

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



**Rozpoznávání příslušníků téhož hnízda
u mravence *Formica lugubris***

Nina Kuncová

Bakalářská práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Bc. v oboru

Ochrana a tvorba životního prostředí

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

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

Olomouc 2014

Kuncová N. (2014): Rozpoznávání příslušníků téhož hnízda u mravence *Formica lugubris*. Bakalářská práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého Olomouc. 20 s., v češtině

Abstrakt

Rozlišování příslušníků vlastní kolonie je založeno na koloniálním pachu, zahrnujícím jak exogenní, tak endogenní faktory (Vander Meer & Morel 1998, Lenoir a kol. 1999). U lesních mravenců bylo rozpoznávání příslušníků téže kolonie zkoumáno zejména u druhů *Formica pratensis* (cf. Pirk a kol. 2001), *Formica paralugubris* (cf. Maedel a kol. 2005) a *Formica lugubris*, kde byly výzkumy zaměřeny především na povahu hnízdního pachu (Moli a Mori 1989). Na území České republiky nebyla tato problematika u lesních mravenců dosud hlouběji zkoumána. Cílem předložené práce bylo zjistit, zda dochází u studované populace mravenců *Formica lugubris* ke zjevné diskriminaci příslušníků cizích hnízd. Pomocí experimentů založených na dyadických interakcích dělnic *Formica lugubris* z téhož hnízda a z různých hnízd byla studována schopnost rozlišování příslušníků stejného hnízda a cizích jedinců u *Formica lugubris*. Experimenty trvaly pět minut, během této doby jsem pozorovala a počítala přátelské nebo nepřátelské interakce. Za přátelské interakce byly považovány allogrooming a trofalaxe. Za nepřátelské interakce byly považovány ritualizovaný útok, přetahování, kousání a boj. Dále jsem zjišťovala vztah vzdálenosti hnízd a míry agrese. Výsledky mého pozorování nasvědčují tomu, že mravenci druhu *F. lugubris* jsou schopni rozeznat příslušníky své kolonie od cizích konspicifických jedinců. Tomu odpovídá i zacílení altruistických a nepřátelských akcí. Studium vlivu vzdálenosti hnízd na míru agrese nepřineslo signifikantní výsledky, ale byl zaznamenán trend, že mravenci jsou nejagresivnější na jedince z hnízd vzdálených kolem 0,5 km, a pak až kolem 3,5 km.

Klíčová slova: Česká republika, diskriminační chování, *Formica lugubris*, rozpoznávání příslušníků, Žďárské vrchy

Kuncová N. (2014): Nestmate recognition in the ant, *Formica lugubris*. Bachelor's thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University in Olomouc. 20 pp., in Czech

Abstract

Recognition of members of own colony is based on colonial odor and involves both exogenous and endogenous factors (Vander Meer & Morel 1998, Lenoir et al., 1999). The nestmate recognition has been studied particularly in *Formica pratensis* (cf. Pirk et al., 2001), *Formica paralugubris* (cf. Maedel et al. 2005) and *Formica lugubris* with the main focus on the nature of the nest odor (Moli and Mori 1989) in wood ants. In the Czech Republic this subject has not been widely studied. The aim of this study was to reveal whether *Formica lugubris* apparently discriminate non-nestmate workers in population studied. The ability of recognition of nestmates and non-nestmates was studied using experiments based on dyadic encounters of *Formica lugubris* workers. The experiments lasted five minutes, during which altruistic and hostile interactions were observed and counted. Allogrooming and trophallaction were considered as altruistic acts, ritualised attacks, tugging, biting and fighting as hostile acts. In addition, the influence of distance of nests on level of aggression was studied. The results of my work suggest that the *F. lugubris* workers are reliably able to recognize members of their own colonies from alien con-specific individuals. This corresponds with aiming of altruistic and hostile acts. The distance of nests did not significantly affect the aggression, but the trend that ants are the most aggressive towards the individuals from the nests distant about 0.5 km, and then more than 3.5 km was recorded.

Keywords: Czech republic, discrimination behavior, *Formica lugubris*, nestmate recognition, Žďárské vrchy

Prohlašuji, že jsem zadanou bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením dr. Ivana H. Tufa, s konzultacemi dr. Kláry Bezděčkové a Pavla Bezděčky a citovala jsem veškerou použitou literaturu.

V Olomouci dne 30.7.2014

Obsah

Seznam obrázků	vii
Seznam tabulek	vii
Seznam grafů.....	vii
Úvod.....	1
Cíle práce	2
Rozpoznávání příslušníků téže kolonie.....	3
Charakteristika druhu	6
Metodika	7
Popis území	9
Výsledky	10
Diskuze.....	14
Literatura	16
Přílohy	21

Seznam obrázků

Obr. 1 – Studované území.....	9
Obr. 2 – Experiment – explorace arény	29
Obr. 3 – Experiment – začátek ritualizovaného útoku.....	29
Obr. 4 – <i>Formica lugubris</i> – pohled shora.....	30
Obr. 5 – <i>Formica lugubris</i> – pohled z boku.....	30
Obr. 6 – <i>Formica lugubris</i> – pohled zepředu.....	31

Seznam tabulek

Tabulka 1 – Srovnání ritualizovaných útoků (RA) u dělnic z týchž (intra) a z různých (inter) hnízd. Hodnoty t-testu.....	10
Tabulka 2 – Srovnání kousání (B) u dělnic z týchž (intra) a z různých (inter) hnízd. Hodnoty t-testu.....	11
Tabulka 3 – Frekvence jednotlivých typů chování v experimentech s mravenci ze stejného hnízda.....	22
Tabulka 4 – Frekvence jednotlivých typů chování v experimentech s mravenci z různých hnízd	25
Tabulka 5 – Vzdálenost mezi hnízdy a míra agrese.....	28

Seznam grafů

Graf 1 – Průměry počtu interakcí.....	11
Graf 2 – Korelace vzdálenosti a míry agrese	12
Graf 3 – Korelace mezi mírou agresivity a vzdálenosti pro hnízda do 2 km.....	12
Graf 4 – Korelace mezi mírou agresivity a vzdálenosti pro hnízda od 1,5 do 3,5 km.....	13
Graf 5 – Korelace mezi mírou agresivity a vzdálenosti pro hnízda od 3 km.....	13

Poděkování

Na tomto místě děkuji Ivanu H. Tufovi za odborné vedení bakalářské práce. Dále děkuji svým konzultantům manželům Bezděčkovým za cenné rady, trpělivost a jejich čas. Děkuji také svojí rodině za pomoc při terénních pracích a především za podporu při studiu.

Úvod

Za svůj obrovský ekologický úspěch vděčí mravenci z velké části své sociální organizaci (Hölldobler & Wilson, 1990). Jejich vysoce strukturovaná společenství, kolonie, se rozvíjejí zejména díky komplementárnímu chování svých členů. Integrita těchto kolonií je založená na privilegovaných vztazích jejich příslušníků a jejich schopnosti rozeznat příslušníky své vlastní sociální skupiny od cizích jedinců (Crozier & Pamilo 1996).

Rozlišování příslušníků vlastní kolonie je založeno na koloniálním pachu, zahrnujícím jak exogenní, tak endogenní faktory (Vander Meer & Morel 1998, Lenoir a kol. 1999). Hlavními zprostředkovateli hnízdního pachu jsou uhlovodíky umístěné na kutikule a v postpharyngeálních žlázách, sloužící mravencům jako tzv. vodítka (cues). Ty jsou neustále vyměňovány mezi příslušníky téže kolonie a tím je hnízdní pach stále „updatován“. Při setkání s cizím jedincem se mravenci na základě podobnosti jeho pachu s pachem vlastním rozhodují, zda jej mají přijmout či odmítnout. Současný model rozpoznávání příslušníků vlastní kolonie však nepředpokládá, že by rozpoznávání fungovalo binárně, ale počítá s různě odstupňovanou odpovědí a pohyblivým prahem agrese, jenž může záviset na kontextu (Sturgis & Gordon 2012). Častým typem odpovědi je však tzv. diskriminační chování, tj. zacílení altruistických aktů na příslušníky svého a agresivních na příslušníky cizího hnízda (Tichá 2002).

Rozpoznávání příslušníků téhož hnízda bylo studováno u řady druhů mravenců. Byl to např. druh *Pogonomyrmex barbatus* (cf. Sturgis & Gordon 2012).

U lesních mravenců bylo rozpoznávání příslušníků téže kolonie zkoumáno zejména u druhů *Formica pratensis* (cf. Pirk a kol. 2001), *Formica paralugubris* (cf. Maedel a kol. 2005) a *Formica lugubris*, kde byly výzkumy zaměřeny především na povahu hnízdního pachu (Moli a Mori 1989). Na území České republiky nebyla tato problematika u lesních mravenců dosud hlouběji zkoumána.

Cílem předložené práce bylo zjistit, zda dochází u studované populace mravenců *Formica lugubris* ke zjevné diskriminaci příslušníků nepříbuzných hnízd.

Cíle práce

Cílem práce je shromáždit teoretické informace o rozpoznávání příslušníků stejného hnízda a diskriminačním chování u mravenců a vyhodnocení, zda u mravence *F. lugubris* existuje rozpoznávání příslušníků hnízda a v jaké intenzitě.

Testovaná hypotéza: mravenci z různých hnízd budou proti sobě častěji zaměřovat nepřátelské interakce a naopak mravenci ze stejných hnízd budou vykazovat preferenčně přátelské interakce.

Rozpoznávání příslušníků téže kolonie

Schopnost rozlišovat jedince z téhož vlastního hnízda od jedinců cizích je důležitý mechanismus, který chrání integritu kolonií sociálního hmyzu. Udržuje jejich soudržnost a zabraňuje cizím jedincům využívat jejich zdroje (Crozier & Pamilo 1996).

Sociální parazité, predátoři a další vetřelci, mohou být díky této schopnosti rozpoznáni a nemohou vniknout do hnízda. Jedinci jiného druhu bývají téměř vždy napadeni, ale na příslušníky vlastního druhu může hostitel reagovat různým způsobem, od přijetí, po extrémní nesnášenlivost (Hölldobler & Wilson 1990). Vnitrodruhová a mezidruhová konkurence mezi sousedy ovlivňuje chování příslušníků kolonie a jejich přežití (Ryti & Case 1988, Gordon 1991, Yamaguchi 1995, Rowles & O'Dowd 2007).

Velmi zajímavým jevem je unikolonialita, tj. situace, kdy se celá populace chová jako jediná superkolonie (tj. obrovská polygynní a polydomní kolonie). Vyznačuje se volným pohybem, výměnou jedinců a nízkou nebo žádnou agresí mezi obyvateli různých hnízd. Unikoloniální mravenci patří mezi nejúspěšnější organismy (Holway a kol. 1998, Tsutsui a kol. 2000, Pedersen a kol. 2006).

Se schopností rozpoznávání jedinců souvisí též tzv. Dear-enemy phenomenon, tj. jev, kdy se teritoriální živočichové chovají méně agresivně ke svým sousedům než k jedincům ze vzdálenějšího okolí. Toto chování se jeví jako adaptivní zejména proto, že minimalizuje energii vydanou na agresivní interakce. Pozorován byl u různých skupin obratlovců (Rosell & Bjørkøyli 2002) a také u mravenců (Dimarco a kol. 2009).

Intrakoloniální rozpoznávání zahrnuje vyjádření, detekci a vnímání příslušných vodítek (cues) a odpovídající akci založenou na jejich odlišnosti (Newey a kol. 2010). Podle současných představ jsou takovými vodítky specifické chemické komponenty, rozpoznatelné pro všechny členy kolonie (Hölldobler & Michener 1980, Hölldobler & Carlin 1987). Tyto látky, tzv. diskriminátory, jsou přítomny na těle všech obyvatel stejného hnízda a tvoří typický hnízdní pach. Existence takového pachu je známa od začátku 20. století (Fielde 1904), ale zdroje jsou zkoumány dodnes. Dosud byly vytvořeny dva hlavní modely intrakoloniálního rozpoznávání – individualistický a „Gestalt“ (Crozier & Dix 1979).

Raný individualistický model vycházel z předpokladu, že každý jedinec nese svůj geneticky podmíněný pach. To se ale nezdá příliš pravděpodobné, jelikož diskriminátory jsou vyjádřeny fenotypově a ne na genetické úrovni (Sturgis & Gordon 2012). Jedinci téhož druhu mají stejné kutikulární uhlovodíky, ale různé kolonie se liší jejich kvantitativním zastoupením (shrnuto viz Lenoir a kol. 2001).

V současnosti je proto široce přijímán „*Gestalt*“ model, založený na představě distribuce a výměny vodítek v kolonii. Tyto aktivity probíhají prostřednictvím sociálních kontaktů a jejich cílem je vytvoření globální šablony použitelné pro odlišení příslušníků vlastní kolonie od cizích jedinců (Crozier & Dix 1979, Soroker a kol. 1994, Lenoir a kol. 2001). Tato teorie tedy vysvětluje, jak se poznávají i členové kolonie, mající rozdílný genetický původ.

V intrakoloniálním rozpoznávání hrají velmi významnou roli kutikulární uhlovodíky (CHC), protože často obsahují vodítka, podle nichž mohou být odlišeni příslušníci vlastní kolonie od cizích jedinců. CHC profily se liší mezi druhy, koloniemi, kastami a mohou se také měnit v čase (viz shrnutí Sturgis & Gordon 2012). Kvalitativní skladba CHC profilů je u jedinců téhož druhu stejná, ale jednotlivé kolonie se liší kvantitativním zastoupením uhlovodíků. To znamená, že se CHC profily různých kolonií překrývají (Sturgis & Gordon 2012).

Definitivní důkazy pro „*Gestalt*“ model přinesli Soroker a kol (1994). Ukázali, že radioaktivně značené uhlovodíky jsou přenášeny do postpharyngeálních žláz a na kutikulu mezi příslušníky téže kolonie pomocí trofalaxe, čištění a kontaktů. Tito autoři také předpokládají, že postpharyngeální žlázy jsou místem, kde dochází k tvorbě koloniálního pachu.

Model založený na distribuci vodítek vychází z předpokladu, že intrakoloniální rozpoznávání je u mravenců založeno na míře překryvu CHC profilů (viz shrnutí van Zweden & d’Etorre 2010). Jedinec se musí rozhodnout, zda bude druhého jedince akceptovat či ho odmítne na základě podobnosti nebo odlišnosti vodítek. Pouhé binární rozhodování se však nezdá pravděpodobné, jedinci na příslušníky jiné kolonie reagují rozdílně (Newey a kol. 2010, Sturgis & Gordon 2012).

Současný model proto předpokládá gradaci a individuální variabilitu odpovědi na rozpoznání cizího jedince s dynamickým prahem agrese, jež může být závislý na situaci. Ne všichni členové kolonie mají stejný CHC profil a také nereagují stejně na cizí jedince. Spolu s šablonou pro koloniální pach mohou mravenci k intrakoloniální

diskriminaci používat mohou i svůj vlastní pach. Jedinci, kteří mají svůj individuální pach podobnější šabloně, budou méně tolerantní k cizím jedincům než jedinci s odlišnějším pachem (shrnutí viz Sturgis & Gordon 2012). Takovéto individuální rozdíly v míře agrese byly zjištěny u druhů *Oecophylla smaragdina* (cf. Newey a kol. 2010) nebo *Pogonomyrmex barbatus* (cf. Sturgis & Gordon 2012). Míra agrese často bývá považována za ukazatel intrakoloniálního rozpoznávání. Avšak absence agrese nemusí vždy znamenat absenci rozpoznávání (shrnutí viz Sturgis & Gordon 2012).

Schopnost rozeznat příslušníky vlastní kolonie je ovlivněna také ranými zkušenostmi mravenců. Nezralé dělnice jsou obecně méně agresivní než starší a mohou po umístění s cizími nezralými dělnicemi vytvořit smíšenou kolonii. Vzhledem k tomu, že se CHC profil kolonie mění v čase, musí být dospělé dělnice schopny updatovat svůj individuální profil i šablonu (shrnutí viz Sturgis & Gordon 2012).

Intrakoloniální rozpoznávání funguje i v případě, že příslušníci kolonie nejsou příbuzní. To podporuje představu, že u mravenců bylo nahrazeno příbuzenství (kinship) do velké míry kolonialitou (nestmateship) (viz např. Lenoir a kol. 1999).

V praxi to potvrzují pokusy s mísením nepříbuzných konspecifických nebo dokonce heterospecifických kolonií. To znamená, že vodítka mohou být přenášena mezi jedinci uměle nebo přirozeně smíšených kolonií. Takové pokusy prováděli např. Buschinger (1968) nebo Tichá (2002) u rodu *Leptothorax* a *Temnothorax* nebo Errard a Viene (1994) u druhů *Formica selysi* a *Manica rubida*. Tichá (2002) zároveň ukázala, že po odstranění vodítek z kutikuly dojde k vymizení agrese mezi cizími jedinci *Temnothorax crassispinus*. U otrokářských mravenců *Polyergus rufescens* bylo pozorováno přizpůsobení zastoupení některých obecných CHC profilu jejich otroků *Formica rufa* a *Formica cunicularia* (cf. Bonavita-Cougordan a kol. 1997).

Na intrakoloniální rozpoznávání bylo dosud zaměřeno jen několik studií. U druhu *Formica polyctena* zkoumal Mabelis (1979) sezónní variabilitu agrese. Vrchol agrese pozoroval na jaře a pozitivní korelaci agrese s teplotou. Pirk a kol. (2001) studovali vliv vnitroházídního příbuzenství *Formica pratensis* a zjistili, že environmentální a genetický význam prostředí a genů při intrakoloniálním rozpoznávání může být u tohoto druhu variabilní. Maeder a kol. (2005) studovali vnitrokoloniální diskriminaci plodu u *Formica paralugubris* a *F. lugubris*. Zjistili, že se tato schopnost u obou sesterských druhů liší a že vysoce polygynní druh *F. paralugubris* nevykazoval signifikantní rozpoznávání.

Charakteristika druhu

Mravenec *Formica lugubris* je charakteristický druh horských lesů Evropy. Žije především ve smrčinách, horských borech a smíšených porostech s vyšším podílem smrku. Z jehličí a ještě hrubšího materiálu (větvíček, suchých pupenů a kousků pryskyřice) buduje masivní homolovitá hnízda, často vyšší než jeden metr (Bezděčka & Bezděčková 2011). V největších hnízdech může žít až několik milionů dělnic a více plodných královen (Pamilo a kol. 1992).

Druh *F. lugubris* bývá díky své polykalii (kolonie skládající se z několika hnízd) v porostu početnější a tudíž bývá považován za jeden z hospodářsky nejvýznamnějších druhů lesních mravenců. Těžiště jeho výskytu se nachází ve vyšších polohách Žďárských vrchů (Kuncová 2012).

U nás *F. lugubris* obývá nejen původní horské smrčiny, pralesní smíšené porosty (buk-jedle-smrk) a lesní rašeliniště, ale na řadě míst dobře prosperuje i v běžných smrkových či smíšených hospodářských porostech. Svá hnízda často buduje v okrajích mokřadů, na březích potoků a v inverzních polohách, což svědčí o vyšších nárocích tohoto druhu na vlhkost a nižší průměrnou teplotu stanoviště (Bezděčka & Bezděčková 2011).

Mravenci *F. lugubris* žijí v Evropě ve dvou sociálních formách, v monogynních a monodomních koloniích s jednou královnou (to je typické pro severní populace žijící na Britských ostrovech a ve Skandinávii) nebo v polygynních a polydomních koloniích s více královnami, obývajících ostatní oblasti Evropy (Bezděčka & Bezděčková 2011).

V západních Alpách se hojně nalézají syntopicky s druhem *F. paralugubris*, od kterého je ale reprodukčně izolován. Na rozdíl od druhu *F. paralugubris* má větší tendence k izolovaným hnízdům, i když ohromné polykalické superkolonie bývají také nalézány (Seifert 1996).

Metodika

Pomocí experimentů založených na dyadických interakcích dělnic *Formica lugubris* z téhož hnízda a z různých hnízd byla studována schopnost rozlišování příslušníků stejného hnízda a cizích jedinců u *Formica lugubris*.

Vzorky mravenců jsem odebrala celkem z 30 mravenišť. Pokusy byly prováděny ihned po sběru, v pokojové teplotě (23 °C) a každý mravenec byl použit pouze jednou. Jednotlivé mravence jsem umístila do Petriho misky o rozměru 12 cm a to vždy dvojice dělnic z různých hnízd nebo dvojice dělnic ze stejného hnízda. Petriho misku jsem před každým pokusem pečlivě vymyla a vysušila.

Experimenty trvaly pět minut, během této doby jsem pozorovala přátelské nebo nepřátelské interakce. Interakce jsem počítala a zaznamenávala do tabulek. Pokusy jsem pro každou kombinaci hnízd opakovala třikrát, výsledkem je 90 experimentů s dvojicí dělnic ze stejného hnízda a 90 experimentů s dvojicí dělnic z různých hnízd.

Zaměřila jsem se na tyto interakce: allogrooming (vzájemné čištění), trofalaxe (předávání potravy z úst do úst), ritualizovaný útok, přetahování, kousání a boj. Za přátelské interakce byly považovány allogrooming a trofalaxe. Za nepřátelské interakce byly považovány ritualizovaný útok, přetahování, kousání a boj.

Dále jsem zjišťovala vztah vzdálenosti hnízd a míry agrese. Při mapování hnízd jsem si zaznamenala souřadnice každého hnízda. Body jsem vynesla do map (Mapy.cz) a vzdálenosti jsem měřila pomocí nástroje měřítka. Každému typu interakce jsem přiřadila číslo dle stupně agrese, tzn. ritualizovaný útok měl číslo jedna, přetahování číslo dva, kousnutí číslo tři a boj číslo čtyři. Jednotlivé interakce jsem sečetla a pracovala pouze s jedním číslem.

Pro testování odlišností frekvencí jednotlivých interakcí u dělnic z téhož hnízda a z různých hnízd byl použit t-test. Pro hodnocení závislosti míry agrese a vzdálenosti byl použit Spearmanův korelační koeficient.

Použité zkratky:

AG – allogrooming

T – trofalaxe

RA – ritualizovaný útok

P – přetahování

B – kousání

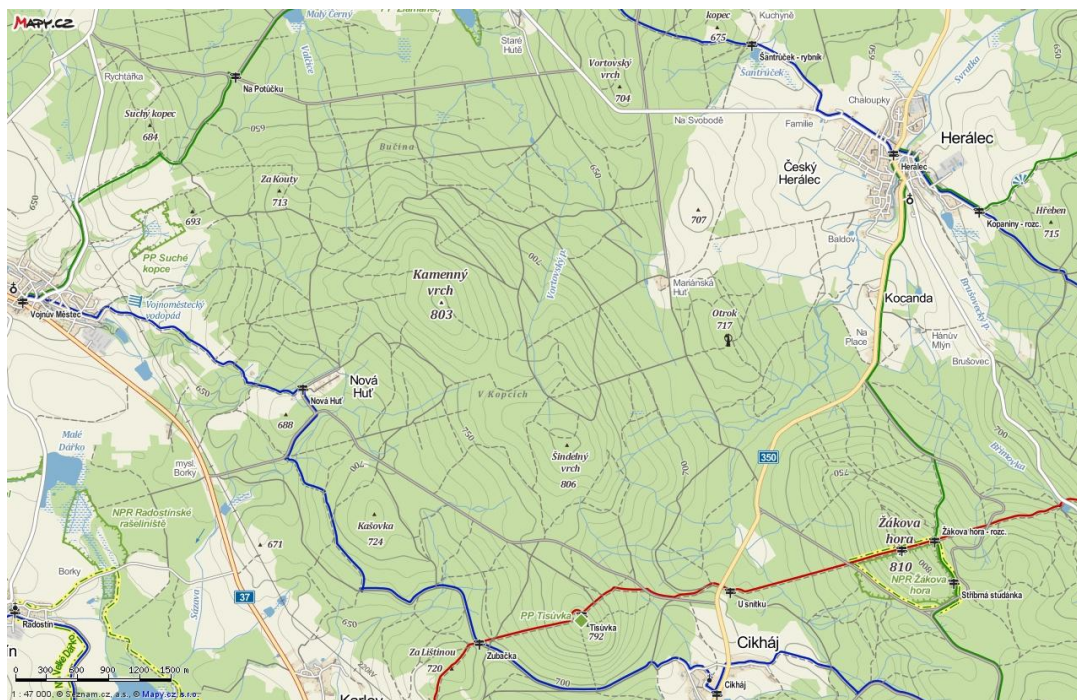
F – boj

Popis území

Studované území (faunistický čtverec 6361b; souřadnice středu 49°40'46.021"N a 15°55'53.389"E, nadm. výška 700–802 m) leží v CHKO Žďárské vrchy, na kopci Kamenný vrch (802 m n. m.) a v jeho bezprostředním okolí, na katastrech obcí Herálec, Cikháj a Vojnův Městec. Jedná se o hospodářský porost s převahou smrku ztepilého (*Picea abies*) o rozloze ca 1200 ha (Kuncová 2012).

Území chráněné krajinné oblasti Žďárské vrchy je poměrně bohaté na výskyt lesních mravenců (podrod *Formica* s. str.). Dosud zde bylo zaznamenáno pět druhů lesních mravenců – *Formica polyctena* Förster, 1850, *F. rufa* Linnaeus, 1758, *F. lugubris* Zetterstedt, 1840, *F. pratensis* Retzius, 1783 a *F. truncorum* Fabricius, 1804 (Nenadál 1995).

V tomto území jsem v roce 2010 mapovala jádro této populace (Kuncová 2011). Na studovaném území jsem zjistila výskyt lesních mravenců náležejících k druhům *F. lugubris* a *F. rufa*. Konkrétně 28 aktivních kup lesních mravenců, z toho 22 hnízd patřilo druhu *F. lugubris*, šest druhu *F. rufa*. Oba druhy byly opakovaně uváděny z oblasti Žďárských vrchů (Nenadál 1995, Bezděčka & Bezděčková 2011).



Obr. 1 - Studované území

Výsledky

Mravenci bezprostředně po umístění do Petriho misek zkoumali prostředí a sami sebe čistili. Velmi rychle si všimli jeden druhého, což dokazovali kontakty, jako bylo vzájemné čištění, rozevírání mandibul a ritualizované útoky. Rychlost reakce a počet interakcí se individuálně lišily. V některých případech zvítězil průzkum nad všemi ostatními činnostmi, včetně vzájemné interakce.

Na čerstvě odebraných mravencích byly analyzovány interakce. Allogrooming se vyskytl 157krát v experimentech v jednom hnízdě a ani jednou mezi hnízdy. Trofalaxe nebyla zaznamenána vůbec. Ritualizované útoky byly pozorovány 15krát v hnízdě a 174krát mezi hnízdy. Přetahování nebylo pozorováno. Kousání bylo zaznamenáno čtyřikrát v jednom hnízdě a 190krát mezi hnízdy. Boj uvnitř hnízda nebyl pozorován a mezi hnízdy se vyskytl 74krát.

Allogrooming (vzájemné čištění) byl pozorován pouze mezi jedinci z téhož hnízda. Trofalaxe nebyla zaznamenána vůbec. Ritualizované útoky (RA) a kousání (B) byly častěji zaměřeny na příslušníky cizího hnízda než na jedince z hnízda vlastního (dvouvýběrový t-test s nerovností rozptylů; RA: $t = -14,08$, $p = 0,000$; B: $t = -16,59$, $p = 0,000$). Boje byly vedeny výhradně s cizími individui. Podrobně viz Graf 1 – Průměry počtu interakcí.

Tabulka 1 – Srovnání ritualizovaných útoků (RA) u dělnic z týchž (intra) a z různých (inter) hnízd. Hodnoty t-testu.

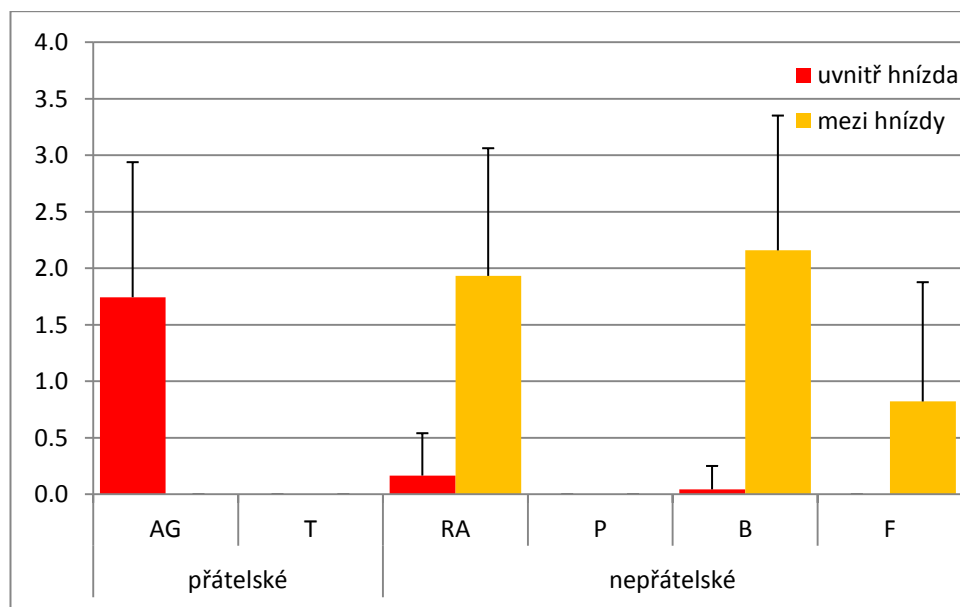
	<i>RA intra</i>	<i>RA inter</i>
Sř. hodnota	0,166667	1,933333
Rozptyl	0,140449	1,276404
Pozorování	90	90
Hyp. rozdíl sř. hodnot	0	
Rozdíl	108	
t Stat	-14,0803	
P(T<=t) (1)	1,71E-26	

t krit (1)	1,659085
P(T<=t) (2)	3,41E-26
t krit (2)	1,982173

Tabulka 2 – Srovnání kousání (B) u dělnic z týchž (intra) a z různých (inter) hnízd. Hodnoty t-testu.

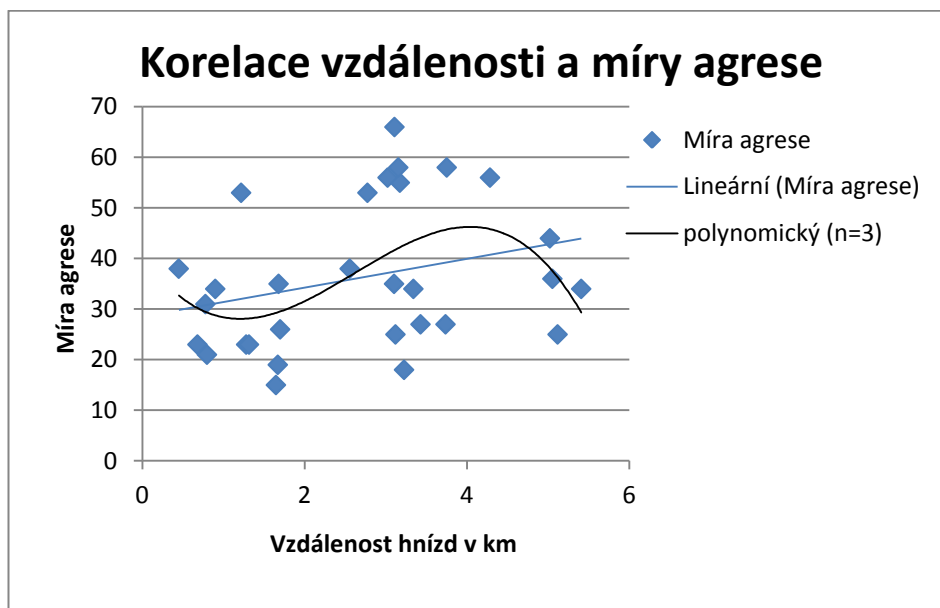
	<i>B intra</i>	<i>B inter</i>
Stř. hodnota	0,044444	2,155556
Rozptyl	0,042946	1,413733
Pozorování	90	90
Hyp. rozdíl stř. hodnot	0	
Rozdíl	94	
t Stat	-16,594	
P(T<=t) (1)	5,52E-30	
t krit (1)	1,661226	
P(T<=t) (2)	1,1E-29	
t krit (2)	1,985523	

Graf 1 – Průměry počtu interakcí

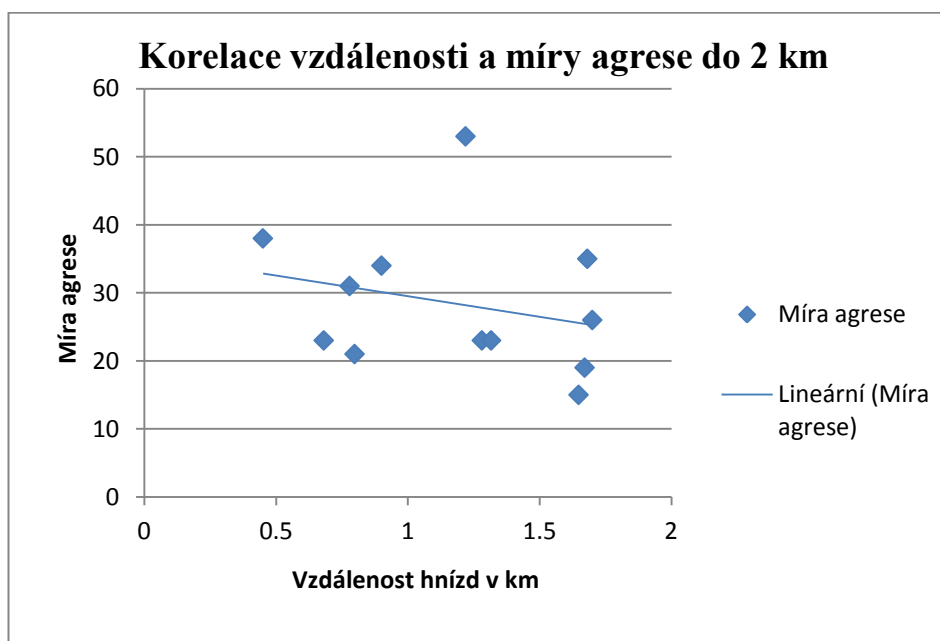


Vztah vzdálenosti a agrese nebyl signifikantní (Spearmanův korelační koeficient: do 2 km: míra agrese = -0.42088, $r_s = 0.292181$, $r_k = 0.58$; od 1,5 do 3,5 km: míra agrese = 0.426334, $r_s = 0.203571$, $r_k = 0.5179$; do 3 km: míra agrese = -0.20189, $r_s = -0.17941$, $r_k = 0.5$), nicméně byl zaznamenán trend, že agrese byla nejvyšší mezi hnízdy vzdálenými do 0,5 km a od 3,5 km. Podrobně viz Graf 3, Graf 4 a Graf 5.

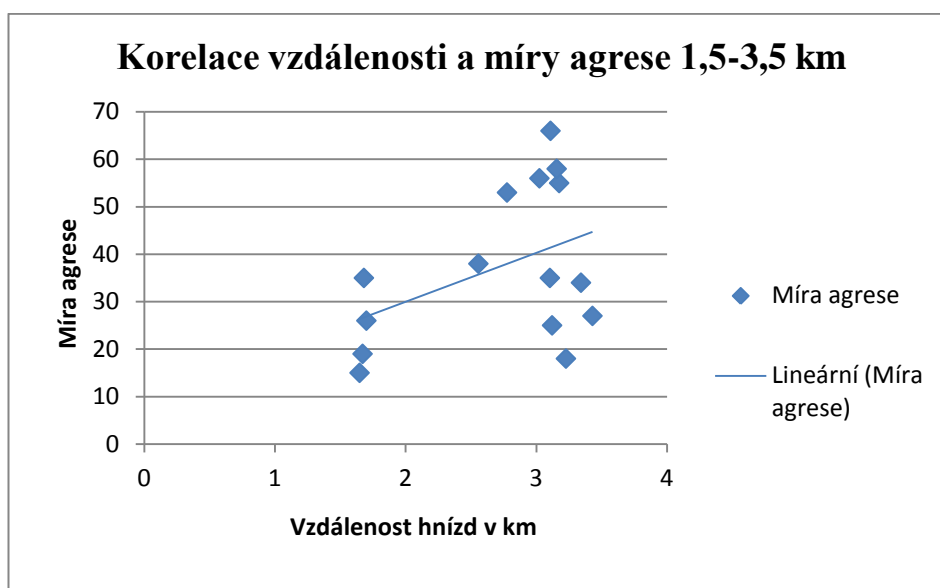
Graf 2 - Korelace vzdálenosti a míry agrese



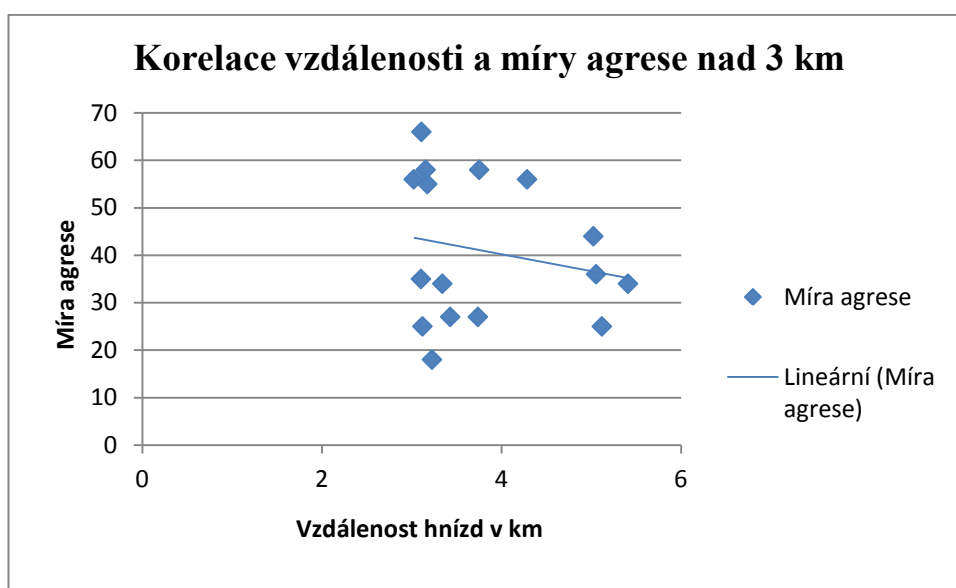
Graf 3 – Korelace mezi mírou agresivity a vzdáleností pro hnízda do 2 km



Graf 4 – Korelace mezi mírou agresivity a vzdálenosti pro hnízda od 1,5 do 3,5 km



Graf 5 – Korelace mezi mírou agresivity a vzdálenosti pro hnízda od 3 km



Diskuze

Hlavním tématem mé práce bylo studium intrakoloniálního rozpoznávání dělnic u lesních mravenců *Formica lugubris*. Pomocí dyadických experimentů, založených na konfrontaci dvou dělnic, jsem se snažila zjistit, zda u populace žijící v CHKO Žďárské vrchy existuje diskriminační chování, vyhodnotit úroveň a míru případné intraspecifické agrese a vliv vzdálenosti hnízd na toto chování.

Studiu intrakoloniálního rozpoznávání příslušníků teritoriálního druhu se věnoval dosud především Moli i se svými spolupracovníky (Moli & Mori 1989, Moli & Mori 1990). Jejich výzkumy byly zaměřeny na populace *F. lugubris* z italských Alp. Zjistili, že u jimi studované populace *F. lugubris*, je diskriminace rozšířena obecně na příslušníky druhu, protože útoky na konspecifické cizí jedince jsou mnohem slabší než na allospecifická individua (Moli & Parmigiani 1982). Zjistili také, že hnízdní pach je u tohoto druhu ovlivněn jak endogenními, tak exogenními (environmentálními) faktory (Moli & Mori 1989).

Výsledky mých experimentů nasvědčují tomu, že dělnice druhu *F. lugubris* jsou schopny spolehlivě rozeznat příslušníky své kolonie od cizích konspecifických jedinců. Diskriminační chování se projevovalo v obou sledovaných skupinách (tj. jak u mravenců z jednoho hnízda, tak u mravenců ze dvou hnízd). Altruistické aktivity (pozorován byl pouze allogrooming) byly zaměřeny výhradně na jedince ze stejného hnízda, nepřátelské přednostně (ritualizované útoky a kousání) nebo výlučně (boje) na jedince z cizího hnízda. To znamená, že dělnice tohoto druhu nejen selektivně podporují jedince z vlastního hnízda, ale i aktivně odmítají a napadají jedince cizí.

Útoky na příslušníky cizí konspecifické kolonie bývají u mravenců popisovány poměrně často. I když může být míra agrese ovlivněná různými faktory, jako např. věkem dělnic (Moli & Mori 1984), ročním obdobím (Mabelis 1984), apod., agresivní projevy vůči jedincům z jiné kolonie, jsou standardně vnímány jako projevy intrakoloniálního rozpoznávání a na testech agrese bývají založeny výzkumy superkoloniality a unikoloniality (McIver a kol. 1996, Steiner a kol. 2003). Vzhledem k tomu, že *F. lugubris* patří k lesním mravencům, známých svou teritorialitou (viz např. Savolainen a kol. 1989), souvisí toto chování pravděpodobně s obhajobou zdrojů, zejména potravy, hnízdiště a potravního areálu.

Absence trofalaxe, občasné ritualizované útoky nebo ojedinělé boje u jedinců z téhož hnízda jsou pravděpodobně důsledkem stresu navozeného experimentálními podmínkami.

Studium vlivu vzdálenosti hnízd na míru agrese nepřineslo signifikantní výsledky, ale zdá se, že mravenci jsou nejagresivnější na jedince z hnízd vzdálených kolem 0,5 km, a pak až kolem 3,5 km. To by mohlo znamenat, že obvyklá vzdálenost zakládání dceřiných kolonií je někde mezi 1,5 km – 2 km.

Fenomén dear-enemy, pozorovaný např. u mravenců *Temnothorax nylanderi* (cf. Heinze a kol. 1996) nebo *Acromyrmex lobicornis* (cf. Dimarco a kol. 2010), jsem u druhu *F. lugubris* nezaznamenala.

Všechny testované dělnice jsem odebírala z povrchu hnízda, a tak je pravděpodobné, že se jednalo o starší, zkušené zásobovačky. U mladších jedinců nemusí být rozpoznávání tak dobře vyvinuto nebo se nemusí projevit diskriminační chování (Moli & Mori 1984).

Literatura

BEZDĚČKA P. 2000: Evidence hnízd lesních mravenců. Registration of wood ant nests. – *Formica*, zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců 3: 76–79.

BEZDĚČKA P. & BEZDĚČKOVÁ K. 2011: Rozšíření mravence *Formica lugubris* v České republice. Distribution of ant *Formica lugubris* in the Czech Republic. – *Formica* 13: 9–12.

BONAVITA-COUGOURDAN A., BAGNERES A.G., PROVOST E., DUSTICIER G. & CLEMENT J.L. 1997: Plasticity of the cuticular hydrocarbon profile of the slave-making ant *Polyergus rufescens* depending on the social environment. – *Comparative Biochemistry and Physiology Part B Biochemistry and Molecular Biology* 116: 287–302.

BUSCHINGER A. 1968: Mono-und Polygynie bei Arten der Gattung *Leptothorax* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Soc.* 15: 217–226.

CROZIER R.H. & DIX M.W. 1979: Analysis of two genetic models for the ikate components of colony odor in social Hymenoptera. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4: 217–224.

CROZIER R.H. & PAMILO P. 1996: Evolution of social insect colonies: Sex allocation and kin selection. Oxford University Press, Oxford, Uk, 320 pp.

DIMARCO R.D., FARJI-BRENER A.G. & PREMOLI A.C. 2009: Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: behavioral and genetic evidence. *Behavioral ecology* 21, 304–310.

ERRARD C. & VIENNE C. 1994: Species recognition in heterospecific groups of ants: relative contribution of allospecific workers and queen. *Ethology*, 98, 277–290.

FIELDE A.M. 1904: Power of recognition among ants. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, 7: 227–250.

GORDON D.M. 1991: Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *The American Naturalist* 138: 379–411.

HEINZE J., FOITZIK S., HIPPERT A. & HÖLLDOBLER B. 1996: Apparent dear-enemy phenomenon and environmental-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderi*. *Ethology*, 102: 510–522.

HÖLLDOBLER B. & CARLIN N.F. 1987: Anonymity and specificity in the chemical communication signals of social insects. *J. Comp. Physiol. A*, 161, 567–581.

HÖLLDOBLER B. & MICHENER C.D. 1980: Mechanism of identification and discrimination on social Hymenoptera. In: Markl H. (ed.), *Evolution of social behaviour: hypotheses and empirical tests*. Chemie, Weinheim, pp. 35–58.

HÖLLDOBLER B. & WILLSON E.O. 1990: *The Ants*. Springer – Verlag. Berlin, 732 pp.

HOLWAY D.A., SUAREZ A.V. & CASE T.J. 1998: Loss of intraspecific aggression in the presence of a widespread invasive social insect. *Science* 282: 949–952.

KUNCOVÁ N. 2011: Lesní mravenci Kamenného vrchu (okr. Žďár nad Sázavou, kraj Vysočina). Středoškolská odborná činnost, Farmeko – VOŠ a SOŠ, Jihlava, 29 pp.

KUNCOVÁ N. 2012: Lesní mravenci Kamenného vrchu (okr. Žďár nad Sázavou, kraj Vysočina). *Formica* 14: 20–21.

LENOIR A., FRESNEAU D., ERRARD C. & HEFETZ A. 1999: Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: C. Detrain et al. (eds), *Information processing in social Insects*. Birkhäuser Verlag Basel. Switzerland, pp. 219–236.

- LENOIR A., HEFETZ A., SIMON T. & SOROKER V. 2001: Comparative dynamicsof gestap odour formativ in two ant species *Camponotus fellah* and *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Physiological Entomology* 26: 275–283.
- LE MOLI F. & MORI A. 1984: The effect of early experience on the development of "aggressive" behaviour in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Vol 65(3): 241–249.
- LE MOLI F. & MORI A. 1989: Field experiments on environmental sources of nestmate recognition in two species of the *Formica rufa* group (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology, Ecology and Evolution* 1: 329–340.
- LE MOLI F. & MORI A. 1990: Laboratory experiments on environmental sources of nestmate and non-nestmate discrimination in free species of *Formica* ants (Hymenoptera, Formicidae). – *Psyche* 97: 147–170.
- LE MOLI F. & PARMIGIANI S. 1982: Intraspecific combat in the red wood ant (*Formica lugubris*, Zett.). – *Aggressive Behavior* 8: 145–148.
- MABELIS A.A. 1979: Nest splitting by the red wood ant *Formica polyctena*. – *Netherlands Journal of Zoology* 29: 109–126.
- MABELIS A.A. 1984: Aggression in wood ants (*Formica polyctena* Foerst., Hymenoptera, Formicidae). *Aggressive Behavior* 10: 47–53.
- MAEDER A., FREITAG A. & CHERIX D. 2005: Species-and nestmate brood discrimination in the sibling wood ant species *Formica paralugubris* and *Formica lugubris*. — *Ann. Zool. Fennici* 42: 201–212.
- MCIVER J.D., TORGERSEN T.R. & CIMON N.J. 1996: A supercolony of the Thatch Ant *Formica obscuripes* Forel (Hymenoptera, Formicidae) from the Blue Mountains of Oregon. *Northwest Science* 71: 18–29.

- NENADÁL S. 1995: Lesní mravenci s. str. *Formica* (Hymenoptera) *Formica* Linneaus, 1758 v CHKO Žďarské vrchy. – Vlastivědný sborník Vysočiny, Oddíl věd přírodních 12:99–103.
- NEWAY P.S., ROBSON S.K.A. & CROZIER R.H. 2010: Know thine enemy: why some weaver ants do but others do not. *Behavioral Ecology* 21: 381–386.
- PAMILO P., CHAUTEMS D. & CHERIX D. 1992: Genetic differentiation of disjunct populations of the ants *Formica aquilonia* and *Formica lugubris* in Europe. – *Insectes Sociaux* 39: 15–29.
- PEDERSEN J.S., KRIEGER M.J.B., VOGEL V., GIRAUD T., KELLER L. 2006: Native supercolonies of unrelated individuals in the invasive Argentine ant. *Evolution* 60:782–791.
- PIRK C.W.W., NEUMANN P., MORITZ R.F.A. & PAMILO P. 2001: Intranest relatedness and nestmate recognition in the meadow ant *Formica pratensis* (R.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 366–374.
- ROSELL F. & BJØRKØYLI T. 2002: A test of the dear enemy phenomenon in the Eurasian beaver. *Animal behaviour* 6: 1073–1078.
- ROWLES A. & O'DOWD D. 2007: Interference competition by Argentine ants displaces native ants: implications for biotic resistance to invasion. – *Biological Invasions* 9: 73–85.
- RYTI R.T. & CASE T.J. 1988: Field experiment of desert ants testing for competition between colonies. *Ecology* 69: 1993–2003.
- SAVOLAINEN R., VEPSÄLÄINEN K., WUORENRINNE H. 1989: Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oecologia* 81: 481–486.
- SEIFERT B. 1996: Ameisen, Beobachten, Bestimmen. Natur Buch Verlag, 352.

SOROKER V., VIENNE C., HEFETZ A. & NOWBAHARI E. 1994: The postpharyngeal gland as a gestap organ for nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*. *Naturwissenschaften* 81: 510–513.

STEINER F.M., SCHLICK-STEINER B.C., BUSCHINGER A. 2003: First record of unicolonial polygyny in *Tetramorium* cf. *Caespitum* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 50: 98–99.

STURGIS S.J. & GORDON D.M. 2012: Nestmate recognition in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review. *Myrmecological News* 16: 101–110.

TICHÁ K. 2012: Nestmate discrimination in *Leptothorax crassispinus* (Hymenoptera: Formicidae). – *Acta Univ. Carol. Biol.*, 46: 325–336.

TSUTSUI N.D., SUAREZ A.V., HOLWAY D.A., CASE T.J. 2000: Reduced genetic variation and the Access of an invasive species. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 5948–5953.

VANDER MEER R.K. & MOREL L. 1998: Nestmate recognition in ants. *Pheromone Communication in Social Insects* (ed. By RK Vander Meer, M Breed, M Winston & KE Espelie), pp. 79–103. Westview Press, Boulder, CO, USA.

VAN ZWEDEN J.S. & DÉTTORRE P. 2010: Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. In: BLOMQUIST G.J. & BAGNÉRES A.G. (Eds.): *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology*. – Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 222–243.

YAMAGUCHI T. 1995: Intraspecific competition through food robbing in the harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. SMITH), and its consequences on colony survival. *Insectes Sociaux* 42: 89–101.

AntWeb [online]. USA: California, 2011. – [Cit. 23.7.2014]. Dostupné z URL: <http://www.antweb.org/>

Přílohy

Tabulka 3 – Frekvence jednotlivých typů chování v experimentech s mravenci ze stejného hnízda
 Vysvětlivky: N – kód prvního hnízda, AG – allogrooming, RA – ritualizovaný útok, P – přetahování, B – kousání, F – boj

N	AG	RA	P	B	F
1	1	1		1	
	2				
	1				
6	2	1			
	1				
	4				
2					
	1				
	3				
3					
	1				
	1	1			
4	2				
	3				
7	1	1			
	2				
5	2	1		1	
	2				
	2				
8					
	3				
	1				
9	2				
	3				
17	2				

	4				
10	4				
	2				
	1				
16	2				
	3				
	2				
11	3				
	2				
15	3				
	3	1			
	2				
12	2	1			
	4				
	3	1			
13	1				
	2				
14	1				
	1				
19					
	1				
	2				
20	2				
	1				
	4				
18	1				
	2	1			
	3				
21	1	1			
	4				
	2	1		1	

28	3				
	2				
	2				
22	2				
	3				
27	1	1			
	3				
	4				
23	2				
	1				
25	1				
	1	1			
	2				
24	2				
26	1				
	3				
29	3				
	3				
	3				
30	1	1			
	1	1		1	
	3				

Tabulka 4 – Frekvence jednotlivých typů chování v experimentech s mravenci z různých hnízd
 Vysvětlivky: N1 – kód prvního hnízda, N2 – kód druhého hnízda, RA – ritualizovaný útok, P –
 přetahování, B – kousání, F – boj

N1	N2	RA	P	B	F
1	6	3		4	
		2		3	
		3		5	
2	3	1		3	
		1		4	
		2			
4	7	5			
		4			
		4		2	1
5	8	2		1	
		4		2	
		3		1	
9	17			4	3
				3	3
		2		3	
10	16	2		4	3
		2		2	
		1		3	3
11	15	3		1	2
		4		1	2
				3	2
12	13	1		4	2
		3		4	1
		1		3	2
14	19	1		1	
		1		1	
		2		3	
20	18	1		1	

		1		1	1
		1		2	1
21	28	3		2	
		2		2	
		4		2	
22	27	1		2	3
		3		2	2
		2		1	3
23	25	2		3	
		1		3	
		4		3	
24	26	1		2	1
		2		1	
		2		3	1
29	30	2		1	
		3		2	1
		2		2	
1	7	2		3	
		3		2	1
		3		3	
2	8	1		3	
		2			
		2		4	2
3	9	2		2	
		3		1	2
		2		2	1
4	10	3		4	2
		3		2	
		3		4	2
5	6	1		3	2
		2			
		1		3	2
11	19	2		4	2

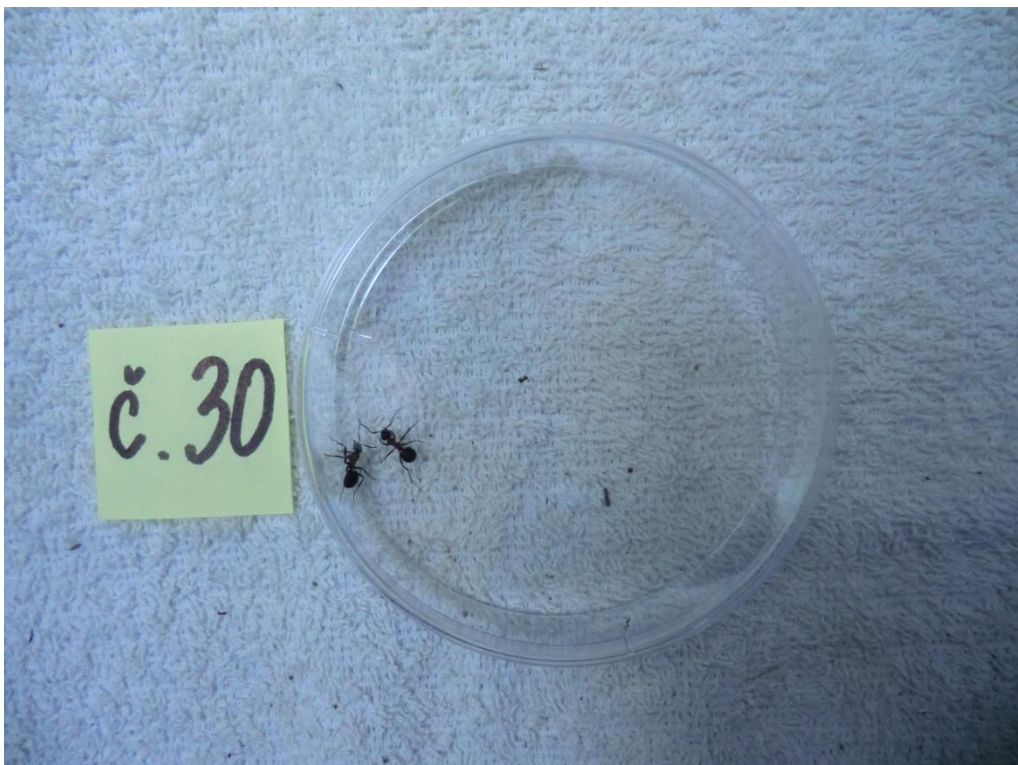
		3		2	3
				3	1
12	18	1		1	
		1		1	
		1		2	
13	17	1		3	1
		1		2	
				2	2
14	16			4	3
				2	
		2		3	3
15	20	2		2	
		1		1	2
		1		3	2
21	27	2		1	1
		3		2	1
		3		2	1
22	28	1		3	
		1			1
		1		3	
23	26	3		1	
		1		2	
		4		2	
24	29	1			
		3		2	
		2		1	
25	30	2			
		3		1	
		1		3	

Tabulka 5 – Vzdálenost mezi hnízdy a míra agrese

N1	N2	Vzdálenost mezi hnízdy (km)	Míra agrese
1	6	5,024	44
2	3	5,119	25
4	7	0,681	23
5	8	0,798	21
9	17	3,109	66
10	16	3,024	56
11	15	3,753	58
12	13	3,156	58
14	19	1,671	19
20	18	1,316	23
21	28	3,738	27
22	27	2,776	53
23	25	0,900	34
24	26	0,779	31
29	30	1,700	26
1	7	5,055	36
2	8	5,410	34
3	9	3,342	34
4	10	3,175	55
5	6	0,450	38
11	19	4,286	56
12	18	3,430	27
13	17	1,681	35
14	16	1,219	53
15	20	2,557	38
21	27	3,104	35
22	28	3,121	25
23	26	1,281	23
24	29	1,648	15
25	30	3,227	18



Obr. 2 – Experiment – explorace arény



Obr. 3 – Experiment – začátek ritualizovaného útoku



Obr. 4 – *Formica lugubris* – pohled shora



Obr. 5 – *Formica lugubris* – pohled z boku



Obr. 6 – *Formica lugubris* – pohled zepředu