

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA EKOLOGIE A ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ



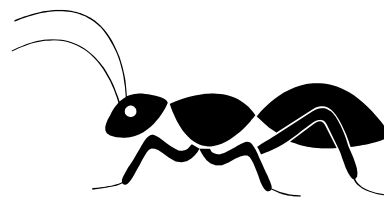
Diplomová práce

**VLIV VEGETACE A VYBRANÝCH ABIOTICKÝCH  
FAKTORŮ NA HNÍZDA MRAVENCE**  
*Formica polyctena*

Vypracoval: Adam Véle

Vedoucí práce: Mgr. Ivan H. Tuf, Ph.D.

Olomouc 2004



Za mnohostrannou výpomoc a cenné rady při psaní diplomové práce bych chtěl poděkovat svému školiteli Mgr. Ivanu H. Tufovi, Ph.D. Dále děkuji RNDr. Tomáši Kurasovi, Ph.D. za pomoc se statistickým hodnocením výsledků. Děkuji také Mgr. Milanu Daďourkovi za zapůjčení části technického vybavení a v neposlední řadě také svému bratru Jiřímu za pomoc při terénních pracích.

Prohlašuji, že jsem zadanou diplomovou práci vypracoval samostatně na základě konzultací a že jsem uvedl všechny prameny a literaturu, kterou jsem k práci použil.

Olomouc, 22. dubna 2004

## OBSAH

Obsah.....	3
Úvod.....	4
Vstup do problematiky.....	6
Charakteristika mravenců <i>Formica polyctena</i> .....	6
Hnízda mravenců.....	6
Funkce hnízdní kupy.....	9
Popis lokality.....	18
Geografická charakteristika území.....	18
Charakteristika biotopu.....	19
Metodika.....	21
Měřené charakteristiky hnízd.....	21
Statistická analýza dat.....	22
Výsledky.....	24
Diskuse.....	30
Teplota a vlhkost naměřená v hnízdech.....	30
Výsledky redundanční analýzy.....	34
Generalizované aditivní modely.....	37
Závěr.....	42
Summary.....	44
Literatura.....	45
Přílohy	

## ÚVOD

Mravenci jsou významnou složkou terestrických ekosystémů (Folgarait 1998). Podle Hrušky (1992) výzkumy dokazují, že hustota výskytu lesních mravenců ve střední Evropě neustále klesá. Z důvodu zajištění jejich dostatečné ochrany jsou lesní mravenci v České republice chráněni prováděcí vyhláškou č. 395/1992 Sb. k zákonu č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny České republiky. Zařazení jsou v kategorii ohrožený druh. Druh *Formica polyctena* je rovněž zařazen v Červené knize IUCN (<http://www.redlist.org>). Za účelem podpory jejich opětovného šíření jsou na významných lokalitách jejich výskytu prováděna sledování a managementové zásahy. Konkrétně se jedná o sledování poškození hnízd a určování jejich příčin, sledování stavu hnízda, zaznamenávání nově vzniklých a opuštěných hnízd. Dále také o zarovnávaní hnízd klestem, jakožto obranou proti jejich poškozování žlunami nebo stavbu zábran omezujících sesuv hnízd vyskytujících se na svazích či chránících hnízda před poškozováním při přibližování dřeva. Ve výjimečných případech dále i o stavbu ochranných krytů, přikrmování hnízd či záchranné transfery. Velmi důležitým zásahem je i *vysekávání vegetace rostoucí přímo na hnízdních kupách* a v jejich bezprostředním okolí.

Úvaha o negativním vlivu nejbližší vegetace na lesní mravence se jeví jako správná. Výsledky odstranění vegetace z hnízd jsou v terénu dobře znatelné (viz. např. Věle & Daďourek 2001, 2002, Daďourek & Věle 2002). Podle dostupných údajů nebyl dosud proveden komplexnější výzkum objasňující přímý vliv vegetace na hnízda mravenců rodu *Formica*. Pouze Daďourkovi (1998a) se podařilo prokázat negativní vliv vegetace rostoucí na hnízdních kupách na přežívání hnízd.

Vegetace rostoucí přímo na hnízdních kupách by mohla ovlivňovat vývoj mravenišť přinejmenším dvěma způsoby – vlivem na teplotu a vlhkost hnízdních kup. Zprostředkovaně pak i vlivem na vývoj dělnic i křídlatců, jejich množství a aktivitu, jež jsou závislé mimo jiné na vhodných klimatických podmínkách v hnízdě (Martin & Maavara 1985).

Výzkum byl rozdělen na deskriptivní a experimentální část. Úkolem deskriptivní části je popsat vybrané faktory prostředí v němž se hnízdní kupy nacházejí a jejich spojitost s vybranými charakteristikami hnízd. Cílem experimentální (manipulativní) části práce je analyzovat rozdíly v teplotě a vlhkosti hnízd a v aktivitě dělnic v závislosti na zránosti hnízd vegetací.

Testované nulové hypotézy:

- Zárůst hnízd vegetací nemá vliv na jejich vnitřní teplotu.
- Zárůst hnízd vegetací nemá vliv na vlhkost hnízdního materiálu.
- Zárůst hnízd vegetací neovlivňuje aktivitu dělnic.

Dále jsem chtěl ověřit následující zjištění publikovaná jinými autory:

- Hnízdní materiál ve větších hnízdech je vlhčí.
- Sluneční záření prokazatelně ovlivňuje teplotu a velikost hnízd.
- Teplota vzduchu prokazatelně ovlivňuje teplotu hnízd.
- Teplota v tepelném jádru hnízd se během dne mění.
- Teplota hnízd souvisí s jejich vlhkostí.

Výsledky diplomové práce by měly posloužit nejen k lepšímu poznání ekologických vazeb mezi lesními mravenci a jejich prostředím, ale i ke zkvalitnění a objektivnímu zdůvodnění vybraných managementových zásahů na lokalitách s výskytem mravenců rodu *Formica*.

## VSTUP DO PROBLEMATIKY

### Charakteristika mravenců *Formica polyctena*

Mravenci jsou eusociální hmyz patřící do řádu blanokřídlí (Hymenoptera). Hölldobler & Wilson (1990) odhadují světovou alfa diverzitu mravenců na více než 20 000 druhů, řazených do 350 rodů. V současnosti je popsáno přibližně 9 500 druhů (Hölldobler & Wilson 1997). Všechny mravence lze zahrnout do jediné čeledi Formicidae (mravencovití). Naši mravenci náleží do čtyř podčeledí: Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae, Ponerinae. Rod *Formica* Linnaeus, 1758 se dělí na podrody *Serviformica*, *Raptiformica*, *Coptoformica* a *Formica*. Tato práce je zaměřena na tzv. lesní mravence, ti jsou řazeni do podrodu *Formica*, často bývají označováni jako skupina *Formica rufa*. V České republice se ze skupiny lesních mravenců vyskytují tyto druhy (Bezděčka 2000): *Formica aquilonia* Yarrow, 1955, *Formica lugubris* Zetterstedt, 1840, *Formica polyctena* Förster, 1850, *Formica pratensis* Retzius, 1783, *Formica rufa* Linnaeus, 1758 a *Formica truncorum* Fabricius, 1804.

#### *Formica polyctena* Förster, 1850

Na evropském kontinentu je *F. polyctena* rozšířena v jeho střední a severní části. Na území České republiky se vyskytuje v jehličnatých, smíšených a často i listnatých, zejména dubových lesích (Bezděčka 1982a). Častěji si staví hnízda na lesních okrajích než v zapojeném porostu (Otto 1962 in Mabelis 1979). V horách vystupuje do 1000 m n. m. (Bezděčka 1982a). Oproti podobnému druhu *Formica rufa* je celkově drobnější a světlejší, dělnice se vyznačují méně výraznou skvrnkou na neochlupené hrudi. Je silně polygynním a polykalickým druhem a často vytváří celé aglomerace hnízd (Bezděčka 1982b). Typické je pro něho šíření kolonií pomocí štěpení mateřských a zakládání dceřinných hnízd (Hofener et al. 1996). *F. polyctena* je naším nejrozšířenějším druhem ze skupiny lesních mravenců. Patří jí většina hnízd lesních mravenců vyskytujících se na našem území (Hruška 1990).

### Hnízda mravenců

Z dosud neznámých důvodů jsou mravenci silně teplomilní (Hölldobler & Wilson 1990). Teplota má prokazatelný vliv na vývoj hmyzu, neboť teplejší prostředí zkracuje jeho fyziologický čas (Gilbert & Raworth 1996, Begon et al. 1997, Gilbert & Raworth 1998). Mikroklimatické podmínky, vhodné pro vývoj plodu, si mohou mravenci zajistit např. tvorbou bivaků nebo ještě lépe stavbou hnízd (Franks 1989 in Anderson et al. 2002, Hölldobler & Wilson 1997). Ale ani samotná stavba hnízda mravencům správnou teplotu

nezaručí. Vnitřní klima hnízd mohou upravovat několika způsoby nebo jejich kombinací: (1) vhodným umístěním hnízda na stanovišti s odpovídajícím mikroklimatem, (2) jeho správnou konstrukcí, (3) migrací v hnízdě nebo migrací mezi více hnízdy, (4) regulací metabolického tepla, jež může být použito k zvýšení teploty hnízda shlukováním jedinců, ke snížení jejich disperzí. Velmi vyspělou formou mikroklimatické regulace je stavba nadzemních kup. Ta se vyvinula pouze u malé části druhů mravenců. Kupy se nacházejí v biotopech s extrémními teplotními a vlhkostními podmínkami např. na pouštích či v jehličnatých lesích. Vyznačují se symetricky uspořádanou vyhrabanou zeminou, bohatou na organický materiál a hustým systémem vzájemně propojených chodeb. Mravenci je často pokrývají specifickým materiálem jako např. kousky listů, stébel nebo kamínky. V Evropě si nadzemní kupovitá hnízda staví mravenci rodu *Formica* a *Lasius* (Martin 1987, Hölldobler & Wilson 1990). Druhy rodu *Formica* nemají speciální fyziologické přizpůsobení proti chladu, stavba vhodně umístěných kup je pro ně dostatečnou ochranou, neboť teplota v hnízdech neklesá ani během chladných zimních měsíců pod 1,5-1 °C (Maavara 1985).

#### Hnízda mravenců *F. polycтена*

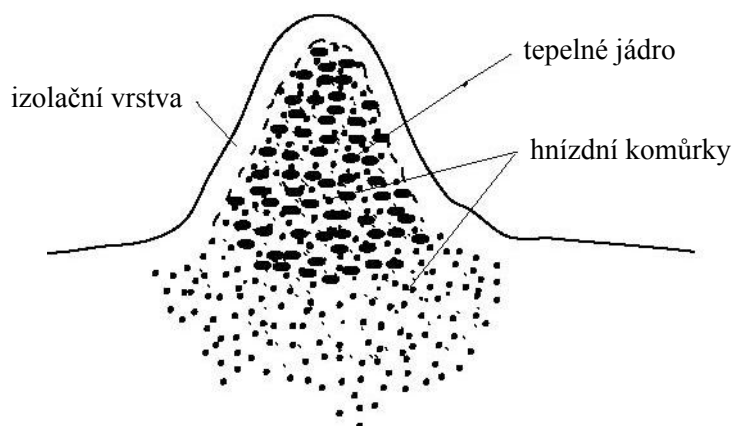
Mravenci *F. polycтена* si budují známá plochá až homolovitá hnízda. Zakládají je na pařezu či hromádce klestu (Starý 1987). Hnízdo se skládá z nadzemní a podzemní části (Hruška 1980). Zatímco podzemní část lze považovat za vlastní hnízdo, vrchní kupa je pouze nadstavbou nad hnízdem (Bezděčka 1982b). Z vnitřních částí vynášejí mravenci na povrch jemný materiál včetně zeminy. Hrubé části (větvičky, úlomky), jež nemohou být mravenci přenášeny, se shromažďují v nižších částech hnízdech a tvoří vnitřní kužel (Bezděčka 1984), který je nejdůležitější částí hnízda. Vnější okrajová část hnízda slouží k regulaci ztrát tepla a vlhkosti (Hölldobler & Wilson 1990). Materiál vyneseny z podzemní části hnízda používají mravenci ke stavbě hnízdního valu. Ten navazuje přímo na kupu, oproti okolnímu terénu je vyvýšený. Povrch valu bývá pokryt tímž materiálem, z něhož je vystavěna kupa. Od kupy ho lze rozeznat zejména díky odlišnému sklonu stěn. Poslední částí hnízda je dvůr. Jeho povrch bývá zarovnaný, pokrytý jemným hlinitým materiálem (Daďourek 1998a). Pod hnízdním dvorem se nacházejí podzemní cesty i komůrky. Nad okolním terénem není vyvýšený, pozná se podle mírného propadání při jeho sešlapu (Daďourek 1997 – osobní sdělení).

Průměrné hnízdo *F. polycтена* v duboborovém lese dosahuje výšky 100 cm, šířky 30 a hloubky 50 cm, váha takového hnízda je 82 kg (Lamprecht 2003). Na základě vlastních zkušeností se domnívám, že hloubka udávaná Lamprechtem (2003) je silně podhodnocená.

V souladu s mými pozorováními také Hruška (1980) uvádí obvyklou hloubku hnízda 1 až 1,5 m, ojediněle až 4 m pod povrch. Velikost mravenčích hnízd je ovlivňována soudržnými vlastnostmi hnízdního materiálu (Pranschke & Hooper-Búi 2003), lze tedy očekávat, že i velikost hnízd lesních mravenců se bude lišit v závislosti na druhové skladbě porostu (a tedy na dostupném stavebním materiálu), v němž se vyskytují. Daďourkovi (1998a) se sice tuto závislost nepodařilo prokázat, nicméně podle mých pozorování se odvažují tvrdit, že hnízda vyskytující se v listnatých lesích, bez možnosti používat na stavbu opadané jehličí, dosahují menších rozměrů.

Hnízdní kupa lesních mravenců je svým tvarem přizpůsobena podmínkám stanoviště a dostupnému stavebnímu materiálu (Starý 1987). Tvar kupy je ovlivňován teplotou, osvětlením, vlhkostí vzduchu a půdy v dané lokalitě (Andrews 1927 in Martin 1980aF, Otto 1962 in Mabelis 1979). Martin (1987) se domnívá, že správný tvar mravenišť v závislosti na prostředí je podmíněn vlhkostní a teplotní preferencí dělnic starajících se o mláďata. Jejich rozmístění v hnízdě ovlivňuje činnost dělnic stavějících kupu. Staré kupy v tmavých lesích jsou podle něho symetrické. V lesích s nerovnoměrnými podmínkami osvětlení stavějí dělnice hnízda podélně orientovaná vůči zdroji světla, resp. tepla. Asymetrie hnízd může být však také důsledkem abiotických faktorů jako vítr nebo déšť (Romey 2002). Mnozí autoři tvrdí, že na tmavších stanovištích se nacházejí hnízda větších rozměrů (např. Hruška 1980, Horáček 2000). S tím nesouhlasí Daďourek (1998a), jenž neshledal signifikantní rozdíly v rozměrech hnízd nacházejících se uvnitř porostů s různou věkovou a druhovou skladbou. Rozměry hnízd se obvykle popisují dvěma základními charakteristikami, průměrem a výškou kupy. Tentýž autor prokázal, že výška kupy roste s věkem hnízda, rostoucím zastíněním a se zlepšováním stavu hnízda, charakterizovaným aktivitou dělnic a poškozením hnízda. Horstmann & Schmid (1986) uvádějí, že se stoupající výškou kupy klesá počet, resp. velikost otvorů v kupě, naopak s poklesem výšky je spojeno rozšiřování, resp. tvorba nových otvorů. S výškou kupy vzrůstá pravděpodobnost přežívání hnízda. Proměnlivost průměru kupy závisí u samostatných hnízd na věku hnízda, zastínění hnízda, stavu hnízda, umístění hnízda v porostu, přítomnosti pařezu a u hnízd na okraji porostu i na druhovém složení sousedního porostu (Daďourek 1998a).





Obr. 1: Hnízdo lesních mravenců s vyznačením jeho důležitých částí (podle Maavara et al. 1994).

### Funkce hnízdni kupy

Hnízdni kupa slouží k udržování optimální teploty a vlhkosti potřebné pro vývoj plodu (Bezděčka 1982b, Martin 1987). Úkolem kupy tedy nemusí být pouze zvyšování a udržování teploty a vlhkosti. Může naopak sloužit jako ochrana např. proti nadměrnému zahřívání, dešti a dalším nepříznivým meteorologickým podmínkám (Hölldobler & Wilson 1990). To je umožněno díky vysoké izolační schopnosti organického materiálu, z něhož jsou kupy postaveny (Martin & Maavara 1985). Dobrá tepelná izolace umožňuje dělnicím opouštět častěji hnízdo, čímž prodlužuje čas na lov bez nebezpečí silného poklesu teploty v hnízdě během jejich nepřítomnosti. Tuto souvislost prokázal Schmolz et al. (2000) u sršňů. Charakteristickou strukturní stavbou zajišťují mravenci specifickou tepelnou vodivost hnízdniho materiálu, jež je větší než vodivost uměle navršeného organického materiálu. Teplota v hnízdech tak dosahuje vyšších fluktuací než v písku ve stejné hloubce (Brandt 1980). Banschbach et al. (1997) prokázal, že teplota v hnízdech stejného druhu mravenců může být ovlivňována použitým hnízdni materiálem. Tepelná výměna mezi vzduchem a půdou je malá a bez podstatných fluktuací. Celkový únik tepla z hnízda se pohybuje mezi 9 až 16 W (Lamprecht 2003). V souladu s tím Gallé (1973) tvrdí, že průměrná roční teplota hnízda je značně vyšší než průměrná roční teplota půdy a travního patra.

Rosengren et al. (1987) se domnívá, že existuje pozitivní korelace mezi produkcí křídlatců a vysokou jarní teplotou v hnízdech, jež může signalizovat fitness kolonie. Martin & Maavara (1985) pozorovali v uměle zahříváných hnízdech znatelně rychlejší vývoje křídlatců (o 1–2 týdny) oproti kontrolním hnízdům. Vývoj dělnic se nelišil, pouze vývoj třetího pokolení byl ukončen o dva týdny dříve. Zároveň se vyskytly rozdíly v produkci samců následující rok. V hnízdě dělnice neustále přemísťují plod podél teplotního a vlhkostního gradientu na místa nejvhodnější pro jeho vývoj (Pranschke & Hooper-Búi 2003). Podle

Maavary et al. (1994) se kukly lesních mravenců nacházejí v rozmezí teplot 26 až 30 °C, larvy v 22-27 °C, hibernační komůrky pro královny a zásobní mravence se nacházejí ve spodní části hnízda při teplotách 5-10 °C. Nejdůležitější částí kupy je vrchní část vnitřního kužele, kde vzniká tepelné jádro (Hruška 1980). Část hnízda označovaná jako tepelné jádro váží pouhých 5 kg, přesto produkuje přibližně 50 % tepla vzniklého v hnízdě (Lamprecht 2003). Do tepelného jádra královny snášejí vajíčka (Hruška 1980). Teplota tepelného jádra se pohybuje v rozmezí 25 až 30 °C (Hruška 1980, Martin 1980a, Martin 1980b, Gallé 1972). V době vývoje nového pokolení je ve středu hnízda tepleji než v jeho povrchových vrstvách, výjimku představují hnízda nacházející se na pasekách a lesních okrajích, jejichž povrch je silně zahříván sluncem a může dosahovat teploty až 50 °C (Martin 1975 in Martin 1980a).

Svá hnízda nemohou mravenci provětrávat máváním křídel jako to dělají např. včely, vosy nebo čmeláci (Hölldobler & Wilson 1990, O'Donnell & Foster 2001, Weidenmuller 2004). Vzhledem k nemožnosti rychlé změny množství vody v hnízdě, nemohou používat k regulaci teploty ani evaporaci (Hölldobler & Wilson 1990). Přesto však dovedou dělnice regulovat teplotu hnízda (Horstmann & Schmid 1986, Lamprecht 2003). Podle Horstmann & Schmida (1986) mohou v případě, že je teplota hnízda vyšší než tělní teplota dělnic, dělnice díky své vysoké tepelné kapacitě tepelné jádro ochlazovat. Při déle trvajících nevhodných podmínkách (ochlazení, déšť) zmenšují nebo zakrývají dělnice vchody do hnízda za účelem zabránění ventilace hnízda (Martin 1980b). Naopak při umělém zahřívání hnízd Horstmannem & Schmidem (1986) rozšiřovaly dělnice hnízdní otvory.

Termoprodukčními a izolačními vlastnostmi mravenišť se zabývalo již několik výzkumů. Výsledky mnoha z nich si navzájem odporují. Za hlavní možné zdroje tepla a jejich zastánce je možné označit: (1) sluneční záření (Gallé 1973), (2) metabolické teplo mravenců (Rosengren et al. 1987, Horstmann 1983), (3) metabolické teplo mikroorganismů rozkládajících organický materiál (Coenen-Stass et al. 1980, Lamprecht 2003).

#### (1) Sluneční záření

Velmi diskutabilním zdrojem tepla v hnízdech je sluneční záření. Podle mnohých autorů je základním faktorem zvyšujícím teplotu v hnízdě (viz. např. Hruška 1980, Bezděčka 1984). Zcela zásadní vliv abiotických faktorů na teplotu v hnízdech termitů popisují Korb & Linsenmair (1998, 2000). S tím nesouhlasí např. Martin (1980b) když tvrdí, že pro rozhřívání hnízd umístěných v lese je krátkodobé sluneční záření nedostatečné. Navíc i intenzivní sluneční záření na nakloněné strany kupy prohřívá pouze velmi slabou povrchovou vrstvu (Lamprecht 2003). Tímto tvrzením Lamprecht odporuje Brandtovi (1980), který během svých

výzkumů došel k závěru, že denní fluktuace hnízdní teploty způsobená okolním prostředím dosahuje hloubky až 40 cm. Teplota může stoupat i v povrchově zamrzlých hnízdech nebo při poklesu venkovní teploty a proto se také Rosengrenovi et al. (1987) zdá vliv pouze slunečního záření (insolační teorie) nedostačující a domnívá se, že její důležitost se mění v závislosti na druhu mravenců, věku, objemu a velikosti populace v hnízdě a na typu stanoviště. Podle Frouze (2000) může sluneční záření hrát hlavní roli v termoregulaci hnízda nikoliv přímým zvyšováním teploty, nýbrž udržováním nízké vlhkosti hnízdního materiálu. Kupa dokáže, v závislosti na svém tvaru, pohlcovat 2-3 krát více slunečního záření než horizontálně rovné plochy (Andrews 1927 in Martin 1987). Romey (2002) poukazuje na fakt, že příkrý svah sice dokáže zachytit více přímého slunečního záření, nicméně ploché rozlehlé kupy mají větší povrch a tudíž mohou absorbovat celkově více radiční energie. Z toho usuzuje, že asymetrie hnízd může být adaptací k jejich rannímu zahřívání. Z důvodů účinnějšího zachycování slunečního záření dosahují hnízda vyskytující se na stinných stanovištích větších rozměrů a homolovitého tvaru, naopak hnízda nacházející se na otevřených stanovištích jsou nízká, plochá a celkově dosahují nižších rozměrů. K efektivnímu využití slunečního záření mívají hnízda lesních mravenců většinou jižní až východní expozici (Hruška 1980, Bezděčka 1984, Horstmann & Schmid 1986, Romey 2002). Negativní závislost velikosti, resp. počtu, otvorů na výšce hnízda pozorovaná Horstmannem & Schmidem (1986) by mohla rovněž poukazovat na fakt, že vysoká hnízda jsou stavěna za účelem zvýšení jejich teploty.

Kromě přímé absorpce slunečního záření hnízdní kupou může být dosaženo zvýšení teploty v hnízdě také tzv. sluněním. Hruška (1980) popisuje slunění jako děj, kdy dělnice brzy na jaře vylézají na povrch kupy, nechávají se nahřát sluncem a poté se vracejí do nitra kupy, kde předávají teplo mraveništi. Slunění mravenců je běžným jevem a je popsáno mnoha autory nejen u lesních mravenců (např. Hruška 1980, Bezděčka 1984, Rosengren et al. 1987, Barton et al. 2002). Probíhá nejčastěji na jaře, pozorováno ale bylo i podzim (Dařourek 2002). Dělnice při něm vyhledávají nejteplejší místa na povrchu kupy, pokud jejich teplota nepřesahuje 30 °C (Martin 1980b). Účinnost tohoto chování je možná díky vysoké tepelné kapacitě mravenců, způsobené vysokým obsahem vody v jejich tělech (Frouz 2000). Rosengren et al. (1987) pozoroval častější výskyt slunění na hnízdech, jejichž okolí zůstává chladné dlouhou dobu po začátku aktivity mravenců. Slunění je doprovázeno zvýšeným metabolismem, zejména rozkladem tuků (Martin 1980b) a je tedy v úzkém vztahu s metabolickým zahříváním hnízda. Někteří autoři významný vliv slunění popírají z následujících důvodů: Martin (1980a) poukazuje na fakt, že v případě účinku slunění by musela teplota vzrůstat v povrchových vrstvách, kterými musí projít všechny dělnice cestou

do tepelného jádra, rychleji než v tepelném jádru. Vzhledem k pomalé výměně tepla mezi vodou resp. hemolymfou a okolím vzhledem k rychlosti pohybu dělnic se mi zdá být tento argument pochybný. V tmavých lesních porostech je teplota na povrchu hnízda nižší než v místech vývoje plodu (Martin 1975 in 1980a), stejně tak v chladných obdobích, kdy se více dělnic vyskytuje uvnitř hnízda se nemohou dělnice nechat nahřívat sluneční energií (Martin 1980b). Pádým argumentem proti přeceňování vlivu slunění je Rosengrenovo et al. (1987) pozorování vzrůstu vnitřní teploty hnízd v době, kdy byla hnízda pokryta sněhem a žádní mravenci se na jejich povrchu nevyskytovali.



Obr. 2: Slunění mravenců na hnízdní kupě. Rodlen, jaro 2003.

## (2) Metabolické teplo produkované mravenci

Řada autorů (Coenen-Stasss et al. 1980, Martin & Maavara 1985, Horstmann & Schmid 1986, Rosengren et al. 1987, Bauschabach 1997) se domnívá, že u sociálního hmyzu může být generátorem tepla v hnízdě metabolismus tisíců dělnic. Populace průměrně velkého hnízda čítá 110 000 jedinců, jejichž hmotnost se rovná přibližně 1,1 kg (Lamprecht 2003). Horstmann a Schmid (1986) spočítali, že v 1 litru tepelného jádra se nachází přibližně 8 000 kukel a 2 000 dospělých dělnic, což odpovídá 8 % jeho objemu. Lamprecht (2003) připouští vliv mravenčího metabolismu na teplotu v hnízdech. Nicméně dospělí mravenci podle něho produkují pouze přibližně 15 % celkové tepelné produkce hnízda a kukly méně než 0,01 %. Naproti tomu Rosengren & Gallé (2003 – osobní sdělení) se shodují na faktu, že přítomnost kukel umístěných vedle sebe zdatelně zvyšuje teplotu dané části hnízda a to dvěma způsoby:

metabolickým teplem kukel a teplem dělnic starajících se o kukly. Rovněž podle výzkumů Martina (1983) obvykle znamená přesun kukel i přesun zdroje tepla. Rosengren et al. (1987) popisuje zvýšení teploty hnízd během snížení venkovní teploty a naopak. Tento jev může být vysvětlen vyšší přítomností dělnic v hnízdě při poklesu okolní teploty a následným zvyšováním teploty způsobeným jejich metabolismem. Martin (1985) naměřil zvýšení únorové teploty na hodnoty přesahující letní. Nezvykle vysokou teplotu hnízda připisuje právě vlivu metabolismu. Zvýšení metabolismu bylo podle něho dosaženo využitím sacharidů nacházejících se v hemolymfě při současně nízké pohybové aktivitě dělnic (Martin & Maavara 1985). Naproti tomu Gallé (1973) se domnívá, že mravenci neovlivňují vývoj teploty jinak než budováním hnízda. Ke stejnému závěru došel i Banschbach et al. (1997) zkoumajíce hnízda mravence *Myrmica punctiventris*. Brandt (1980) poukazuje na nepravděpodobnost metabolismu mravenců jakožto důležitého zdroje tepla v malých hnízdech. Podobně i Coenen-Stass et al. (1980) se domnívá, že zejména v jarním období při nástupu tepelného jádra hnízda je metabolismus mravenců nedostačující. Naopak Martin & Maavara (1985) dokázali, že s růstem početnosti hnízdního roje klesá závislost hnízda na okolní teplotě. Hnízda uměle zahřívána měla stejný chod teplot jako hnízda se silným rojem. Coenen-Stass et al. (1980) se přiklání k názoru, že metabolismus mravenců může být signifikantním tepelným zdrojem, ale pouze když se shromažďují na jednom místě. Podle Martina (1980b, 1983) může být metabolismus mravenců významným zdrojem tepla zejména při jarním nástupu tepelného jádra. Podmínkou však je tělní teplota mravenců vyšší než 10 °C, protože při nižších teplotách nedochází k přeměně tuků spojené s uvolňováním tepla. Podle Martina (1980b) se sluncem prohřátí mravenci obvykle večer vrací do hnízd, soustřeďují se kolem jejich středu a neustále se mírně pohybují, čímž podstatně zvyšují teplotu hnízda. V tepelném jádře mravenci aktivují do té doby inaktivní zásobní dělnice, pomocí nichž udržují jeho teplotu. Zásobní mravenci mají 3-4 krát více tuků a ve středně a velkých rojích jsou schopni najednou rozehrávat vystydlé kupy (Martin 1983, Martin & Maavara 1985). Větší přeměna látek souvisí s větší svalovou aktivitou. Zásobní látky se mění v pohybovou a samozřejmě i tepelnou energii. Prohřátí mravenci se snaží dostat k tepelnému jádru a vytěsňují ostatní mravence do okrajových částí hnízda. Vytěsnění mravenci se snaží dostat zpět k jádru atd. Díky tomuto neustálému pohybu, při kterém pracují svaly s vysokou rychlostí oxidací, dochází ke zvyšování teploty (Martin 1980b).

### (3) Teplo vznikající rozkladem organického materiálu

Mezi teplotou a vlhkostí hnízdní kupy existuje úzký vztah. Celkové teplo vystupující z hnízda se pohybuje mezi 9-17 W (Lamprecht 2003) což převyšuje produkci tepla mravenci, jež produkují 2-8 W (Horstmann 1990). Lamprecht (2003) uvádí teoretickou možnost vzrůstu teploty vlivem samozahřívacích procesů hnízdního materiálu až na 80 °C. Až 85 % tepla vystupujícího z hnízda je podle něho produkováno rozkladem hnízdního materiálu. To je umožněno bohatým substrátem a intenzivní mikrobiální aktivitou v tepelném jádře. Důležitou vlastností, podporující rozklad materiálu mikroorganismy, je rychlost akumulace vody a velikost povrchu daného materiálu vůči jeho objemu, ten ovlivňuje výpar a tedy i množství vody obsažené v materiálu (Boddy 1983). Rychlou mineralizaci organických látek v hnízdech mravenců popisují i další autoři (Frouz et. al. 1997, Dauber & Wolters 2000). Tepelná produkce dostatečně zabezpečuje příhodnou teplotu i v případě dramatického snížení radiace a evaporace (Lamprecht 2003). Tomu nasvědčuje i nocování dělnic během léta vně hnízda, pozorované Rosengerem (1987). Mikrobiální aktivita je větší v hnízdech mravenců živících se po celou sezónu živočišnou stravou (Dauber & Wolters 2000). Frouz (1996) poukazuje na skutečnost, že hnízda, která využívají jako zdroj tepla metabolismus mikrobů, dosahují nižších průměrných teplot. Naproti tomu u termitů Korb & Linsenmair (2000) popírají významný vliv aktivity mikroorganismů na teplotu hnízda. Podle jejich výzkumů aktivita termitů a hub způsobila vzrůst teploty o pouhé 3 °C. Domnívám se, že mezi metabolickou aktivitou v hnízdech lesních mravenců a termitů může být značný rozdíl způsobený rozdílným materiálem použitým na stavbu hnízd.

Mikrobiální metabolismus je z velké části aerobní, proto musí být vnitřek hnízda dostatečně zásobený kyslíkem (Coenen-Stass et al. 1980). Kleineidam & Roces (2000) zjistili velmi dobrou ventilaci hnízd mravenců *Atta vollenweideri*, zajišťovanou pohybem vzduchu v okolí hnízd. U zastíněných hnízd byla takto indukovaná ventilace účinnější. Podle týchž autorů koncentrace CO<sub>2</sub> prudce stoupá během deštivého počasí, kdy jsou uzavírány otvory ve hnízdě. V zimě, když mravenci zalezou do podzemních částí a kupa sesedne, sníží se i populace mikrobiální flóry. Navíc je metabolická aktivita utlumena nižší teplotou uvnitř hnízda v tomto období. Na jaře stavební aktivita mravenců roste, díky čemuž jsou části čerstvých rostlin přimíchávány do starého hnízdního materiálu a mikrobiální metabolismus vzrůstá (Coenen-Stass et al. 1980). S tímto vysvětlením však nesouhlasí Rosengren et al. (1987), který vypožoroval vzrůst teploty v hnízdních kupách ještě před roztátím sněhu, tedy v době, kdy nebyl do hnízda zabudováván čerstvý materiál a mikrobiální metabolismus nemohl být iniciován vyšší teplotou vně hnízda. Podle Zahna (Zahn 1958 in Frouz 2000) je možné, že

iniciace mikrobiální produkce tepla zvýšenou teplotou v hnízdě může být způsobena i metabolickou aktivitou mravenců nebo jejich sluněním.

### Vlhkost v hnízdech

Mezi zdroje vody v hnízdech lesních mravenců patří kondenzace páry, déšť, mlha a metabolická voda mravenců (Frouz 2000). Vlhkost hnízda závisí na početnosti rojů, materiálu z něhož jsou hnízda postavena a na mikroklimatických podmínkách dané lokality (Martin 1980b). Vyšší obsah vody v mravenčích hnízdech způsobuje vyšší tepelnou konduktivitu hnízdního materiálu a tedy nižší izolační schopnost hnízd (Frouz 1996). Martin (1980b) tvrdí, že vlhký hnízdní vzduch a materiál s velkou tepelnou vodivostí zabraňují kolísání teploty ve středu kupy. Pravděpodobnější vysvětlení stabilnější teploty ve více zvlhčených hnízdech je Frouzem (1996) popsána mikrobiální tepelná produkce. Regulace teploty a vlhkosti probíhá zároveň (Horstmann & Schmid 1986). Dokladem může být Martinovo (1980b) pozorování snížení vzdušné vlhkosti hnízda z 90-95 % na 85 % při vzrůstu teploty z 25 na 32-34 °C. Tentýž autor se domnívá, že při setkání teplého vnitřního a studeného vnějšího vzduchu se zvyšuje jeho vlhkost. V nočních hodinách dochází při poklesu teploty na 8 °C ke kondenzaci vody, její evaporace nastává po začátku slunečního záření (Maavara 1985, Brandt 1980). Frouz (1996) poukazuje na fakt, že stabilní vlhkost udržovaná po dobu hnízdní aktivity dokazuje, že hnízdní vlhkost může být mravenci kontrolována. Vzhledem k rozdílnému množství vody v hnízdním materiálu rozlišuje hnízda suchá a vlhká. Termoregulace suchých hnízd je založena na metabolické aktivitě mravenců, izolační schopnosti hnízdního materiálu a slunečním záření. Tento způsob termoregulace je u mravenců *F. polyctena* častější. Termoregulace vlhkých hnízd je založená na mravenčí a mikrobiální tepelné metabolické produkci (Frouz 2000). Ke kompenzaci špatných izolačních vlastností vlhkého hnízdního materiálu stavějí mravenci hnízda rozlehlejší, navíc s rostoucí vlhkostí roste mikrobiální produkce tepla. Vlhkost hnízdního materiálu je vyšší během periody mravenčí aktivity (Frouz 1996). Vlhkost v hnízdech může také kladně působit na rozvoj parazitických plísní, jež mohou zapříčinit zánik hnízda (Gosswald 1989a). Dařourek (1998a) se domnívá, že vlhkost hnízd může být jedním ze základních faktorů pro zarůstání a přežívání hnízd.





Obr. 3: Povadlá vegetace rostoucí na hnízdě. Rodlen, červen 2003.

### Ovlivnění hnízd vegetací

Podle Horáčka (2001) zarůstání hnízda vegetací může záviset na vlastnostech stanoviště, zejména na dostatku půdní vláhy, osvětlení a umístění hnízda, na teplotě v hnízdech. Nejvíce zarostlá bývají hnízda na pasekách a ostatních světlinách. Hnízda v hustých porostech do 50 let věku bývají nezarostlá díky nedostatku světla. Ten neumožňuje růst bylinného patra, navíc nedochází ani k intenzivní humifikaci a mineralizaci opadu (Horáček 2000). Vegetace na hnízdech je ovlivňována nejen biotickými faktory, ale např. i stavbou a úpravami hnízda, při nichž je přeneseno velké množství rostlinného materiálu, zejména jehličí (Culver & Beathir 1983). Do hnízda jsou donášena semena rostlin, jež jsou používána jako potrava nebo ke stavbě hnízda. Většina nemyrmekochorních druhů však v hnízdech nevyklíčí z důvodu nevhodných klimatických podmínek (Gorb et al. 1997, Gorb & Gorb 1999). Mravenčí hnízda se totiž od svého okolí odlišují vyšší povrchovou teplotou, nižší dostupnou vlhkostí, zastoupením jednotlivých prvků a dalšími fyzikálními i chemickými podmínkami (Culver & Beathir 1983, Gorb et al. 2000). Pokud se přesto podaří rostlinám na hnízdech vyrůst, jsou podle Gorba & Gorba (1999) poškozovány okusováním kořínků. Karhu & Neuvonen (1998)



poukazují na fakt, že mravenci ovlivňují růst rostlin na hnízdech a v jejich okolí i pozitivně. Mnoho herbivorů se totiž vyhýbá kontaktu s mravenci. Navíc Bonte et al. (2003) poukazují na fakt, že stavbou hnízd stimuluje mravenci klíčení vybraných druhů rostlin.

Zárůst hnízda silně ovlivňuje dopad slunečního záření na povrch kupy. U mravenišť se 100% zárůstem může celková ztráta světelného záření dopadající na povrch kupy oproti záření dopadajícího na vegetaci rostoucí na kupě činit až 63 % (Horáček 2000). Na lokalitě Rodlen je prokazatelný vliv zarůstání na přežívání hnízd. Zarůstání v jednotlivých letech se liší. V nižších třídách zarůstání existuje vysoká pravděpodobnost přežití, při větším zarůstání je již pravděpodobnost přežívání hnízd nízká (Dad'ourek 1998a).

## POPIS LOKALITY

### Geografická charakteristika území

Lokalita Rodlen se nachází v Olomouckém kraji mezi obcemi Lechovice a Vlčice asi 2 km západoseverozápadně od obce Loštice (49°43'44" s.š, 16°55'44" v.d). Administrativně spadá do katastrálního území obce Lechovice (Šafář et al. 2003). Od roku 1999 je lokalita Rodlen zařazena mezi zvláště chráněná území v kategorii přírodní památka. Cílovým druhem ochrany jsou mravenci *Formica polyctena* (Nařízení Okresního úřadu Šumperk č. 25/1999 o vyhlášení přírodní památky Rodlen).

Geologicky území náleží k zábřežskému krystaliniku. Jedná se o vrchovinu spadající do flyšové formace devonského a spodnokarbonského stáří. Podloží je tvořeno mozaikou drob a drobových slepenců s ostrůvky kladeckých břidlic bouzovského souvrství a neogenních sedimentů. Převládají kambizemě a oligobazické půdy z přemístěných zvětralin (Demek 1971, Chlupáč et al. 2002).

Geomorfologicky se jedná o nepříliš členité území, tvořené plošinami holoroviny a mírnými svahy exponovanými převážně k západu, méně k severozápadu a jihozápadu. Na jihovýchodním okraji se terén prudce svažuje do údolí Třebůvky (Šafář 2003). Lokalita se nachází v Bouzovské vrchovině, jež je součástí Zábřežské vrchoviny (Demek et al. 1965). Nadmořská výška se pohybuje v rozmezí 300-350 m n. m. (Šafář 2003).

Na lokalitě se nevyskytuje žádný vodní tok. Celá oblast spadá do povodí Třebůvky, která je pravostranným přítokem Moravy.

Lokalita se nachází v mírně teplé klimatické oblasti (Quitt 1975). Na lokalitě Rodlen ani v její bezprostřední blízkosti se nenachází žádná meteorologická stanice. Průměrná denní teplota vzduchu (měřena na stanici Šumperk) za období let 1901 – 1950 odpovídá 7,7 °C. Průměrný roční úhrn srážek (měřeno na stanici Zábřeh) za období 1901 – 1950 činil 696 mm (Briedoň et al. 1961). Tabulka č. 1 ukazuje nezvykle nízké množství srážek spadlých v roce 2003 a to jak ve srovnání s předcházejícím rokem tak i s dlouhodobým průměrem. Podobně z tabulky č. 2 lze vyčíst oproti dlouhodobému průměru neobvykle vysokou teplotu vzduchu v měsících květnu, červnu a červenci.

Tab. 1: Měsíční srážkový úhrn (mm) na stanici Olomouc.

<i>rok</i>	<i>květen</i>	<i>červen</i>	<i>červenec</i>	<i>srpen</i>	<i>září</i>
2003	86,8	4,9	95,8	23,3	25,1
2002	54,9	94,4	50,3	94,9	43,5
1961-90	73,3	78,4	76,4	68,8	44,5

Tab. 2: Průměrné měsíční teploty (°C) na stanici Olomouc.

<i>rok</i>	<i>červen</i>	<i>červenec</i>	<i>srpen</i>	<i>září</i>
2003	21,1	20,1	21,5	14,6
2002	18,7	21,0	20,5	13,4
1961-90	17,1	18,6	18,0	14,3

## Charakteristika biotopu

Většina lokality je pokryta lesními porosty ve věku osmdesáti až devadesáti let. Pouze v severní části se střídají porosty v mýtním věku s porosty jedno až dvacetiletými a porosty dvacetiletými až čtyřicetiletými. V porostech převažují jehličnany s převahou smrku ztepilého (*Picea abies*), s příměsí borovice lesní (*Pinus silvestris*), modřínu opadavého (*Larix decidua*), jedle bělokoré (*Abies alba*) a dubu zimního (*Quercus petraea*) (Daďourek & Havlíček 1999). Obnova porostů probíhá holosečně s předsunutými násečnými prvky (kotlíky) a prosvětlováním vzniklých porostních okrajů, obnovní doba je dle typu současných porostů stanovena na 30-50 let. Obnovní prvky jsou orientovány tak, aby umožňovaly jednotlivým dílčím populacím mravenců komunikaci. Současně se vytváří komunikační prvky za účelem stimulace šíření hnízd mravenců do okolních porostů (Daďourek & Havlíček 1999, Eichler 2003 – osobní sdělení).

Při inventarizaci v srpnu 1995 bylo na území přírodní památky Rodlen nalezeno přibližně 800 hnízd s průměrem větším než 10 cm, z toho 678 hnízd bylo přeměřeno. Průměrná velikosti hnízda je ve srovnání s ostatními lokalitami nízká. Hustota stabilních hnízd (s průměrem nad 90 cm) se pohybuje mezi 4 až 5 hnízdy na ha, což je dostatečný počet. Vysoký čistý objem hnízdního materiálu (tj. objem hnízd na jednotku plochy osídlené mravenci) společně s vysokou hustotou hnízd ukazují na nadměrný růst populace. Okolní prostředí však již mravencům neumožňuje další šíření, čímž dochází k přehušťování a následné sílicí potravní kompetici (Daďourek & Havlíček 1999). Z potenciálních konkurentů se na lokalitě nachází druhy *Formica sanguinea*, *Camponotus ligniperda* a *C. herculeanus* (Daďourek 1998a).

Na lokalitě Rodlen se nachází v jehličnatých porostech 74 % hnízd, zbylá hnízda se vyskytují v porostech smíšených nebo listnatých. Většina hnízd se nachází uvnitř porostů. Mladá hnízda se častěji vyskytují na mýtinách a jejich okrajích. Nejčastěji se vyskytují v nejmladších porostech (Daďourek 1998a). Z celkového počtu hnízd mělo v letech 1995 – 1997 zarostlou nejméně 1/5 povrchu kupy 30 % hnízd (Daďourek 1998a).



Obr. 4: Hnízdo č. 575 před vysekáním vegetace.

## **METODIKA**

Na lokalitě byla zmapována všechna hnízda, jejichž kupa byla nejméně z 20 % zarostlá vegetací. Většina těchto hnízd se nacházela na mýtinách, světlinách, okrajích cest a lesních průseků nebo v jejich okolí. Náhodným výběrem bylo vybráno 11 pokusných a 10 kontrolních hnízd. U všech pokusných hnízd byl 5. června po 18. hodině (tj. po prvních 12 měřeních teploty) proveden zásah spočívající v odstranění veškeré vegetace vyskytující se na hnízdních kupách a v jejich bezprostředním okolí.

### **Měřené charakteristiky hnízd**

*Teplota v hnízdech* – byla měřena pomocí odporových čidel. Oproti klasickým rtuťovým teploměrům se vyznačují vyšší rychlostí ustálení teploty, nižším narušením hnízda a možností měřit vždy v jednom bodě hnízda. Přístroj sestává ze dvou volně oddělitelných částí: tenké sondy, která zůstává trvale instalována v hnízdě, a vlastního měřicího přístroje (Daďourek 1998b). Měření probíhalo periodicky v 0, 6, 12 a 18 hodin v měsících červnu, červenci, srpnu a září, tedy v době kdy již vegetace má možný vliv na teplotu uvnitř hnízd. Konkrétně se měření uskutečnila ve dnech 3.-8. června, 3.-5. července., 2.-4. srpna. a 1.-3. září.

*Vlhkost v hnízdech* – byla měřena gravimetricky. V každém měsíci měření (červen, červenec, srpen, září) pouze jednou. Po skončení posledního měření teploty, tj. přibližně v 19. hodin, byl z každého hnízda z oblasti jeho tepelného jádra odebrán vzorek hnízdního materiálu k jeho gravimetrickému zpracování. Z rukou odebraného vzorku byly co nejrychleji odstraněni všichni mravenci a jejich vývojová stádia. Poté byl uložen do uzavíratelného polyethylenového sáčku. Následujícího dne ráno byl vzorek zpracováván v laboratořích Katedry ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci. Vzorky byly sušeny při teplotě 110 °C po dobu 24 hod. Odběr vzorků hnízdního materiálu byl povolen výjimkou č. OŽPZ – 4312/5524/03- Ht. ze zákona č. 114/1992 Sb., vydanou Krajským úřadem Olomouckého kraje.

*Aktivita dělnic zjišťovaná odhadem* – stanovuje se odhadem odchylky hustoty dělnic na povrchu kupy oproti průměru, který byl stanoven jako 100 %. Přesnost odhadu je 20 %.

*Aktivita dělnic zjišťovaná pomocí přechodu přes linii* – zaznamenává se přechod dělnic překračujících barevně označenou linii na pruhu papíru umístěném u hnízda. Délka měření byla 1 minuta.

*Expozice* – binominální proměnná nabývající hodnoty jedna v případě, že na hnízdo dopadlo nejvíce světla z jihovýchodní, jižní nebo jihozápadní strany.

*Podrost* – orientační kvalitativní určení skladby podrostu na hnízdě a v jeho těsném okolí.

*Poškození hnízda* – odhad dělnicemi neosídleného objemu hnízda. Udává se v procentech a to pouze u hnízd neosídlených nejméně z 20 %. Přesnost odhadu je 10 %.

*Průměr kupy* – měří se průměr základny v místech, kde se kupa dotýká terénu. Zemní val se do průměru kupy nezapočítává. Přesnost měření 5 cm.

*Výška kupy* – měří se od povrchu okolního terénu. V případě hnízd umístěných na svahu nebo hnízd s nepravidelným tvarem se při zjišťování výšky kupy se měří vzdálenost dvou vodorovných rovin, z nichž jedna prochází středem základny a druhá vrcholem hnízda. Přesnost měření 5 cm.

*Zarůstání podrostem* – odhadem se stanovuje procento povrchu hnízda zarostlého hnízdem. Přesnost odhadu je 10 %.

*Zástin* – binominální proměnná nabývající hodnoty jedna, pokud se hnízdo nachází na světelně nepříznivé lokalitě. Zjišťuje se odhadem.

Výsledky měření jednotlivých charakteristik jsou uvedeny v příloze č. 1. Na každém hnízdě jsem provedl 60 měření teploty a 4 odběry materiálu ke zjištění vlhkosti. Celkově jsem získal 1260 údajů o teplotě a 84 údajů o vlhkosti.

## **Statistická analýza dat**

Data jsem analyzoval metodami mnohorozměrných ordinačních technik (metody přímé gradientové analýzy). Ordinační techniky umožňují vizualizovat jinak „skryté“ závislosti v datech a současně umožňují testovat hypotézy se vztahem k závislým proměnným a charakteristikám proměnných prostředí. Pro zmíněné ordinace jsem použil programového balíku CANOCO for Windows 4.5<sup>©</sup> (Ter Braak & Šmilauer 1998). Pro testování významnosti vztahů mezi tzv. „druhovými daty“ a faktory prostředí jsem použil Monte-Carlo permutačního testu (o 5 000 permutacích).

Vlastní postup analýzy byl následující. Nejprve jsem prostřednictvím DCA (*detrended correspondence analysis*) stanovil délku gradientu v „druhových datech“. Gradient byl krátký (0,355), tudíž jsem v dalším kroku zvolil přímou kanonickou metodu RDA (*redundancy analysis*) s lineární odezvou v druhových datech. V analýze jsem kladl důraz na korelace mezi druhovými daty, druhová skóre byla dělena jejich standardními odchylkami a byla

centrována. Druhová data jsem logaritmicky transformoval. Skóre vzorku jsem necentroval podle druhů (viz Ter Braak & Šmilauer 1998). Jako kovariátu jsem při analýzách použil *den*, počítaný od prvního dne měření.

Součástí analýz byla rovněž tvorba regresních modelů. Vzhledem k tomu, že v proměnných vystupuje čas a odezvu na tomto parametru nelze apriori považovat za lineární, použil jsem pro analýzu zobecněných aditivních modelů (GAM – *Generalized Additive Models*). Faktory prostředí a odezvu na úrovni druhových dat jsem modeloval rovněž v programovém balíku CANOCO, konkrétně v programu CanoDraw for Windows 4.0<sup>©</sup>. Modely vychází z Poissonovské distribuce.

Během analýz jsem postupoval podle poznatků získaných z následující literatury: Ter Braak & Šmilauer 1998, Lepš & Šmilauer 2000, Herben & Münzbergová 2001.

Vzhledem k tomu, že v terénu měřené údaje *výška kupy* a *průměr kupy* byly spolu z více než 60 % korelovány, zahrnul jsem je do jedné proměnné *velikost hnízda*. Ta byla spočítána jako PC1 z původně měřených rozměrů hnízd. Výpočet byl proveden v programu JMP 3.2.

## VÝSLEDKY

Význam jednotlivých prediktorů a jejich průkaznost, zjišťovaných pomocí RDA v programu CANOCO, jsou znázorněny v tabulce č. 1. Variabilita vysvětlená 1. kanonickou osou je 16,6 %, oběma kanonickými osami se rovná 20,1 %. Všechny osy přispívají k vysvětlení variability z 98,3 %. Celý model byl statisticky významný na hranici signifikance (Monte-Carlo permutační test, 5000 permutací,  $F = 4,04$ ,  $p = 0,0304$ ). Korelace os s jednotlivými faktory prostředí jsou uvedeny v tabulce č. 4.

Tab. 3: Sumární přehled vysvětlené variability hlavních os RDA modelu.

<i>osa</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
Variabilita vysvětlená danou osou (Eigenvalues)	0,166	0,023	0,012	0,001
Korelace závislých a nezávislých proměnných (Species-environment correlations)	0,504	0,342	0,365	0,117
Celkové procento variability vysvětlené závislými proměnnými (Cumulative percentage variance of species data)	16,9	19,2	20,4	20,4
Celkové procento variability vysvětlené závislými i nezávislými proměnnými (of species-environment relation)	82,6	93,9	99,7	100,0

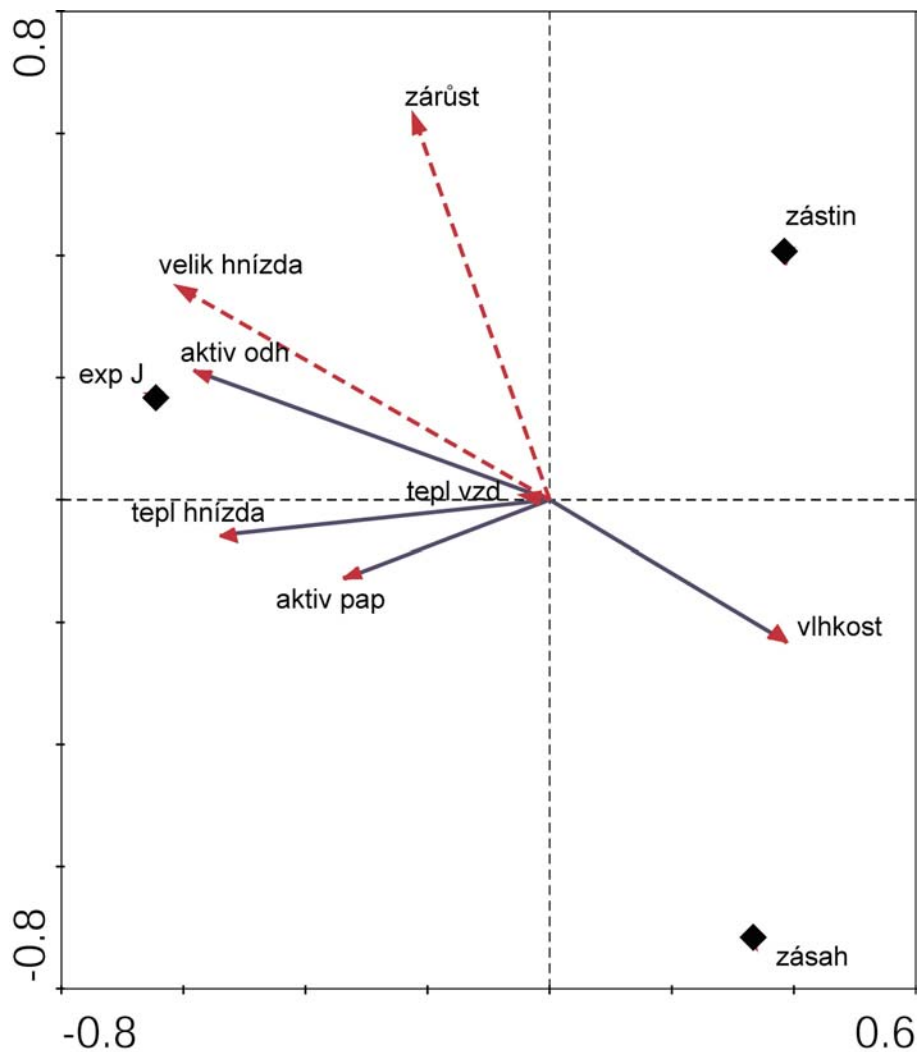
Tab. 4: Výsledky RDA analýzy šesti nezávislých faktorů prostředí.

<i>nezávislá proměnná</i>	<i>1. osa</i>	<i>2. osa</i>	<i>3. osa</i>	<i>4. osa</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>I. F.*</i>
<i>expozice J</i>	-0,3334	0,0596	0,0687	-0,0203	102,14	<0,01	1,5047
<i>velikost hnízda</i>	-0,3065	0,1192	-0,1497	0,0047	102,43	<0,01	1,1729
<i>zástin</i>	0,0047	0,1407	-0,2704	-0,0209	45,32	<0,01	1,3055
<i>zásah</i>	0,1707	-0,2514	-0,1794	0,0202	39,11	<0,01	2,6611
<i>zárůst</i>	-0,1156	0,2215	0,1773	0,0601	4,04	0,03	2,3434
<i>teplota vzduchu</i>	-0,0223	0,0025	0,1424	-0,0218	3,37	0,05	1,0094

\* *I.F.* – *inflation factor*

Z ordinačního diagramu lze vyčíst pozitivní závislost *teploty hnízda* na jeho *velikosti* a *jižní expozici*. Negativní vliv na *teplotu hnízda* má *zástin*. *Vlhkost hnízda* je pozitivně nejvíce ovlivněna *zásahem* a *zástinem*. Naopak negativně závislá je na velikosti hnízda a jeho jižní expozici. *Aktivita dělnic zjišťovaná odhadem* je, stejně jako *velikost hnízda*, silně pozitivně závislá na *velikosti hnízda* a jeho *jižní expozici*. Z výsledků vyplývá, že prediktory vysvětlujícími největší část variability jsou *jižní expozice* a *velikost hnízda*. Naopak *teplota vzduchu* a *zárůst* mají vliv zanedbatelný. *Zásah*, o který šlo ve výzkumu především, rovněž vysvětluje dostatečné množství variability.





Obr. 5: Ordinační diagram znázorňující korelace závislých (*druhových*) a nezávislých (*environmentálních*) faktorů prostředí. Kanonické osy vysvětlují 20,1 % variability. Aktivita – odhad (*aktiv odh*), aktivita – papír (*aktiv pap*), expozice jih (*exp J*), teplota hnízda (*tepl hnízda*), teplota vzduchu (*tepl vzd*), velikost hnízda (*velik hnízda*).

Pomocí generalizovaných aditivních modelů (GAM) jsem vyjádřil vliv a významnost sledovaných faktorů (*čas*, *velikost hnízda*, *teplota hnízda*, *zárůst hnízda*, *zástín*) na jednotlivé závislé proměnné (*aktivita dělnic*, *teplota* a *vlhkost hnízda*). Výsledky jsou zapsány v tabulce č. 5. Průběh jednotlivých významných závislostí modelují níže uvedené grafy 6-13.

Tab. 5: Variabilita závislých proměnných vysvětlená jednotlivými prediktory.

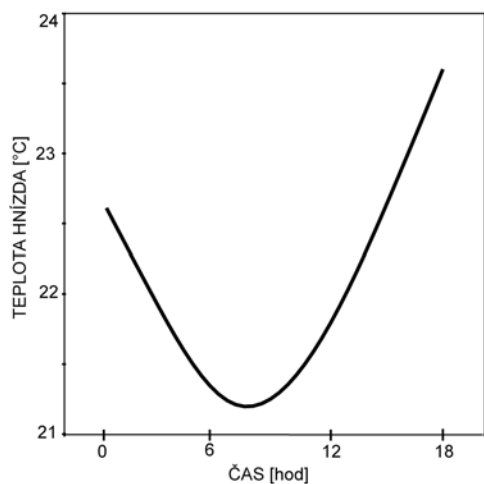
<b>prediktor</b>	<b>Závislá proměnná</b>	<b><math>\Delta D</math></b>	<b>F</b>	<b>P</b>	<b>AIC</b>
<i>čas</i>	<i>aktivita-odhad</i>	-	-	-	-
<i>čas</i>	<i>aktivita-papir</i>	-	-	-	-
<i>čas</i>	<i>teplota hnízda</i>	1331,44	15,34	<0,01	1337,855
<i>čas</i>	<i>vlhkost</i>	-	-	-	-
<i>velikost hnízda</i>	<i>aktivita-odhad</i>	6233,13	182,78	<0,01	6258,999
<i>velikost hnízda</i>	<i>aktivita-papir</i>	11737,92	35,15	<0,01	1,18e+004
<i>velikost hnízda</i>	<i>teplota hnízda</i>	1266,40	48,07	<0,01	1272,512
<i>velikost hnízda</i>	<i>vlhkost</i>	1301,27	76,24	<0,01	1307,874
<i>teplota vzduchu</i>	<i>aktivita-odhad</i>	-	-	-	-
<i>teplota vzduchu</i>	<i>aktivita-papir</i>	-	-	-	-
<i>teplota vzduchu</i>	<i>teplota hnízda</i>	1305,45	28,00	<0,01	1311,738
<i>teplota vzduchu</i>	<i>vlhkost</i>	-	-	-	-
<i>zárůst</i>	<i>aktivita-odhad</i>	7397,54	43,13	<0,01	7426,114
<i>zárůst</i>	<i>aktivita-papir</i>	12369,04	32,07	<0,01	1,18e+004
<i>zárůst</i>	<i>teplota hnízda</i>	1231,72	66,42	<0,01	1237,699
<i>zárůst</i>	<i>vlhkost</i>	1366,19	43,88	<0,01	1373,218

Zobecněné aditivní modely (GAM), Poissonova distribuce, DF=1257, - závislosti, které nebylo možno spočítat kvůli nedostatku dat

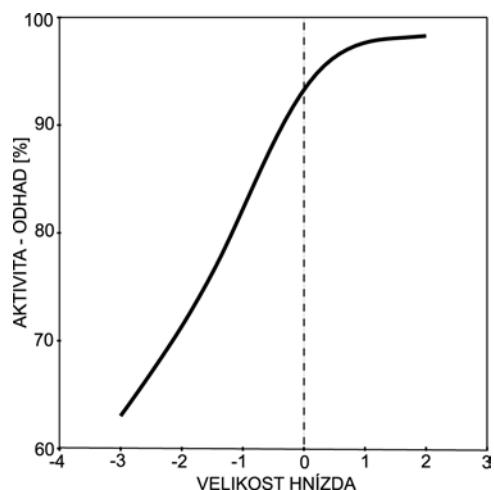
Z tabulky a grafů jednotlivých GAM lze vyčíst následující údaje. *Čas* vysvětluje nejméně variability v *teplotě hnízda*. Závislost teploty na čase vykazuje zcela nelineární charakter. Nejnižší teplota v hnízdě je ráno, poté stoupá a nejvyšší je ve večerních hodinách (Obr. 6). S rostoucím *zárůstem* roste také *teplota uvnitř hnízda* (Obr. 13), *zárůst* vysvětluje nejvyšší množství variability v teplotě hnízda (F= 66,42). S rostoucí *velikostí hnízda* roste zpočátku i jeho *teplota*. U největších hnízd, ale dochází k následnému poklesu teploty (Obr. 9). S rostoucí *teplotou vzduchu* roste i *teplota hnízd* (Obr. 8). Avšak množství variability vysvětlené teplotou vzduchu je nízké. *Vlhkost hnízda* je nejvíce ovlivňována jeho *velikostí*. S rostoucí velikostí vlhkost hnízdního materiálu zdatelně klesá (Obr. 10). I vliv *zárůstu* na *vlhkost hnízda* je dostatečně průkazný. *Aktivita zjišťovaná odhadem* se zvětšujícím se *zárůstem* téměř lineárně stoupá (Obr. 11). Naopak *aktivita zjišťovaná pomocí přechodu přes papír* se vzrůstajícím *zárůstem* klesá. *Velikost hnízda* je nejprůkaznějším faktorem

vysvětlujícím *aktivitu dělnic zjišťovanou odhadem*. S jeho rostoucí velikostí se zvyšuje i aktivita dělnic (Obr. 7). Její růst se zastavuje až na největších hnízdech.

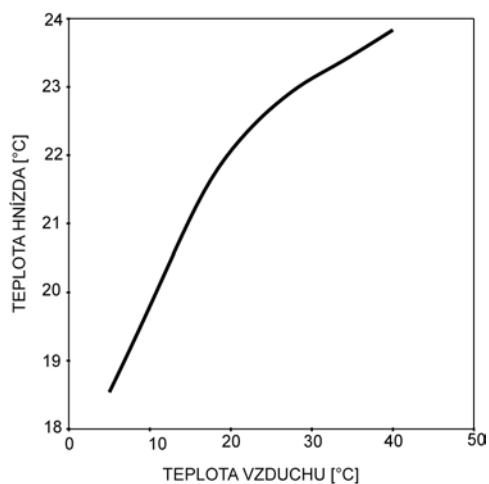
Vliv jednotlivých faktorů na aktivitu se značně liší podle metodiky jejího zjišťování. Za objektivnější považují určení aktivity odhadem, protože u hnízd, jejichž okolí je zarostlé vegetací, nelze umístit papír na zem, což omezuje pohyb dělnic po papíru.



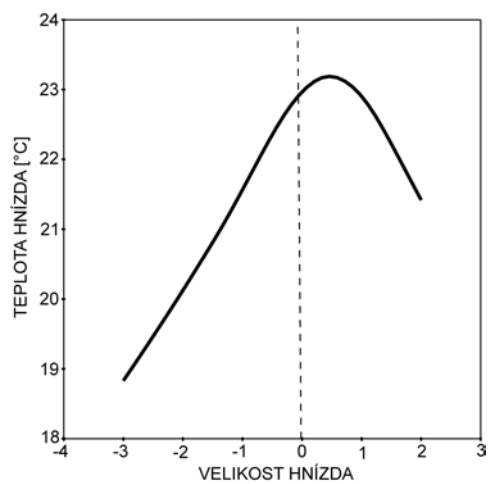
Obr. 6: GAM závislosti teploty hnízda na čase.



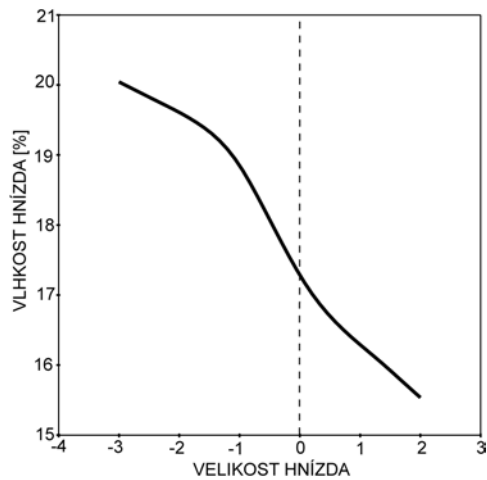
Obr. 7: GAM závislosti aktivity mravenců zjišťované odhadem a velikosti hnízda.



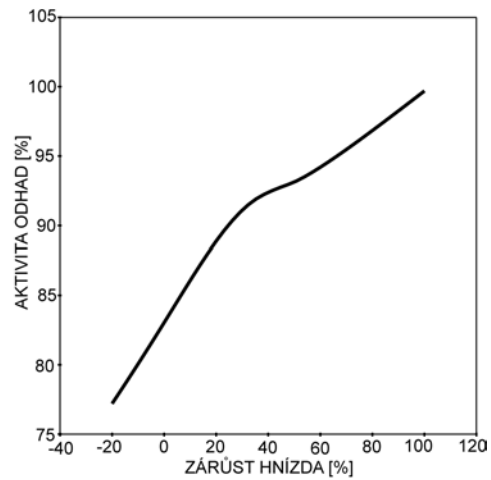
Obr. 8: GAM závislosti teploty hnízda na teplotě vzduchu.



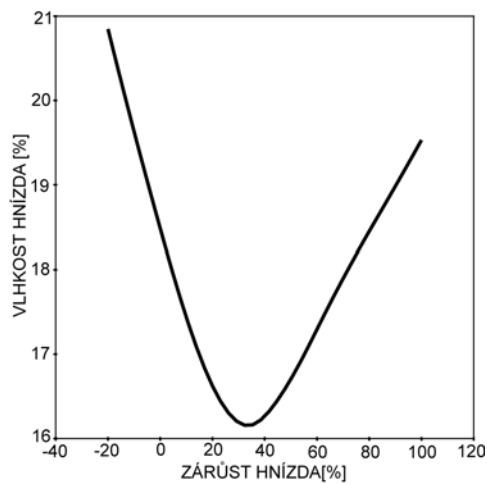
Obr. 9: GAM závislosti teploty hnízda na jeho velikosti.



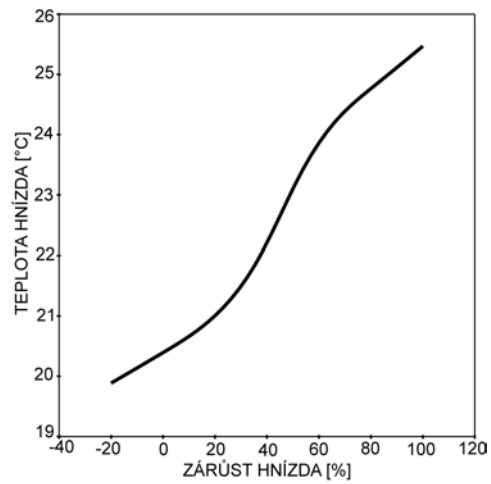
Obr. 10: GAM závislosti vlhkosti hnízda a velikosti hnízda.



Obr. 11: GAM závislosti aktivity dělnic, zjišťované odhadem, na zárůstu hnízda.



Obr. 12: GAM závislosti vlhkosti hnízda a jeho zárůstu.



Obr. 13: GAM závislosti teploty hnízda a jeho zárůstu.

Na hnízdních kupách a v jejich bezprostředním okolí rostly bika hajní (*Luzula nemorosa*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), dub letní (*Quercus robur*), habr obecný (*Carpinus betulus*), jedle bělokorá (*Abies alba*), jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), kerblík lesní (*Anthriscus silvestris*), kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*), ostružina (*Rubus* ssp.), netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora*), ptačinec velkokvětý (*Stellaria holostea*), silenka níčí (*Silene nutans*), smrk ztepilý (*Picea abies*), strdivka níčí (*Melica nutans*), svízel přítula (*Galium aparine*), svízel syřišřový (*Galium verum*), třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*) a vlaštovičnick větší (*Chelidonium majus*).

Tab. 6: zobrazující denní chod teploty v jednotlivých hnízdech a faktory jež by ho mohly ovlivňovat.  $T_{max}$  – čas měření, při kterém byla zaznamenána nejvyšší teplota.  $T_2_{max}$  – čas měření ve kterém byla zaznamenána druhá nejvyšší teplota.  $T_{min}$  – čas měření, kdy byla zaznamenána nejnižší teplota,  $NT_{max}$  – nejvyšší naměřená teplota,  $NT_{min}$  – nejnižší naměřená teplota,  $vlhk. max$  – maximální naměřená vlhkost hnízda,  $vlhk. min$  – minimální naměřená vlhkost v hnízdě,  $prům. kupy$  – průměr kupy. V případě, že jsou u časů uvedeny dvě hodnoty, dosahovala teplota svého maxima v různých dnech v jednom z uvedených časů.

Číslo hnízda	$T_{max}$ (hod)	$T_2_{max}$ (hod)	$T_{min}$ (hod)	$NT_{max}$ (°C)	$NT_{min}$ (°C)	$vlhk. max$ (%)	$vlhk. min$ (%)	výška kupy (cm)	prům. kupy (cm)	zástin
111	0	18	12	23,6	14,0	32,3	25,9	41	84	1
114	0/18	0/18	12	23,5	14,8	28,5	16,2	25	60	1
144	18	12	6	29,4	15,3	19,1	13,3	60	135	1
575	12/18	18	6	24,9	13,0	24,9	12,9	35	95	1
148	18	0	6	29,9	16,8	17,7	15,3	40	95	0
579	12/18	18/12	6	29,9	20,9	21,6	13,2	65	145	0
154	0	18	12	19,6	14,5	35,1	13,3	30	85	0
583	18	12	6	31,5	20,9	17,0	12,1	60	155	0
162	18	12	6	29,8	14,0	22,7	13,0	50	85	0
586	18	12	6	47,2	18,8	19,6	15,0	60	90	0
473	12	18	6	31,8	22,5	25,5	12,7	50	135	0
702	18/12	18/12	6	29,7	18,4	21,2	11,4	95	125	0
244	0	18	12	30,2	15,2	20,8	14,2	20	60	0
253	18	0	12	33,4	20,2	21,0	12,1	25	110	0
257	18	0	12	29,1	17,5	18,8	13,3	25	75	0
810	18	24	12	29,4	17,2	13,5	11,5	70	165	1
275	0	18	12	19,0	14,8	19,4	11,1	80	145	1
791	18	0	6	25,2	14,8	21,5	16,0	70	150	1
281	18	12	6	22,7	15,8	19,9	13,9	75	165	1
203	18	0	12	21,5	15,9	13,8	12,5	65	100	1
269	18	12	6	30,9	18,4	16,2	13,4	55	120	0

## DISKUSE

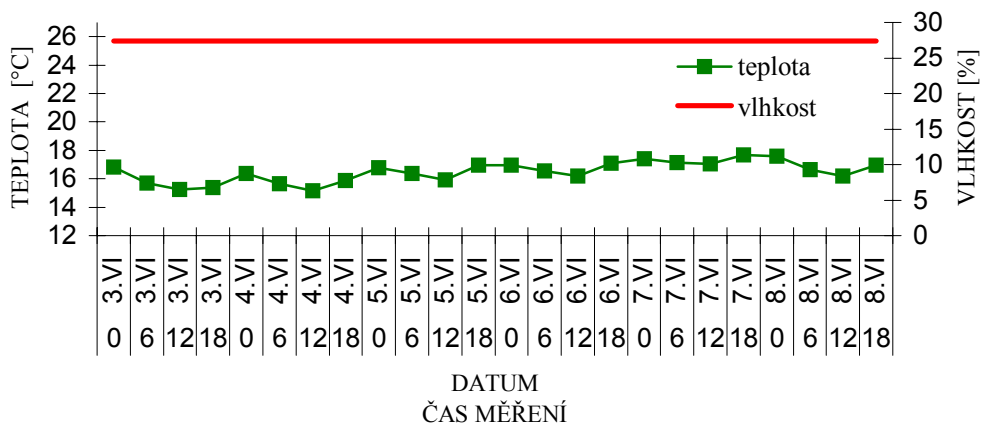
### Teplota a vlhkost naměřená v hnízdech

Teplota se v tepelném jádře během aktivní sezóny mravenců pohybuje v rozmezí 25-30 °C (viz. např. Hruška 1980, Martin 1980b, Rosengren et al. 1987), podle Lamprechta (2003) až 36°C. Gallé (1973) uvádí průměrnou teplotu hnízda mravence *F. pratensis* 29,75 °C. Průměrná teplota naměřená na Rodlenu byla 21,75 °C. Teploty hnízd pohybující se kolem 20 °C naměřil i Frouz (2000). Hnízdem s nejnižší průměrnou teplotou bylo hnízdo č. 275 s teplotou 16,3 °C. Nejvyšší průměrná teplota (30 °C) byla naměřena v hnízdě č. 253. Rozdíl může být způsoben umístěním teploměru mimo oblast tepelného jádra. Zdá se mi však nepravděpodobné, že by byla špatně umístěna většina čidel. Možným vysvětlením je posun tepelného jádra do jiných částí hnízda z důvodu neobvykle suchého a teplého počasí, které se vyskytovalo během léta 2003, obzvláště červen a srpen byly oproti dlouhodobému průměru teplejší a nesrovnatelně sušší (viz tabulka 2 a 3 na str. 17 a 18; zdroj: <http://www.chmi.cz/meteo/ok/infklim.html>). Posun tepelného jádra během aktivní sezóny mravenců popisuje Rosengren et al. (1987). Vertikální stěhování mravenců zaznamenal i Martin (1985a). Je možné, že mravenci přemístili vývojová stádia na klimaticky příznivější místa. Odlišnou teplotu v jednotlivých částech hnízda zjistili např. (Frouz 2000, Maavara et al. 1994). Coenen-Stass et al.(1980) se domnívá, že hnízda se slabou populací tepelné jádro vůbec nemají. Při mých výzkumech však měly opravdu nízkou aktivitu (40 %) pouze dvě hnízda z 21 zkoumaných. Horké a suché počasí mohlo také snížit produkci tepla produkovaného mikroorganismy rozkládajícími hnízdní materiál. Ty potřebují ke své aktivitě dostatek vlhkosti (Coenen-Stass et al. 1980, Lenoir et al. 2001). Tomu však nenapovídá průměrná vlhkost hnízdního materiálu 18 %. Navíc Frouz (2000) naopak udává, že teplejší hnízda jsou sušší. Naměřené hodnoty teploty by neměly být ovlivněny ani použitím odporových čidel namísto klasických rtuťových teploměrů. Měřicí přístroj a čidla stejného výrobce používal např. Horáček (2000).

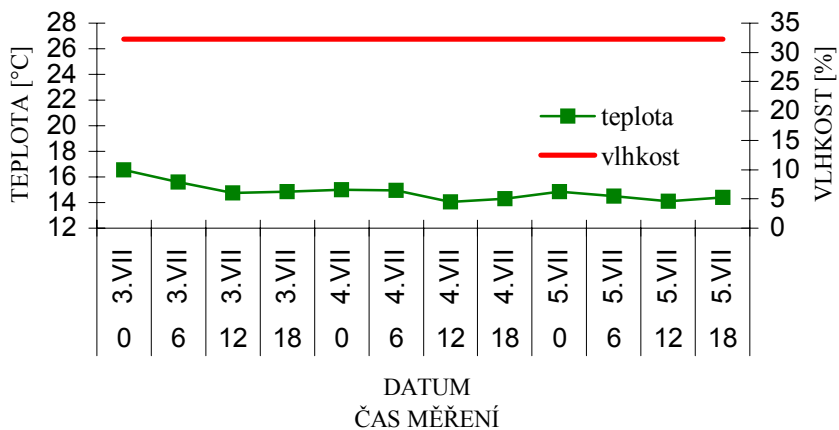
Ve všech hnízdech teplota během 24 hodin kolísala. Chod teploty v jednotlivých hnízdech je uveden v tabulce č. 6. Podobný chod teploty zaznamenal i Frouz (2000) a vysvětluje ho následujícím způsobem: Znatelný ranní pokles je spojen s hromadným odchodem mravenců z hnízda. Během dne teplota vzrůstá. Nejvyšší teploty dosahuje mraveniště v odpoledních či časně večerních hodinách, což je způsobeno návratem mravenců do hnízda. Mírně teplota klesá v noci (22<sup>30</sup> – 4<sup>30</sup>), v této době mravenci udržují teplotu pouze vlastními zdroji. Kupy s vysokou vlhkostí hnízdního materiálu se vyznačují odlišným chodem

teploty, dosahujícím vrcholu v nočních hodinách. Hnízda se silným nárůstem teploty v průběhu noci bývají rozlehlá, vlhká, více zastíněná a mívají nižší průměrnou teplotu. Z mých výsledků obdobně vyplývá, že velká hnízda měla nejvyšší teplotu navečer (v 18 hodin). Malá hnízda však měla častěji nejvyšší teplotu v noci, tj. ve 24 hodin. Tento rozpor mezi denním chodem teplot malých a velkých hnízd lze vysvětlit jejich rozdílnou vlhkostí. V mém případě byla větší hnízda průměrně sušší než hnízda malá. Přitom z ordinačního diagramu lze vyčíst, že čím je hnízdo sušší, tím více je zarostlé vegetací (Obr. 5).

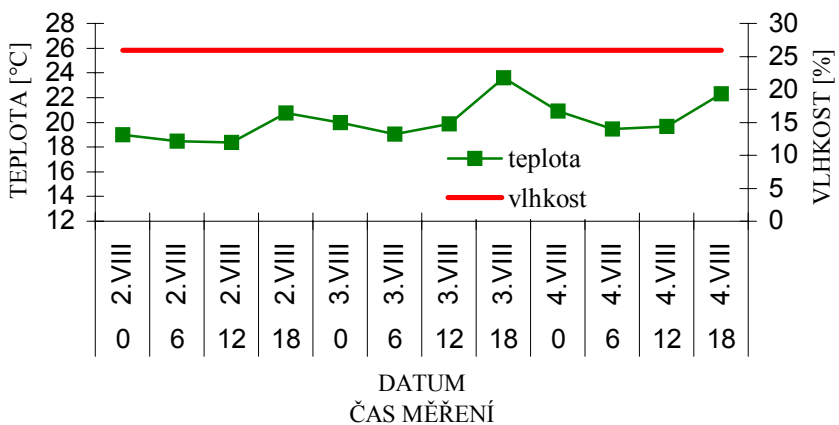
Zárůst hnízda je pozitivně korelován s velikostí hnízda (Obr. 5). S rostoucí velikostí hnízda klesá vlhkost jeho hnízdního materiálu. Domnívám se, že vegetace, vyskytující se především na větších hnízdech, mohla výrazně přispívat k snižování vlhkosti, což způsobilo rozdílný denní chod teplot. Negativní závislost teploty hnízda a jeho vlhkosti byla dobře pozorovatelná např. na hnízdě č. 111. Při poklesu vlhkosti během července se zvýšila průměrná teplota hnízda i denní fluktuace teplot během dne (viz graf č. 1). V souladu s Frouzem (2000) mohu konstatovat, že druh *F. polycтена* se vyznačuje vysokou variabilitou v denním teplotním režimu.



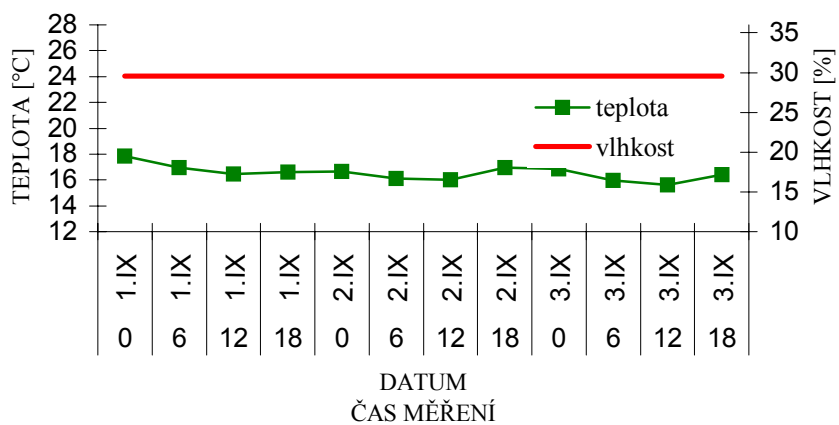
Obr. 14: Denní chod teploty a vlhkost v hnízdě č. 111 v měsíci červnu.



Obr. 15: Denní chod teploty a vlhkost v hnízdě č. 111 v měsíci červenci.



Obr. 16: Denní chod teploty a vlhkost v hnízdě č. 111 v měsíci srpnu.



Obr. 17: Denní chod teploty a vlhkost v hnízdě č. 111 v měsíci září.



Vlhkost v hnízdech byla měřena gravimetricky. Použití gravimetrie má několik nevýhod. V době mezi odebráním a zpracováním vzorku může dojít ke změně jeho vlastností (např. vysušení či naopak absorpce vzdušné vlhkosti). Nevýhodou je i poškození mraveniště, znatelné zejména při opakovaných odběrech, kvůli čemuž nelze odebírat vzorky příliš často. Nelze zajistit odběr vzorku vždy z téhož místa, čímž může docházet ke zkreslení výsledků. Vlhkost v hnízdech se na Rodlenu pohybovala v rozmezí 11 % až 35 %, což je v rozmezí udávaném Frouzem (1996), jež zaznamenal obsah vody v obydlených hnízdech v hloubce 15 cm pod vrcholem v rozmezí 4 do 60 %, průměrně  $23 \pm 16$  %. Průměrná vlhkost hnízdního materiálu na Rodlenu byla  $18 \pm 5$  %.

Vlhkost hnízd v jednotlivých měsících se lišila (viz data na příloženém CD). Nejvyšší byla v červenci, nejnižší v září. To by mohlo souviset s množstvím spadlých srážek. Velké množství srážek za sledované období spadlo v květnu. Začátkem června byla také největší průměrná vlhkost hnízdního materiálu. V červnu spadlo velmi malé množství srážek nicméně červencová vlhkost hnízd zůstala na relativně vysoké hodnotě. To může být způsobeno faktem, že přišlo hned začátkem července během měření. Toto načasování mohlo ovlivňovat nižší vlhkost hnízd v srpnu. Během srpna napršelo pouze malé množství srážek, což se mohlo odrazit v nejnižší vlhkosti hnízda během sledovaného období. Vzhledem k tomu, že množství vody v hnízdech sleduje během sezóny klesající trend, mohla být vlhkost hnízd ovlivněna nikoliv proměnlivým počasím, ale pouze postupným samovolným vysycháním během vegetační sezóny, nebo aktivním přenášením hnízdního materiálu tak, jak ho popisuje Bezděčka (1984). Přenášení materiálu z vnitřních částí hnízda na povrch má podle něho zabránit jeho plesnivění. Plesnivění materiálu bude pravděpodobně spojeno s jeho vyšším zavlhčením. V srpnu a září, kdy byla naměřena nejnižší vlhkost, mohla být nejvíce rozrostlá vegetace na hnízdech, jež podle obrázku č. 5 snižuje vlhkost v hnízdech.

Hnízda s odstraněnou vegetací dosahovala průměrné vlhkosti 19 %, hnízda bez zásahu 16 %. To podporuje názor, že vegetace hnízda vysušuje. Frouz (2000) považuje za vlhká hnízda s vlhkostí vyšší než 35 %, hnízda s vlhkostí 10-20 % považuje za suchá. Po zprůměrování měsíčních hodnot vlhkosti se mezi měřenými hnízdy nenacházelo ani jedno, jež by se dalo zařadit do skupiny vlhkých hnízd. Nejvíce se vlhkému hnízdu blížilo hnízdo č. 111 s průměrnou vlhkostí 28,5 %. 19 hnízd z 21 zkoumaných by patřilo do kategorie suchých hnízd. Nejsušší hnízdo (č. 203) mělo vlhkost materiálu pouze 13,38 %.

## Výsledky redundanční analýzy

Faktorem vysvětlujícím nejvíce variability je **expozice hnízda**. Vliv expozice, jež je spjat s přímým slunečním zářením, byl popsán už více autory. Je známo, že mravenci staví hnízda na severních až západních stranách mýtin právě za účelem lepšího využití slunečního záření (Hruška 1980, Bezděčka 1984). Romey (2002) popisuje nižší strmost jižních a východních stran hnízd mravence *Pogonomyrmex occidentalis* jako možnou adaptaci k lepší absorpci tepla ranního slunečního záření. Odlišná svazitost může být způsobena také preferencí písku coby stavebního materiálu na jihovýchodní straně (Romey 2002), jelikož písek lépe kumuluje teplo než rostlinný materiál a může lépe zabraňovat i přílišným výkyvům teploty. Použití písku jako stavebního materiálu může mít podobný efekt jako umístování hnízd pod kameny, známé u mnoha druhů mravenců např. u rodu *Myrmica* (Elmes 1998, Goldsbrough et al. 2003). Teplota hnízda bude zřejmě silně závislá na přímé insolaci. Důkaz podal Martin (1987), když změřil, že hnízda na jižních stranách mýtin, dlouhou dobu vystavená vlivu přímých slunečních paprsků, mají povrch teplý 40-60 °C a teplota uvnitř kupy dosahuje za těchto podmínek 30-40 °C, tedy maximální teploty vhodné pro vývoj plodu. Rozdílné průměrné teploty na jednotlivých stranách hnízda naměřil i Romey (2002). Ještě znatelnější vliv přímého slunečního záření byl pozorován Korbovou (2003) na termištích druhu *Amitermes meridionalis*. Ta bývají protažená severozápadním směrem. Důsledkem takto nepravidelného tvaru je rychlejší ranní zahřívání. V ranní době se termiti shromažďují právě na nejteplejších východních stranách hnízda (Korb 2003). Romey (2002) dokonce spekuluje s myšlenkou, že expozice přímého slunečního záření mohla být impulsem pro evoluci chování, vedoucího ke stavbě hnízdních kup, jež jsou sluncem zahřívány. Významný podíl slunečního záření na teplotě hnízda je popírán Rosengrenem (Rosengren et al. 1987), s ohledem pozorování vzrůstu teploty během chladnějšího počasí i v hnízdech pokrytých sněhem. Korb & Linsenmair (2000) jež naměřili stejné kolísání teplot v obydlích i neobydlých hnízdech termitů *Macrotermes bellicosus* zpochybňují význam metabolického tepla pro jejich vyhřívání. O častém výskytu oválných a vůči zdroji tepla podélně orientovaných hnízd lesních mravenců píše Martin (1987). Dle mých pozorování se podélně orientovaná hnízda u druhu *F. polycytena* vyskytují velmi zřídka. Z hnízd na nichž jsem prováděl výzkum nemělo podélný tvar ani jedno. Lesní mravenci mají v našich podmínkách hnízda většinou pravidelného tvaru s kruhovým půdorysem. Kdyby byli více závislí na slunečním záření, stavěli by protáhlé kupy jako někteří termiti. Radiálně souměrná hnízda mají menší povrch vůči objemu než hnízda oválná. Z toho usuzuji na jejich izolační nebo termoprodukční funkci, absorpci slunečního záření považuji za méně významnou. Vliv

absorpce slunečního záření na teplotu hnízda však nelze podceňovat. Vysokou schopnost absorpce slunečního záření nespojitým organickým materiálem hnízda popisuje Gallé (1973). Hnízdní materiál se vyznačuje dobrou schopností šířit teplo difusí (rozptylem). Fluktuace teploty způsobené slunečním zářením však nezasahují hlouběji než 40 cm pod povrch kupy (Brandt 1980). Sluneční záření bude zřejmě ovlivňovat zejména malá hnízda s průměrem do 1 m. Z 21 hnízd na nichž jsem prováděl výzkum mělo 10 průměr menší než 1m. Jen tři z malých hnízd měla jižní expozici, velká hnízda byla exponována k jihu ve více než polovině případů. To by mohlo ukazovat na větší prosperitu hnízd s jižní expozicí. Otázkou zůstává, zda je tato prosperita způsobena přímo zářením dopadajícím na povrch hnízd nebo nepřímo např. zvýšenou potravní nabídkou. Vliv na hnízda by mohlo mít i odlišné proudění větru. Proudění vzduchu je důležité pro správnou ventilaci hnízd (Kleineidam & Roces 2000) i pro povrchovou teplotu (Lindkvist & Lindqvist 1997). Sluneční záření může podle Frouze (1996) ovlivňovat teplotu v hnízdech také nepřímo, snižováním vlhkosti hnízdního materiálu. V tom případě by měla být, v souladu s Brandtem (1980), menší hnízda sušší. Frouz (1996) takovéto výsledky při svých pozorováních skutečně získal. Moje výsledky však ukazují pravý opak. S rostoucí velikostí hnízda klesá vlhkost hnízdního materiálu.

**Velikost hnízda** je druhým nejprůkaznějším faktorem ovlivňujícím sledované závislé proměnné. Velikost hnízda je očividně spjata s jeho termoregulačními či termoprodukčními vlastnostmi. Rosengren et al. (1987) uvádí, že ve velkých hnízdech se nacházejí zdroje produkce tepla umožňující udržení vysoké teploty i v chladných obdobích nezávisle na teplotě okolí. Rovněž Frouz (1996) popisuje vnitřní zdroje tepla v hnízdech. Větší hnízda se podle něho vyznačují stálejší teplotou. Korb & Linsenmair (2000) žádné významné zdroje tepla uvnitř termištů nenašli. S tím souhlasí i Martin (1987) a tvrdí, že v malých hnízdech se nachází málo mravenců, kteří nejsou schopni zvýšit teplotu mraveniště na potřebnou úroveň. Velikost hnízda obvykle roste s věkem roje. Mezi velikostí hnízda a velikostí roje existuje signifikantní závislost. To se podařilo prokázat Rassemu & Denneubourgovi, (2001) u mravence *Lasius niger*. Jiným autorům (Pranschke & Hooper-Búi 2003) se však prokázat tuto závislost nepodařilo. Přesto však lze předpokládat, že silnější roj dokáže postavit a udržovat větší hnízdo. Méně mravenců sice produkuje menší množství metabolického tepla, ale vyhřívá jím menší hnízdo. Menší hnízdo má však větší poměr povrchu k objemu než hnízdo velké a proto by mělo více tepla ztrácet. Horstmann a Schmid (1986) se domnívají, že dělnice přetvářejí velikost hnízda za účelem dosažení preferované hnízdní teploty. Při snižování teploty dochází k nárůstu hnízdní kupy u *F. polycytena* o více než 3 mm za den. Podobná

závislost byla pozorována i v hnízdech termitů *Macrotermes bellicosus* (Korb & Linsenmair 2000).

Třetím nejvíce vysvětlujícím faktorem je **zástin**. Hustota a složení porostu, jež charakterizují proměnnou *zástin*, ovlivňuje množství přímého a rozptýleného slunečního záření dopadajícího na hnízda (Matejka & Huzulák 1987). Nepřímo tak jistě ovlivňuje další faktory prostředí, např. teplotu vzduchu, půdy, vlhkost. Podle Hölldoblera & Wilsona (1990) je zástin důležitý zejména v chladných jarních a podzimních dnech. Skrze množství dopadajícího světelného záření ovlivňuje kvantitu vegetace na kupě (Horáček 2000). Vliv bude jistě mít i na její druhové složení. Zastíněná hnízda se většinou vyskytují uvnitř nebo na okrajích lesních porostů, nikoliv na okrajích lesa. Lesní prostředí se vyznačuje nižší rychlostí větru, větší vlhkostí vzduchu a nižší průměrnou teplotou oproti otevřeným plochám více ovlivňovaným slunečním zářením (Morecroft et al. 1997, Bosveld et al. 1999). Silně zastíněná hnízda občas aktivují později a produkují samce (Rosengren et al. 1987). Podle českých autorů je výška kupy závislá na světelných podmínkách prostředí (Starý 1987, Hruška 1980). Domnívám se, že spíše než o světelné záření, se jedná o záření tepelné, jež je se světelným v úzké souvislosti, ale na rozdíl od něho není snadno pozorovatelné. Da'ourek (1998a) dokonce uvádí zastínění hnízda jako faktor nejvíce vysvětlující proměnlivost výšky a průměru kupy, čili že zastíněné kupy jsou větší. Mé výsledky naznačují, že zastíněné kupy jsou chladnější. Jejich teplota s jejich velikostí zpočátku roste, u největších hnízd opět klesá (Obr. 9). To by mohlo být způsobeno slunečním zářením, jež neproniká až do tepelného jádra největších hnízd. Tato myšlenka by přibližně souhlasila s Brandtem (1980). Z tohoto důvodu se mi jeví mylná Lamperchtova (2003) domněnka, že i intenzivní sluneční záření ovlivňuje pouze slabou povrchovou vrstvu hnízda. Zárůstem dochází ke změně teploty, ale i dopadajícího záření a tepelné retenční kapacity, jež je závislá na jeho hustotě (López et al. 1992). Zástin tedy bude pravděpodobně ovlivňovat hnízda stejným způsobem jako jižní expozice, tj. množstvím dopadajícího slunečního záření. Gibbovi & Hochulimu (2003) se podařilo u mravenců *Polyrhachis ammon* prokázat vliv nedostatku přímého slunečního záření na hnízda na jejich stěhování. Větší velikost zastíněných hnízd by také mohla být způsobena jejich nižším zárůstem, což by potvrzovalo domněnku, že vegetace působí na hnízda negativně. Moje výsledky však ukazují závislost zcela opačnou. S rostoucí velikostí hnízda vzrůstá i velikost jeho povrchu zarostlá vegetací.

Čtvrtým nejvíce vysvětlujícím faktorem je **zásah** neboli osekání vegetace, který byl hlavním předmětem zájmu práce. Odstranění vegetace změnilo mikroklimatické podmínky hnízd mající možný vliv na měřené závislé proměnné. Ukazuje se však, že zárůst hnízd

vegetací rozhodně není nejdůležitějším faktorem vysvětlujícím variabilitu hnízd. Je možné, že v suchém a teplém létě nepůsobí vegetace na hnízda negativně, jako např. v letech chladných a deštivých, kdy stoupá vlhkost v hnízdech a díky zástině způsobené vegetací jsou hnízda chladnější a vlhčí.

**Teplota vzduchu** vysvětluje velmi malé množství variability. Podobně Frouzovi (1996) se nepodařilo prokázat mezi meteorologickými podmínkami a teplotami hnízd žádná závislost. Naopak Brandt (1980) píše, že teplotní fluktuace způsobené teplotou okolního prostředí pronikají až 40 cm hluboko do hnízda. Ovlivnění teploty hnízd teplotou okolí uvádí i Coenen-Stass et al. (1980). Vzhledem k tomu, že nejvíce variability vysvětlovala jižní expozice, dal by očekávat výraznější vliv teploty okolí. Z výsledků vyplývá, že nejdůležitější je přímé sluneční záření, jež dokáže předat hnízdu, díky jeho tmavému povrchu (a tedy nízkému albedu), mnohem více tepelné energie než okolní vzduch. Teplota vzduchu může hnízdo, na rozdíl od slunečního záření, i ochlazovat.

Faktorem vysvětlujícím nejméně variability v měřených závislých proměnných je **zárůst** hnízda vegetací. Úzce souvisí s výše zmiňovaným faktorem *zásah*. Nízká hodnota variability vysvětlovaná zárustem může být důsledkem průměrně nízkého zárustu hnízd po provedení zásahu. Z ordinačního diagramu lze vyčíst pozitivní korelaci mezi zárustem a velikostí hnízda. S rostoucí velikostí hnízda stoupá i jeho zárust. Je možné, že větší hnízda poskytují rostlinám lepší podmínky pro jejich růst např. stabilnější teplotní nebo vlhkostní režim, optimální vlhkost či větší množství živin. Podle Gallého (1972) je zejména na jaře znatelný rozdíl v akumulaci teploty hnízdy a okolní půdou. Vyšší teplota v okolí kořenů by mohla být výhodná pro růst rostlin. Naproti tomu by pro ně nemusela být výhodná nízká vlhkost půdy, kterou prokázal v materiálu z mravenišť signifikantně nižší oproti okolní půdě Dean et al. (1997). Peck (1996) popisuje vliv vegetace na amplitudu teplot povrchu na němž roste. Povrchovou teplotu hnízd jsem v mém pokusu neměřil.

## **Generalizované aditivní modely**

GAM závislosti **aktivity dělnic, zjišťované odhadem, a velikosti hnízda** (Obr. 7) ukazuje téměř lineární růst závislosti. Pouze u největších hnízd se nárůst aktivity silně snižuje. Vzhledem k tomu, že stavba a neustálá údržba kupy musí být pro mravence energeticky náročná, lze předpokládat, že velikost hnízdní populace roste úměrně s velikostí hnízda. Je pravděpodobné, že špatně prosperující nebo malý roj nebude schopen stavět a udržovat velká hnízda. To potvrzují i Rasse & Denneuborg (2001). Velká hnízda jsou dle mých výsledků více zarostlá vegetací. Ta podle Lopéze et al. (1992) ovlivňuje aktivitu dělnic změnou

mikroklimatických podmínek. Vliv fyto klimy na ostatní organismy popisují i Matejka & Hulák (1987). Větší hnízda mohla mít větší aktivitu dělnic díky nižší povrchové teplotě hnízd, jež neomezuje výskyt dělnic. Odchod dělnic z přehřátého povrchu hnízda zaznamenal i Martin (1980b).

V GAM závislosti **teploty hnízda** a jeho **velikosti** teplota s velikostí hnízda zpočátku roste, později stejnou rychlostí naopak klesá (Obr. 9). Z toho vyplývá odlišná teplotní závislost u malých hnízd a u velkých hnízd. Frouz (1996) popisuje rozdílný chod teplot v malých a velkých hnízdech v souvislosti s jejich vlhkostí. S rostoucí velikostí hnízda a tedy i rostoucí velikostí populace se podle něho zvyšuje i množství metabolického tepla vyprodukovaného mravenci. Větší hnízdo bude pravděpodobně více zahříváno vyšším počtem mikroorganismů rozkládajících organický materiál hnízda. Větší množství hnízdního materiálu by mělo lépe izolovat vnitřní teplotu od teploty okolního prostředí. To potvrzuje i Conway (1996). V mém případě, kdy se prokázala závislost hnízda na slunečním záření a v malé míře i na teplotě vzduchu, by se dalo předpokládat, že velké množství nahlučeného organického materiálu může naopak působit jako nadbytečná izolace, snižující teplotu v největších hnízdech. Menší vliv slunečního záření na větší hnízda může být do určité míry kompenzován metabolickým teplem mikroorganismů rozkládajících organický materiál hnízda. Metabolická aktivita se podle Frouze (1996) zvětšuje s rostoucí vlhkostí hnízda. Větší hnízda nemohou být dostatečně vysušována slunečním zářením, přičemž větší vlhkost materiálu způsobuje větší tepelné ztráty (Frouz 2000). Moje výsledky však ukazují na nižší vlhkost větších hnízd. Horstmann & Schmid (1986) se domnívají, že hnízda jsou zvyšována v závislosti na jejich klesající vnitřní teplotě, to by podle mých výsledků byl případ velkých hnízd.

GAM závislosti **teploty hnízda na čase** (Obr. 6) je téměř stejná jako výše zmíněný chod teploty během dne popsáný Frouzem (2000) u suchých hnízd. Nejnižší teploty dosahuje hnízdo ráno po šesté hodině. Poté teplota stoupá a během noci začíná klesat.

GAM závislosti **teploty hnízda na teplotě vzduchu** vykazuje téměř přímý vzrůst teploty hnízda s teplotou vzduchu (Obr. 8). Pozitivní závislost teploty hnízda na teplotě vzduchu není překvapivá, nicméně nízká rychlost vzrůstu vypovídá o nízké závislosti teploty hnízda na teplotě vzduchu. Frouzovi (2000) se nepodařilo prokázat vliv teploty vzduchu na teplotu hnízda. Naopak Coenen-Stass et al. (1980) uvádí ovlivnění teploty hnízd meteorologickými podmínkami. Mé výsledky se nacházejí mezi tvrzeními obou výše zmíněných autorů.

V naprostém rozporu s pozorováním Frouze (1996) je GAM závislosti **vlhkosti hnízda** a jeho **velikosti** (Obr. 10). Frouz (1996) uvádí větší vlhkost ve větších hnízdech, mé výsledky ukazují téměř lineární pokles vlhkosti s velikostí hnízda. Větší hnízda si mohou udržovat trvale stabilnější mikroklima nezávisle na počasí. Mladá (malá) hnízda o objemu pár litrů bývají vysušována slunečním zářením. Zdroje vlhkosti vzrůstají podle Frouze (1996) úměrně s objemem hnízda. Tomu však mé výsledky zcela odporují. Vzhledem k nízkému úhrnu srážek během doby měření (tab. 2), je možné, že menší hnízda absorbovala relativně více dešťové vody (relativně větší povrch), která navíc pronikla až do jejich středu, zatímco skrz větší množství hnízdního materiálu velkých hnízd se voda již nedostala. S přihlédnutím k relativně stabilním podmínkám v hnízdech nepovažuji za pravděpodobné jejich významnější ovlivnění běžným úhrnem srážek. Nejlepším vysvětlením bude asi fakt, že s rostoucí velikostí hnízda vzrůstá i jeho zárůst vegetací (Obr. 5). Z téhož obrázku vyplývá, že zvyšující se zárůst snižuje obsah vody v hnízdech. Vegetace rostoucí na hnízdech pravděpodobně během nezvykle teplého a suchého počasí (tab. 1, 2) snižovala vlastní transpirací vlhkost hnízdního materiálu.

S uvedeným poznatkem také souvisí GAM závislosti **zárůstu** a **vlhkosti** v hnízdech. Hnízda zarostlá přibližně z 35 % se vyznačují nejnižším obsahem vody. V ostatních hnízdech (se zárůstem rostoucím i klesajícím od 35 %) vlhkost zřetelně vzrůstá (Obr. 12). Vysvětlení snižující se vlhkosti jsem uvedl v předcházejícím odstavci. Teprve pokud vegetace pokrývala velkou část povrchu hnízda mohlo docházet k jeho znatelnému zastínění a snížení povrchové teploty, tak jak ho popisují např. Gallé (1973), Martin (1980b). To by bylo v souladu s Brandtem (1980), jež se domnívá, že povrchová teplota souvisí zejména u menších hnízd s jejich vnitřní teplotou. Mohla nastat i opačná závislost, kdy vegetace vyžadovala pro svůj růst určitý stupeň vlhkosti. Zdá se mi však nepravděpodobné, že by vegetace preferovala vlhkost hnízdního materiálu nižší než 35 %.

GAM závislosti **aktivity dělnic zjišťované odhadem na zárůstu** hnízda. Se stoupajícím zárůstem roste aktivita dělnic téměř lineárně (Obr. 11). Za slunného počasí dosahuje teplota povrchu hnízd značných teplot. Podle Martina (1980b) se dělnice vyhýbají teplotám vyšším než 35 °C. Zastínění hnízd prokazatelně snižuje povrchovou teplotu kupy (Gallé 1973). Stín vegetace může zajišťovat přijatelnější povrchovou teplotu hnízda, jehož povrch pak neznemožňuje dělnicím pohyb (Obr. 18). Lópezovi et. al. (1992) se nepodařilo prokázat závislost mezi aktivitou mravenců a hustotou vegetace. Nicméně popisuje závislost aktivity dělnic na teplotě. Mnoho autorů (např. Gallé 1973, Martin 1980b) popisuje nižší

povrchovou teplotu hnízd v závislosti na jejich zastínění vegetací. Vegetace může ovlivňovat mikroklima také zvyšováním vzdušné vlhkosti, jež může snižovat účinky vysoké teploty. Tomu by napovídalo i tvrzení Matejky & Huzuláka (1987), že teplota má silnější účinek na organismy při extrémních vlhkostech. Lze tedy usuzovat na významný vliv zárůstu na aktivitu dělnic během horkých letních dnů se silnou sluneční radiací. Je pravděpodobné, že během chladnějšího počasí, zejména na jaře a na podzim, bude zárůst způsobovat nižší aktivitu dělnic opačným způsobem tj. snižováním povrchové teploty hnízda pod optimum.



Obr. 18: Dělnice zdržující se během intenzivního slunečního záření na straně hnízda přivrácené k vegetaci. Rodlen, červen 2003.

GAM závislosti **zárůstu hnízda a jeho teploty**. Se zvětšujícím se zárůstem stoupá teplota v hnízdech (Obr. 13). Vegetace může svojí transpirací snižovat vlhkost v hnízdech. Vlhkost je přitom negativně korelována s teplotou hnízd. Rovněž Frouz (1996) popisuje vyšší ztráty tepla u vlhkých hnízd. Vegetace tak mění mikroklimatické podmínky, navíc může např. snižovat účinky větru, jež ochlazuje teplotu povrchů nad nimiž proudí (Lindkvist & Lindqvist 1997). Z prací Gallého (1973) a Brandta (1980) vyplývá, že při zastínění hnízda vegetací může docházet k poklesu teploty přinejmenším v povrchových vrstvách hnízd. Nižší povrchová teplota by mohla způsobovat nižší teplotu uvnitř hnízd, čímž by se plod a dělnice starající o něho pravděpodobně koncentrovaly do středu tepelného jádra a nebyly by rozmístěny v celé kupě tak jak popisuje Maavara et al. (2000). Tím by teplota jádra díky jejich metabolismu vzrostla. Teorii mravenčího metabolismu jako zdroje tepla v hnízdech uvádí



např. Rosengren (1987), či Frouz (2000). Jiní autoři s ní naopak zásadně nesouhlasí (Gallé 1973).

## ZÁVĚR

Studoval jsem hnízda mravence *Formica polyctena* ve vztahu k vegetaci rostoucí na jejich povrchu a v jejich nejbližším okolí. Pokus probíhal v červnu, červenci, srpnu a září 2003. Během pokusu jsem pracoval s 21 hnízdy. Jedenáct z nich bylo experimentálních, 10 kontrolních. Z experimentálních hnízd byla odstraněna všechna vegetace rostoucí na jejich povrchu a v blízkém okolí a byly pozorovány změny v teplotě a vlhkosti uvnitř experimentálních hnízd před a po zásahu a mezi experimentálními a kontrolními hnízdy. U všech hnízd byly zjišťovány tyto charakteristiky: *teplota* uvnitř tepelného jádra, *vlhkost* hnízdního materiálu v oblasti tepelného jádra, *výška kupy*, *průměr kupy*, *aktivita dělnic* zjišťovaná odhadem, *aktivita dělnic* zjišťovaná přechodem přes linii, *poškození hnízda*, *zarůstání hnízda* podrostem, *podrost*, *zástin* a *expozice* hnízda. Na každém hnízdě bylo provedeno 60 měření teploty a čtyři měření vlhkosti. Data byla zpracována pomocí redundanční analýzy v programu CANOCO. U vybraných charakteristik hnízd byly vytvořeny generalizované aditivní modely daných závislostí.

Výsledky experimentu vyvracejí nulové hypotézy o nezávislost teploty a vlhkosti hnízd na jejich zránosti. Se zvětšujícím se zráností hnízd vegetací se zvyšovala jejich vnitřní teplota. Vegetace tedy zřejmě hnízda vysušovala. Průměrně vyšší teploty u suchých hnízd popisuje Frouz (1996). Vlhkost hnízdního materiálu byla nejnižší při zránosti hnízd pohybujícím se kolem 35 %. To lze vysvětlit rovněž vysušováním hnízd transpirací vegetace. V případě vysoké pokrývnosti hnízd mohla vegetace způsobovat zástin znemožňující ohřívání hnízd slunečním zářením.

Průměrná vlhkost hnízd se pohybovala v rozmezí  $18 \pm 5$  %, což je v souladu s literaturou. Nevysvětlena zůstává průměrně nižší teplota hnízd (22 °C). Největší část variability měřených závislých faktorů hnízd vysvětluje *jižní orientace hnízda*, dále pak *velikost hnízda*, *zástin* a *zásah*. Z výsledků vyplývá, že hnízda jsou ať už přímo či nepřímo silně ovlivňována slunečním zářením. Dále byly zamítnuty nulové hypotézy o bezvýznamném vlivu slunečního záření a o nezávislosti velikosti hnízd a jejich vlhkosti. Nízký vliv na variabilitu hnízd byl prokázán u zránosti hnízd a teploty vzduchu. Zanedbatelný vliv zránosti mohl být způsoben metodou statistického zpracování, já se však více přikláním k myšlence vlivu neobvykle suchého počasí, vyskytujícího se během léta 2003. Podařilo se prokázat rozdíl mezi zráností vegetací u velkých a malých hnízd.

Statistická analýza byla na hranici signifikance. To může být důsledkem celkově malého počtu hnízd použitých při pokusu, jež navíc byla značně heterogenní. Uskutečnit experiment na větším počtu hnízd však bylo fyzicky i technicky nad mé možnosti.

Z výsledků lze usuzovat na jednoznačně kladný vliv vegetace na hnízda mravence *F. polyctena*, v době kdy jsem prováděl měření. Je pravděpodobné, že v měsících s nižším množstvím slunečního záření bude mít vegetace na hnízda opačný tj. negativní vliv. Zejména na jaře by mohla snižovat rychlost nástupu tepelného jádra. Opakování výzkumu v dalších letech by možná přineslo jiné výsledky, léto roku 2003 bylo totiž ve srovnání s dlouhodobým průměrem nadprůměrně teplé a suché. Naskytá se tak otázka, jak se bude vyvíjet vztah vegetace a mravenišť v souvislosti s oteplujícím se klimatem Země.

Dílčí výsledky práce si odporují s výsledky jiných autorů (např. Gallé 1973, Coenen-Stass et al. 1980, Rosengren 1987, Frouz 1996).

## SUMMARY

My master thesis is containing wood ants ecology. It was divided to manipulative and descriptive parts. Influence of vegetation on ant-hills temperature and moisture and on *Formica polyctena* workers activity was studied through the manipulative observation. Other characters of nests and their correlations were established in descriptive part. Manipulative part demonstrates that vegetation variable with all of other observed dependent variables. The nests grown with vegetation were dryer, more overgrown and their temperature was higher. In descriptive part there were factors influencing mentioned dependent variable observed. The most variability is explained by variables: south, southwest and southeast slope orientation, extent of a nest and vegetation shading of a nest.

The less variability explained air temperature and vegetation overgrow variables. By reason of study of individual correlations I used Generalized Additive Models.

The results are that workers activity increases with vegetation overgrown and extent of nests, furthermore a nests temperature increase with extent of nests, temperature inside the nests strongly fluctuates in the course of day, nests moisture is lower in big nests, a vegetation overgrow is the lowest in nests with moisture of 35 %. The nest temperature increases with vegetation overgrow.

It is possible that vegetation growing on the nests decreased amount of water in nests material by its transpiration and changed microclimate of a nest surface at the same time. The change of microclimate could influence workers activity. According to results of other authors it is implausible that vegetation would have always positive influence. My results are probably influenced by unusually dry and warm weather had being during the time of observation (summer 2003).

Results of the investigation suggest that vegetation has positive influence on nests. However there's a question if vegetation would positively influence nests in the same way like in cold weather. This issue could be subject of other observations particularly in connection with changing global climate.

## LITERATURA

- Anderson, C., Theraulaz, G., Deneubourgh, J.L., 2002:** Self-assemblages in insect societies. *Insectes Sociaux*, 49: 99-110.
- Banschbach, V.S., Levit, N., Herbers, J.M., 1997:** Nest temperatures and thermal preferences of a forest ant species: is seasonal polydomy a thermoregulatory mechanism? *Insectes sociaux*, 44: 109-122.
- Barton, K.E., Sanders, N.J., Gordon, D.M., 2002:** The effect of proximity and colony age on interspecific competition between the desert ants *Pogonomyrmex barbatus* and *Aphaenogaster cockerelli*. *American Midland Naturalist*, 148: 376-382.
- Begon, M., Harper, J.L., Rowson, C.R., 1997:** Ekologie: jedinci, populace, společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého v Olomouci, Olomouc.
- Bezděčka, P., 1982a:** Lesní mravenci skupiny *Formica rufa* v ČSSR. Zprávy Československé společnosti entomologické při ČSAV (Klíče k určování hmyzu 3), 4: 139 – 144.
- Bezděčka, P., 1982b:** Biologie lesních mravenců a inventarizace jejich hnízd, Akce Formica – Metodická příručka č. 1. OV ČSOP, Prachatice.
- Bezděčka, P., 1984:** Lesní mravenci – Hnízda lesních mravenců. *Lesnická práce*, 60: 326-328.
- Bezděčka, P., 2000:** Naši mravenci rodu *Formica*. *Formica – zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*, 3: 19-24.
- Boddy, L., 1983:** Microclimate and moisture dynamics of wood decomposing in terrestrial ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 15: 149-157.
- Bonte, D., Dekoninck, W., Provoost, S., Cosijns, E., Hoffmann, M., 2003:** Microgeographical distribution of ants and their relation to the soil structure and vegetation. *Animal Biology*, 53: 367-377.
- Bosveld, F. C., Holtslag, A.A.M., Van Den Hurk, B.J.J.M., 1999:** Nighttime convection in the interior of the dense douglas air forest. *Boundary–Layer Meteorology*, 93:171-195.
- Brandt, D.C., 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.
- Briedoň, V., Karský, V., Petrovič, Š., Vesecký, A., 1961:** Podnebí Československé socialistické republiky – tabulky. Hydrometeorologický ústav, Praha.
- Coenen-Stass, D., Schaarschmidt, B., Lamprecht, Ingolf, L., 1980:** Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology*, 61: 238-244.
- Conway, J.R., 1996:** A field study of the nesting ecology of the thatching ant, *Formica obscuripes* Forel, at high altitude in Colorado. *great Basin Naturalist*, 56: 326-332.
- Culver, D.C., Beattie, A., 1983:** Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology*, 64: 485-492.
- Dad'ourek, M., 1998a:** Výzkum populační dynamiky mravence *Formica polyctena* na lokalitě Rodlen. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v olomouci, Katedra ekologie, Olomouc.

- Dad'ourek, M., 1998b:** Měření vnitřních teplot kupovitých hnízd lesních mravenců – použití odporového čidla. *Formica – zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*, 1: 65-66.
- Dad'ourek, M., 2002:** Slunění na podzim? *Formica – zpravodaj pro aplikovaný výzkum a ochranu lesních mravenců*, 5: 34-35.
- Dad'ourek, M., Havlíček, J., 1999:** Plán péče pro PP Rodlen na období 2000 – 2009. Nепublikováno, AOPK ČR, Olomouc.
- Dad'ourek, M., Véle, A., 2002:** Péče o lesní mravence *Formica rufa* na lokalitě Svatý Kopeček, 2002. Závěrečná zpráva pro Okresní úřad Olomouc, Referát životního prostředí. Nепublikováno, Sdružení Krajina.
- Dauber, J., Wolters, V., 2000:** Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. *Soil Biology and Biochemistry*, 32: 93-99.
- Dean, W.R.J., Milton, S.J., Klotz, S., 1997:** The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. *Biodiversity and Conservation*, 6: 1293-1307.
- Demek, J. et al., 1965:** Geomorfologie českých zemí. Nakladatelství ČSAV, Praha.
- Demek, J. et al., 1971:** Hory a nížiny - Zeměpisný lexikon ČSR. Academia, Praha.
- Elmes, G.W., Thomas, J.A., Wardlaw, J.C., Hochberg, M. E., Clarke, R.T., Simcox, D.J., 1998:** The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 2: 67-78.
- Folgarait, P.J., 1998:** Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biology and Conservation*, 7: 1221-1244.
- Frouz, J., 1996:** The role of nest moisture in thermoregulation of ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) nest. *Biologia*, 51: 541-547.
- Frouz, J., 2000:** The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nest of *Formica polyctena* wood ants. *Insectes Sociaux*, 47: 229-235.
- Frouz, J., Šantrůčková, H., Kalčík, J., 1997:** The effect of wood ants (*Formica polyctena* Foerst) on the transformation on phosphorous in a spruce plantation. *Pedobiologia*, 41: 437-447.
- Gallé, L., 1973:** Thermoregulation in the nest of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera: formicidae). *Acta Biologica*, 19: 139-141.
- Gibb, H., Hochuli, D.F., 2003:** Nest relocation in the golden spiny ant, *Polyrhachis ammon*: environmental cues and temporal castes. *Insectes Sociaux*, 50: 323-329.
- Gilbert, N., Raworth, D.A., 1996:** Insects and temperature – A general theory. *The Canadian Entomologist*, 128: 1-13.
- Gilbert, N., Raworth, D.A., 1996:** Insects and temperature – Further evidence. *The Canadian Entomologist*, 130: 115-117.
- Goldsbrough, C.L., Hochuli, D.F., Shine, R., 2003:** Invertebrate biodiversity under hot rocks: habitat use by the fauna of sandstone outcrops in the Sydney region. *Biological conservation*, 109: 85-93.
- Gorb, E., Gorb, S., Punttila, P., 2000:** Effect of redispersal of seeds by ants on the vegetation pattern in a deciduous forest: A case study. *Acta Oecologica*, 21: 293-301.

- Gorb, S., Gorb, E., 1999:** Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* Foerst.): Implications for distance dispersal. *Acta Oecologica*, 20: 509-518.
- Gorb, S., Gorb, E., Sindarovskaya, Y., 1997:** Interaction between the non-myrmecochorous herb *Galium aparine* and the ant *Formica polyctena*. *Plant Ecology*, 131: 215-221.
- Herben, T., Münzbergova, Z., 2001:** Zpracování geobotanických dat v příkladech. Část I. Data o druhovém složení. Nепublikováno, Praha.
- Hofener, C., Seifert, B., Kruger, T., 1996:** A genetic model for disruptive selection on colony social organisation, reproduction, and ecotype distribution in wood ants inhabiting different woodland habitats. *Insectes Sociaux*, 43: 359-373.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O., 1990:** *The Ants*. Springer Verlag, Berlin.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O., 1995:** *Cesta k mravencům*. Academia, Praha.
- Horáček, J., 2000:** Výskyt a ekologie mravence *Formica polyctena* Foerst. na lokalitě Černá hora v Krkonoších. Diplomová práce, Lesnická a dřevařská fakulta, Mendlova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, Brno.
- Horstmann, K., 1983:** Regulation der Temperatur in Waldameisen-Nestern (*Formica polyctena* Förster). *Zeitschrift für naturforschung C-A Journal of biosciences*, 38c: 508-510.
- Horstmann, K., 1990:** Zur Entstehung des Wärmezentrums in Waldameisennestern (*Formica polyctena* Förster, Hymenoptera, Formicidae). *Zoologische Beiträge. N. F.* 33: 105-124
- Horstmann, K., Schmid, H., 1986:** Temperature Regulation in Nests of the Wood Ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*, 11: 229-236.
- Hruška, J., 1980:** Lesní mravenci. Krajské středisko státní památkové péče a ochrany přírody, Ústí nad Labem.
- Hruška, J., 1990:** Program *Formica*. In Rolčík J.,: Program *Formica*. Sekretariát MV ČSOP, Praha, 2 – 10.
- <http://www.chmi.cz/meteo/ok/infklim.html>
- <http://www.redlist.org>
- Chlupáč, I., Brzobohatý, R., Kovanda, J., Stráník, Z., 2002:** Geologická minulost České republiky. Academia, Praha.
- Karhu, K.J., Neuvonen, S., 1998:** Wood ants and a geometrid defoliator of birch: predation outweighs beneficial effects through the host plant. *Oecologia*, 113: 509-516.
- Kleineidam, C., Roces, F., 2000:** Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux*, 47: 241-248.
- Korb, J., 2003:** The shape of compass termite mounds and its biological significance. *Insectes Sociaux*, 50: 218-221.
- Korb, J., Linsenmair, K.E., 1998:** The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. *Insectes Sociaux*, 45: 51-65.
- Korb, J., Linsenmair, K.E., 2000:** Thermoregulation of termite mounds: what role does ambient temperature and metabolism of the colony play? *Insectes Sociaux*, 47: 357-363.

- Lamprecht, I., 2003:** Calorimetry and thermodynamics of living systems. *Termochimica Acta*, 405: 1-13.
- Lenoir, L., Persson, T., Bengtsson, J., 2001:** Wood ant nests as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralisation. *Biol Fertil Soils*, 34: 235-240.
- Lepš, J., Šmilauer, P., 2000:** Mnohorozměrná analýza ekologických dat. Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. České Budějovice.
- Lindkvist, L., Lindqvist, S., 1997:** Spatial and temporal variability of nocturnal summer frost in elevated complex terrain. *Agricultural and forest meteorology*, 187: 139-153.
- López, F., Serrano, J.M., Acosta, F.J., 1992:** Temperature-vegetation structure interaction: the effect on the activity of the ant *Messor barbarus* (L.). *Vegetatio*, 99-100: 119-128.
- Maavara, V., 1985:** Cold-hardiness of red wood ant of *Formica aquilonia*. In Dokdadov, T. (ed.): *Methodology and result of insect physiology*. Institute of Zoology and Botany, Academy of Sciences of the Estonian Soviet republic, Tarhy: 50-54. (in Russian)
- 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* (Markert, B ed.). John Wiley & Sons. Weinheim, New-York. Cambridge. Tokyo, 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.
- Martin, A., J., Maavara, V., 1985:** The effect of artificial heating of ant nest for the colony life of the red wood ant of *Formica aquilonia*. In Dokdadov, T. (ed.): *Methodology and result of insect physiology*. Institute of zoology and botany, Academy of Sciences of the Estonian Soviet republic. Tarhy: 55-60. (in Russian)
- Martin, A.-J., 1980a:** Vernal Thermoregulation in the nest mounds of the red wood ant *Formica aquilonia* Yarrow. I. Passive warming of the nest. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Biologia*, 29: 103-107. (in Russian, with English summary)
- Martin, A.-J., 1980b:** Vernal Thermoregulation in the nest mounds of the red wood ant *Formica aquilonia* Yarrow. II. The active heating of brood chambers. *Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Biologia*, 29: 188-197. (in Russian, with English summary)
- Martin, A.-J., 1983:** Mechanisms of behaviour. Materials of third Soviet conference about ethology. Soviet Academy of Science. Moscow: 102-105. (in Russian)
- Martin, A.-J., 1987:** Ants and forest protection. In Ljervij, T. (ed.): *Eight Soviet Myrmecologist Symposium*. Biological Institut of Soviet Academy of Sciences, Novosibirsk: 127-132. (in Russian)
- Matejka, F., Huzulák, J., 1987:** Analýza mikroklímy porastu. Veda/Vydavateľstvo slovenskej Akadémie vied, Bratislava.
- Morecroft, M.D., Taylor, M.E., Oliver, H.R., 1998:** Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural & Forest Meteorology*, 90: 141-156.
- Nařízení Okresního úřadu Šumperk č. 25/1999 o vyhlášení přírodní památky Rodlen.



- O'Donnell, S., Foster, R.L., 2001:** Thresholds of Response in Nest Thermoregulation by Worker Bumble Bees, *Bombus bifarius nearcticus* (Hymenoptera: Apidae). *Ethology*, 107: 387-399.
- Peck, L. 1996:** Temporal and spatial fluctuations in ground cover surface temperature at a northern New England site. *Atmospheric research*, 41: 131-160.
- Pranschke, A.M., Hooper-Bui, L.M., 2003:** Influence of Abiotic Factors on Red Imported Fire Ant (Hymenoptera: Formicidae) Mound Population Ratings in Louisiana. *Environmental Entomology*, 32: 204-207.
- Quitt, E., 1975:** Klimatické oblasti ČSR. 1:500 000. Geodetický ústav ČSAV Brno. Brno.
- Rasse, P., Deneubourg, J.L., 2001:** Dynamics of nest excavation and Nest size Regulation of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behaviour*, 14: 433-449.
- Romey, W.L., 2002:** Does harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis*, shape its mound to catch the morning sun? *The southwestern Naturalist*, 47: 175-181.
- Rosengren, R., Fortelius, W., Lindström, K., Luther, A., 1987:** Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Annales Zoolgici Fennici*, 24: 147-155.
- Schmolz, E., Brüders, N., Daum, R., Lamprecht, I., 2000:** Thermoanalytical investigations on paper cover of social wasps. *Thermochimica acta*, 361: 121-129.
- Starý, B., 1987:** Užitečný hmyz v ochraně lesa. Státní zemědělské nakladatelství v Praze, Praha.
- Šafář, J., et al., 2003:** Olomoucko. In Mackovčín, P., Sedláček, M.: Chráněná území ČR, svazek VI., Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha.
- Ter Braak C., J., F., Šmilauer P., 1998:** CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca.
- Véle, A., Dad'ourek, M., 2001:** Péče o lesní mravence *Formica polyctena* na lokalitě Zdiměř, 2001. Závěrečná zpráva pro Magistrát města Olomouce. Nепublikováno, Sdružení Krajina.
- Véle, A., Dad'ourek, M., 2002:** Péče o lesní mravence *Formica polyctena* na lokalitě Zdiměř, 2002: Závěrečná zpráva pro Magistrát města Olomouce. Nепublikováno, Sdružení Krajina.
- Vyhláška č. 395/1992 Sb. kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny.
- Weidenmuller, A., 2004:** The control of nest climate in bumblebee (*Bombus terrestris*) colonies: interindividual variability and self reinforcement in fanning response. *Behavioral Ecology*, 15: 120-128.

## PŘÍLOHY

Tab. 7: Výsledky měřených charakteristik hnízd a jejich prostředí

<i>č. hnízda</i>	<i>aktiv. pap.</i>	<i>aktiv odh.</i>	<i>zásah</i>	<i>výška kupy</i>	<i>prum. kupy</i>	<i>zástin</i>	<i>exp.J</i>	<i>% zarůst</i>
111	23	80	1	41	84	1	0	80
114	6	40	1	25	60	1	0	40
144	19	80	0	60	135	1	0	50
575	24	80	1	35	95	1	0	60
148	15	60	0	40	95	0	0	50
579	50	100	1	65	145	0	0	50
154	4	40	1	30	85	0	0	50
583	21	100	0	60	155	0	1	50
162	11	100	1	50	85	0	0	85
586	12	100	0	60	90	0	1	80
473	50	100	0	50	135	0	0	50
702	23	100	0	95	125	0	1	45
244	50	100	0	20	60	0	1	45
253	50	100	1	25	110	0	1	65
257	50	100	1	25	75	0	1	60
810	16	100	0	70	165	1	1	35
275	13	80	1	80	145	1	0	50
791	35	100	1	70	150	1	0	50
281	50	100	1	75	165	1	0	40
203	15	100	0	65	100	1	1	35
269	25	100	0	55	120	0	1	55

u žádného z pokusných hnízd nebylo zaznamenáno *poškození*