2002, *Úloha mravenců v půdních procesech*. Formica, 2002, s.27-33. ISBN 80-903214-1-0.
- Frouz, J., 2000, *The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of Formica polyctena wood ants*. Insectes Sociaux 47: 229-235.
- Frouz, J., 2005, *Termoregulace lesních mravenců rodu Formica*. Formica 8: 15-19.
- Frouz, J., Finer, L., 2007, *Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant, Formica polyctena, nest temperature in two geographically distant populations along a south–north gradient*. Insectes Sociaux 54: 251-259.

- Frouz, J., Šantrůčková, H., Kalčík, J., 1997, *The effect of wood ants (Formica polyctena Foerst.) on the transformation of phosphorus in a spruce plantation.* – Pedobiologia 41: 437–447.
- Galle, L., 1973, *Thermoregulation in the nest of Formica pratensis retz. (Hymenoptera: formicidae).* Oecologia, 63, 13-22.
- Gorb, E. a Gorb, S., 1999, *Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (Formica polyctena Foerst.): Implications for distance dispersal.* Acta Oecologica, 20: 509–518.
- Gösswald, K., 1989, *Die Waldameise.* Band 1, Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. Aula-Verlag, Wiesbaden, 660 pp.
- Gösswald, K., 1990, *Die Waldameise,* Band 2. AULA-Verlag Wiesbaden. 510pp.
- Hashimoto, S., Suzuki, M., 2004, *The impact of forest clear-cutting on soil temperature: A comparison between before and after cutting, and between clear-cut and control sites,* Journal of Forest Research 9(2):125-132.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O., 1990, *The ants.* Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 732 str. ISBN 978-06-740-407-55.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. 1990: *Cesta k mravencům.* Academia, Praha. ISBN 80-200-0612-5.
- Hortsmann, K., 1983, *Regulation der Temperatur in Waldameisen-Nestern (Formica polyctena Forster).* Ztschr für Naturforschung C-A Journal of Biosciences, 38c, 508-510.
- Horstmann, K., Schmid, H., 1986, *Temperature regulation in nests of the wood ant, Formica polyctena (Hymenoptera: Formicidae).* Entomologia Generalis, 11, 229-236.
- Hruška, J., 1999, *Vliv povětrnostních podmínek na pohlavní snůšky a prosperitu rojů mravenců Formica polyctena Först. a Formica lugubris Zett.* Formica 2: 27-34.
- Hruška, J., 1980: *Lesní mravenci.* Krajské středisko státní památkové péče a ochrany přírody, Ústí nad Labem.
- Horstmann, K., 1974, *Untersuchungen über den Nahrungswerb der Waldameisen (Formica polyctena Foerster) im Eichenwald.* III. Jahresbilanz. – Oecologia 15: 187-204.
- Hudec, K., 2005: *Fauna ČR. Ptáci 2/2.* Academia, Praha. ISBN 80-200-1113-7.

- Keller, L., Chapuisat, M., 2001, *Eusociality and cooperation*. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group, London. ISBN 978-03-337-262-11.
- Keller, L. 1998, *Queen lifespan and colony characteristics in ants and termites*. *Insectes Sociaux*, 45: 235–246.
- Keller, L., M. Genoud. 1997, *Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing*. *Nature*, 389: 958–960.
- Kilpeläinen, J., Punttila, P., Finér, L., Niemelä, P., Domisch, T., Jurgensen, M., Neuvonen, S., Ohashi, M., Risch, A., Sundström, L., 2007, *Distribution of ant species and mounds (Formica) in different-aged managed spruce stands in eastern Finland*. *Journal of Applied Entomology* 132: 315-325.
- Kristiansen, S. M., Amelung, W., 2001, *Abandoned anthills of Formica polyctena and soil heterogeneity in a temperate deciduous forest: morphology and organic matter composition*. *European Journal of Soil Science*, 2001, 52.3: 355-363.
- Kůsová, P., 2004, *Stanovištní charakteristiky hnízd lesních mravenců druhu Formica polyctena*. *Formica* 7: 23-28. ISBN 80-903214-1-0.
- Laakso, J., Setälä, H., 1997, *Nest mounds of red wood ants (Formica aquilonia): hot spots for litter-dwelling earthworms*. *Oecologia* 111: 565-569.
- Laine, K., Niemela, P., 1989, *Nests and nest sites of red wood ants (Hymenoptera, Formicidae) in subarctic Finland*. *Annales Entomologici Fennici* 55: 81–87.
- Lamprecht, I., 2003, *Calorimetry and thermodynamics of living systems*. *Termochimica Acta*, 405,1-13.
- Leppänen, J., Vepsäläinen, K., Anthoni, H., Savolainen, R., *Comparative phylogeography of the ants Myrmica ruginodis and Myrmica rubra*. *Journal of Biogeography* [online]. 2013, **40**(3), 479 [cit. 2020-02-19]. DOI: 10.1111/jbi.12026. ISSN 03050270.
- Maavara, V., Martin, A.-J., Nuorteva, P., Oja, A., 1994, *Sampling of different social categories of red wood ants (Formica s. str.) for biomonitoring* In: Markert, B. (ed.): *Environmental Sampling for Trace Analysis*. Tokyo: New-York. Cambridge: John Wiley and Sons. Weinheim, 465-489.

- Mabelis, A. A. 1979, *Wood ant wars. The relationship between aggression and predation in the red wood ant (Formica polyctena Först.)*. Netherlands Journal of Zoology, 29: 451–620.
- Mabelis, A. 1984, *Aggression in wood ants (Formica polyctena Foerst., Hymenoptera, Formicidae)*. *Aggressive Behavior*, 10: 47–53.
- Martin, A., J., 1987, *Ants and forest protection* In Ljervij, T. (ed): Eight Soviet Myrmecologist Symposium. Novosibirsk: Biological Institut of Soviet Academy of Sciences, s. 127-132.
- Martin, A., J., 1980, *Vernal thermoregulation in the nest mounds of the red wood ant Formica aquilontia Yarrow. I. Passive warming of the nest*. Eesti NSV Teaduste Akademia Toimetised Biologia, 29, 188-197.
- Miles, P., 2001, *Věnujme zvýšenou pozornost polygynní formě mravence Formica rufa*. *Formica* 4: 17-18. ISBN 80-903214-1-0.
- Miles, P., 2009, *Mravenci a jejich podivuhodný svět*. Naše příroda, 06/2009. ISSN 1803-0092.
- Modrý, M., Sýkorová, J., 2004, *Maloplošná chráněná území Libereckého kraje*. Liberec: Liberecký kraj, resort životního prostředí a zemědělství, 120 s. Liberecký kraj. ISBN 8023928384.
- Petal, J., 1978, *The role of ants in ecosystems*. In: Production ecology of ants and termites (M.V. Brian, Ed.). – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 293-325.
- Pisarski, B. and K. Vepsäläinen. 1989, *Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae)*. *Annales Zoologici*, 42: 321–328.
- Porter, S.D., Tschinkel, W.R., 1993, *Fire ant thermal preferences: behavioral control of growth and metabolism*. *Behav Ecol Sociobiol* 32, 321–329.
- Punttila, P., 1996, *Succession, Forest Fragmentation, and the Distribution of Wood Ants*. *Oikos* 75: 291-298.
- Radtke, A., Ambraß, S., Zerbe, S., Tonon, G., Fontana, V. & Ammer, C., 2013, *Traditional coppice forest management drives the invasion of Ailanthus altissima and Robinia pseudoacacia into deciduous forests*. *Forest Ecology and Management* 291, 308–317.

- Randuška, P., 1995, *Hniezdna a potravná ekológia mravcov skupiny Formica rufa*. Vydavateľstvo TU vo Zvolene, Zvolen. 50pp.
- Riemer, S., Schulze, CH., 2010, *Population density and habitat use of the Green Woodpecker Picus viridis in Donau-Auen National Park (Lower Austria)*, Vogelwarte (48)3, 275-282.
- Rosengren, R. et Sundström, L., 1991, *The foraging system of a red wood ant colony (Formica s. str.) - collecting and defending food through an extended phenotype*. Experientia Supplementum 54:117-137.
- Sadil, J., 1955: *Naši mravenci*. Orbis, Praha, s. 224. ISBN 03-16.
- Savolainen, R., Vepsäläinen, K., 1988, *A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure*. Oikos 51: 135–155.
- Savolainen, R., Vepsäläinen, K., 1989, *Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant Formica polyctena*. Oikos 56: 3–16.
- Seifert, B., 1996, *Ameisen beobachten, bestimmen*. Naturbuch Verlag, Augsburg, 351 s. ISBN 987-38-944-017-02.
- Sorvari, J., Hakkarainen, H., 2005, *Deforestation reduces nest mound size and decreases the production of sexual offspring in the wood ant Formica aquilonia*. Annales Entomologici Fennici 42: 259-267.
- Sorvari, J., Hakkarainen, H. 2009, *Forest clear-cutting causes small workers in the polydomous wood ant Formica aquilonia*. — Ann. Zool. Fennici 46: 431-438.
- Šťastný, K., Bejček, V., Hudec, K., 2006, *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČR 2001-2003*. Aventinum, Praha. ISBN 80-86858-19-7.
- Tkadlec, E., 2008, *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, ISBN 9788024421490.
- Véle, A., Holuša, J., 2007, *Současné poznání biologie a ekologie lesních mravenců (Hymenoptera: formicidae)*. Zprávy lesnického výzkumu, svazek 52, č. 2/2007, 52: 87-97
- Véle, A., Holuša, J., Horák, J., 2016, *Ant abundance increases with clearing size*. Journal of Forest Research, 21 110-114.

Véle, A., Holuša, J., Frouz, J., 2009, *Ecological requirements of some ant species of the genus Formica (Hymenoptera, Formicidae) in spruce forests*. Journal of Forest Science, 55: 32-40.

Véle, A., Holuša, J., Frouz, J., Konvička, O., 2011, *Local and landscape drivers of ant and carabid beetle communities during spruce forest succession*. European Journal of Soil Biology, 47: 349-356.

Véle, A., 2017, *Inventarizace hnízd lesních mravenců Formica polyctena v PP Kamenný vrch a jejím okolí v roce 2017*. Zpráva pro KU Libereckého kraje. Nepublikováno.

Véle, A., Modlinger, R., 2016, *Foraging strategy and food preference of Formica polyctena ants in different habitats and possibilities for their use in forest protection*. Forestry Journal, 62: 223-288.

Werner, P., Wiezik, M., 2007, *Vespoidea: Formicidae (mravencovití)* [online]. [cit. 2020-02-28]. ISSN 0231-8571. Dostupné z: <http://www.mravce.info/wiezikwernerformicidae.pdf>

Winkler, H. & Christie, D., 2020, *Eurasian Green Woodpecker (Picus viridis)*, Handbook of the Birds of the World Alive Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <https://www.hbw.com/node/56313> on 19 February 2020).

Zacharov, A., 1984, *Sociální struktury mravenišť*. ČSOP, Prachatice.

Žďárek, J., 2013, *Hmyzí rodiny a státy*. Praha: Academia, 427-434. ISBN 978-80-200-225-7.