

Univerzita Karlova v Praze,
Přírodovědecká fakulta,
Katedra ekologie



Faktory ovlivňující prostorové rozmístění a velikost mravenišť lesních mravenců (*Formica rufa* group)

Bakalářská práce

Jiří Zeman

Praha 2008

Školitel: Mgr. Jan Frouz CSc.

Tímto chci poděkovat svému školiteli Janu Frouzovi za pomoc při psaní práce a cenné připomínky; své rodině, za to, že mi nechala klid na psaní a podporovala mě; svým přátelům a kolegům z pracovny, kteří mi pomáhali v boji s úředním šimlem a Hydře, že mě nenechala se zbláznit; dále děkuji panu Wernerovi a manželům Bezděčkovým za pomoc při shánění článků. V neposlední řadě děkuju Slávce za pomoc s psaním tabulky a hlavně za to, že mě psychicky podržela, když jsem to nejvíc potřeboval.

Abstrakt.....	4
Úvod.....	5
1.Lesní mravenci a jejich význam pro ekosystém lesa.....	6
1.1. Zařazení lesních mravenců.....	6
1.2. Význam lesních mravenců.....	7
2.Charakteristika jednotlivých druhů.....	8
3.Rozšíření lesních mravenců.....	11
3.1. Geografické rozšíření.....	11
3.2. Ekologické faktory ovlivňující výskyt.....	11
4. Hnízda lesních mravenců a jejich velikost a tvar.....	13
4.1. O hnízdech lesních mravenců.....	13
4.2. Termoregulační vlastnosti hnízdní kupy.....	15
4.3. Tvar nadzemní kupy.....	16
4.4. Velikost hnízd lesních mravenců.....	16
5. Inventarizace lesních mravenců.....	18
Závěr.....	20
Seznam použité literatury.....	22

Abstrakt

Náplní této rešerše je hnízdní ekologie lesních mravenců podrodu *Formica s. str.*. V první části se věnuje lesním mravencům obecně a jejich významu pro lesní ekosystémy, následuje charakteristika jednotlivých druhů, dále práce shrnuje různé faktory ovlivňující prostorové rozmístění, tvar a velikost jejich hnízd. V závěru se objevuje shrnutí dat z některých inventarizací prováděných na území České a Slovenské republiky a jejich porovnání.

Klíčová slova: *Formica s. str.*, hnízdní ekologie, prostorové rozmístění, tvar a velikost hnízd, inventarizace

Abstract

*This review is about nesting ecology of the red wood ants (subgenus *Formica s. str.*). In the first part it describes red wood ants in general and their value for the forest ecosystems, characteristics of each species follows, further this work summarize different factors, which influence spatial distribution, shape and size of their nests. In the end it is a summary of data from some inventory done in Czech republic and Slovakia and the data comparison.*

*Keywords: *Formica s. str.*, nesting ecology, spatial distribution, nest shape and size, inventory*

Úvod

Většina mravenců si stejně jako řada ostatních zástupců sociálního hmyzu staví trvalá nebo alespoň dočasná hnízda, která slouží jako úkryt pro nedospělá vývojová stádia, pohlavní jedince i dělnice. Hnízda mohou být užívána po dobu od několika měsíců až po několik desetiletí (například u lesních mravenců). Stavba hnízda je energeticky náročná činnost, která do značné míry ovlivňuje řadu aspektů mravenčí kolonie. Tím že mravenci staví hnízdo stávají se jejich pohlavní jedinci a vývojová stádia lépe chráněny před predátory a nepřízní klimatu, v našich podmínkách i slouží například i k přežití zimního období. Hnízda mohou též umožňovat udržování specifických mikroklimatických podmínek příznivých pro vývoj plodu nebo růst symbiotických mikroorganismů. Slouží též k uchování většího množství potravy potřebného pro uživení nejen dělnic, ale i spousty larev. Navíc díky stavbě hnízd jsou mravenci dočasně nebo trvale vázány na určité teritorium v okolí hnízda, což jim umožňuje se různě specializovat a naplno a dlouhodobě využívat potravní možnosti svého okolí, což dovedli do dokonalosti zvláště lesní mravenci skupiny *Formica rufa*.

Lesní mravenci si staví nápadná komplikovaná hnízda, typická hlavně velkými kupovitými nadstavbami z rostlinného materiálu. Od hnízd příbuzných mravenců z podrodů *Serviformica* a *Coptoformica* se snadno odliší. *Coptoformica* staví také nadzemní kupy z rostlinného materiálu, ale menší a většinou z úlomků trav. Mravenci podrodu *Serviformica* mají pouze podzemní hnízda, občas nad nimi staví nízký val z vnesené zeminy.

Je obecně známo, že kupovité struktury mají u mravenců důležitou funkci při hnízdění termoregulaci, především slouží jako inkubátor pro vývoj potomstva. Tyto nadstavby pohlcují přímé sluneční záření i rozptýlené světlo, díky němuž v nich vzniká větší teplotní variabilita, ale hlavně jsou tyto teploty víceméně stálé nehlédě na okolní teplotu. Organický materiál má pro pohlcování světla řádově lepší izolační vlastnosti, než půda, kterou používají jiné druhy. Také se ve hnízdě díky větracímu systému daří udržovat stálou vlhkost. To je důležité pro vývoj plodu, mravenci mohou přenášet různá vývojová stadia dle potřeby na místa, která nabízí pro jejich vývoj nejlepší podmínky.

Lesní mravenci jsou často studovanou skupinou, a to především pro pozitivní vliv pro lesní ekosystémy; proto jsou i u nás chráněni zákonem. Ve své bakalářské práci se zabývám hnízdění ekologii lesních mravenců; rozšíření lesních mravenců v rámci lesního komplexu a faktorům určujícím, jak vypadá jejich hnízdo. Cílem práce je shromáždit co nejvíce údajů o hnízdění ekologii lesních mravenců a vytvořit tak základ pro následující výzkum.

1. Lesní mravenci a jejich význam pro ekosystém lesa

1.1. Zařazení lesních mravenců

Mravenci patří mezi žahadlový štíhlopasý blanokřídlý hmyz (Hymenoptera: Apocrita: Aculeata), do nadčeledi Vespoidea, kde tvoří celou jednu čeleď Formicidae (Bogusch, Straka et Kment (eds.), 2007). Všichni mravenci jsou eusociální hmyz, protože splňují všechny tři podmínky pro eusocialitu: je u nich vyvinuta dělná práce včetně péče o potomstvo, v kolonii současně žijí jedinci více generací a mají oddělené pohlavní a nepohlavní kasty (Keller et Chapuisat, 2002). Díky tomu mohou jejich kolonie dosahovat značného počtu jedinců a mají tak velký vliv na své okolí. Lesními mravenci rozumíme mravence rodu *Formica*, podrod *Formica* s. str. V cizí literatuře se ovšem často setkáváme s tím, že se lesní mravenci pro své podobné vlastnosti označují jako skupina druhů *Formica rufa* (*Formica rufa* group). Například Bolton členění na podrody neuznává, považuje je za špatně taxonomicky vymezené (Bezděčka, 2000; Bolton, 1995).

U nás je známo celkem 6 druhů lesních mravenců, jsou to:

Formica aquilonia Yarrow

F. lugubris Zetterstedt

F. polyctena Förster

F. pratensis Retzius

F. rufa Linnaeus

F. truncorum Fabricius

Sedmý druh skupiny *Formica rufa* group, *F. uralensis* Rusky, 1895 u nás nežije, vyskytuje se více na sever a východ.

Mezi lesními mravenci se vyskytují jak druhy monogynní (jedna plodná samička v hnízdě) a monokalické (netvořící seskupení hnízd) tak i druhy polygynní a polykalické. Taxonomie lesních mravenců je nesmírně složitá, všechny druhy jsou si hodně morfologicky podobné a ve svých znacích hodně variabilní. Ve starší literatuře nebyly druhy *F. aquilonia*, *F. lugubris* a *F. polyctena* rozlišovány, údaje o nich jsou zahrnuty pod druhem *F. rufa* (Sadil, 1955; Bezděčka, 2000). Polygynní hnízda se často skládají z několika dílčích rojů navzájem provázaných výměnou potravy a jedinců, které mohou žít jinak odděleně v různých sektorech jednoho hnízda, stejně tak část potravního teritoria má každý dílčí roj vlastní. Každý roj také přináší potravu ze své části teritoria svou vlastní potravní cestou, takže se podle počtu potravních cest dá určit, kolik v daném hnízdě je dílčích rojů. Počet rojů se liší hnízdo od

hnízda, ale v zásadě platí, že hnízdo (nebo dílčí roj) musí dosáhnout určité početnosti, aby po rozdělení se na dva dílčí roje byly oba životaschopné. Tento počet se liší podle podmínek i v rámci jednoho druhu. Aby byla udržena rovnováha v mraveništi, musí být všechny dílčí roje stejně početné; jakmile jeden začne převládat, rozdělí se nebo založí oddělek, a tím se znovu početně vyrovná s ostatními (Zacharov, 1984).

Rozšířením lesních mravenců a jejich hnízdy se podrobněji zabývám ve třetí a čtvrté kapitole.

1.2. Význam lesních mravenců

Hlavní složkou potravy lesních mravenců je medovice produkovaná stejnokřídlým hmyzem (tvoří většinu celkového množství získávané potravy, slouží jako potrava pro dělnice a královny), a pak různý hmyz a ostatní bezobratlí (potrava pro larvy). Zatímco medovice obsahuje v podstatě jen sacharidy, které dodávají dělnicím potřebnou energii, larvy vyžadují ke svému vývoji převážně proteiny. Z toho vyplývá, že umístění hnízd lesních mravenců je vázáno na blízkost potravních stromů, na nichž se nacházejí kolonie mšic a dalších stejnokřídlých, stejně jako množství jiných živočichů lovených jako potrava (Rosengren et Sundström, 1987; Zacharov, 1984).

Podobně jako ostatní mravenci mají i lesní mravenci významný vliv na své okolí, který je u nich ještě větší vzhledem k jejich velké početnosti a, zvláště u polykalických druhů, tvorbě rozsáhlých komplexů hnízd. Jako lesní druhy mají velký význam pro lesní ekosystémy a to na mnoha úrovních. Tím, že jsou mravenci po dlouhou dobu vázáni na jedno místo, dochází v jejich hnízdě ke koncentraci rostlinného materiálu a jeho rychlejšímu rozkladu díky vyšší teplotě a vlhkosti uvnitř hnízda, a tím vyšší produkci humusu a to až desetinásobně (Zacharov, 1984; Frouz et al., 1997). Kromě humusu je půda okolo mravenišť obohacována i o prvky důležité pro růst rostlin, například koncentrace uhlíku, dusíku a rozpustného fosforu byly prokazatelně větší ve hnízdě a pod hnízdem než v mimohnízdním organickém materiálu a okolní půdě a rozdíl byl výraznější ve starších lesích (Frouz et al., 1997; Kilpeläinen et al., 2007).

Velmi významný vliv mají lesní mravenci na okolní bezobratlou faunu; jejich larvy potřebují ke svému vývoji proteiny, a proto musí mravenci lovit ve svém teritoriu relativně velká množství hmyzu. Velká mravenišť uloví denně i desítky tisíc jedinců kořisti. Pokud dojde k přemnožení nějakého druhu hmyzu, stává se díky své zvýšené abundanci také početnější složkou mravenčí kořisti (při masovém přemnožení může tvořit až 90 % mravenčí

potravu). Tím mravenci regulují početnost některých škůdců, kteří se čas od času přemnoží (Zacharov, 1984; Randuška, 1995).

Výživou dělnic je medovice, proto se mezi mravenci a stejnokřídlým hmyzem vyvinul vztah zvaný trofobióza, kdy mravenci ochraňují před predátory a parazity a rozšiřují kolonie zejména mšic na rostlinách a na oplátku olizují jimi produkovanou medovici, což je odpadní produkt mšičího metabolismu a skládá se převážně ze sacharidů (zejména melicitózy, glukózy a fruktózy; Fischer et Shingleton, 2001). To na jednu stranu znamená zvyšování počtu mšic na rostlinách v okolí mravenišť a tím i vyšší zátěž pro ně, na druhou stranu spotřebováváním medovice brání mravenci například vzniku různých mykóz na rostlinách, které se mohou rozvíjet právě na povlacích ztuhlé medovice (Zacharov, 1984).

Mravenci mají také přímý vliv na zvyšování početnosti u různých druhů obratlovců, pro které jsou snadnou, na jednom místě dostupnou potravou; a to především hmyzožravého ptactva, obojživelníků a plazů, ale také i různých savců (Zacharov, 1984); například tvoří významnou složku potravy hnědých medvědů (Swenson et al., 1999).

Zajímavý je také relativně nedávno objevený vztah mezi mravenci a žížalami. Bylo zjištěno, že v mravenišťích lesních mravenců (výzkum byl prováděn u druhu *F. aquilonia*) žije v povrchové vrstvě kupy více žížal než v okolní půdě, u některých druhů žížal až pětinasobně. Žížaly mají v mraveništi dokonalou ochranu před svými predátory a predací ze stran mravenců se vyhýbají pomocí chemických látek obsažených ve svém mukusu. Tento vztah je výhodný i pro mravence a má přímou souvislost s jejich hnízdy, protože se předpokládá, že žížaly zabraňují přerůstání hnízdní kupy plísněmi, houbami rozkladači a houbovými patogeny, čímž prodlužují trvání hnízda a tím i kolonie (Laakso et Setälä, 1997).

2. Charakteristika jednotlivých druhů

Druhy lesních mravenců jsou si ekologicky hodně podobné, v zásadě je můžeme rozdělit do dvou ekologických skupin na druhy primárně monogynní a druhy polygynní. Monogynní druhy tvoří solitérní hnízda a rozšiřují se na velké vzdálenosti okřídlenými samičkami, zatímco druhy polygynní se šíří oddělkami a dělením rojů na malé vzdálenosti, ale osídlí tak mnohem větší prostor (Zacharov, 1984).

Následuje podrobnější charakteristika jednotlivých druhů lesních mravenců a jejich hnízd:

Rod: *Formica* Linnaeus, 1758

Podrod: *Formica* s. str. Linnaeus, 1758

Formica polyctena Förster, 1850 (mravenec pospolitý)

Naši nejběžnější a nejrozšířenější lesní mravenci. Jejich hnízda tvoří u nás přes 50 % z hnízd všech lesních mravenců. Nalezneme je v jehličnatých lesích od nížin až po středně vysoké horské polohy, ale na rozdíl od *F. rufa* se vyskytuje také ve světlých listnatých lesích, kde si buduje ploché malé kupky opřené o na zem spadlé větve nebo malé pařezy. Ve stinných smrkových lesích ovšem tvoří velká, kuželovitá až oblá hnízda, někdy stavějí ohromná hnízda o šířce nad tři metry a výšce přes metr a půl. Takto velká hnízda patří vždy tomuto rodu. Hnízdní materiál je tvořen převážně opadaným jehličím. Jde o druh polygynní a polykalický, tvoří velké komplexy hnízd, často i několika set. Typické pro ně je šíření kolonií odštěpováním oddělků z mateřského hnízda (Bezděčka, 1982, 2000; Bretz, 1999; Zacharov, 1984).

Formica rufa Linnaeus, 1758 (mravenec lesní)

Náš druhý nejpočetnější lesní mravenec, obývající vlhčí prostředí než *F. polyctena*. Vyskytuje se převážně na okrajích lesních porostů i uvnitř nich. Typické pro něj jsou lesy nížin a pahorkatin. Jeho kupy jsou podobné hnízdům *F. polyctena*, ale jsou o něco menší (šířka do dvou metrů, výška do metru). Solitérní hnízda staví na rozhraní lesního porostu a prosvětleného prostoru. Jako hnízdní materiál převládá jehličí, používají také i úlomky větviček a drobné kamínky. *F. rufa* je převážně monogynní a monokalický druh, ale mohou se vyskytnout i polygynní a polykalické kolonie. Například v Krkonoších se nacházejí rozsáhlé kolonie tohoto druhu připomínající komplexy hnízd druhu *F. polyctena*. Jeho samičky se zúčastňují svatebních letů a zakládají nová hnízda převážně sociálně parazitickým způsobem. Druhy *F. rufa* a *F. polyctena* se často mezi sebou kříží (Bezděčka, 1982, 2000; Bretz, 1999; Hofener et al., 1996; Miles, 2001).

Formica pratensis Retzius, 1783 (mravenec trávni)

Je z našich lesních mravenců největší a třetí nejhojnější. Obývají především otevřená stanoviště, jako jsou louky, pastviny, okraje lesů, železniční násypy a příkopy silnic, vyskytují se i ve světlých listnatých lesích. Dále na východ se tento druh stává druhem lesním, podobně jako předcházející druhy. V ČR se vyskytuje v nížinách a na pahorkatinách. Vytváří zejména

soliterní, nevysoká hnízda se širokou základnou, tvořená úlomky suchých stébel, hručkami půdy a drobnými kamínky či semeny. Na stepních biotopech s nízkou vegetací vedou k hnízdům udržované cesty zbavené vegetace. Je to převážně monogynní a monokalický druh tvořící soliterní hnízda nebo malé kolonie o několika hnízdech (Bezděčka, 1982, 2000; Bretz, 1999).

Formica aquilonia Yarrow, 1955 (mravenec boreální)

Alpský vysokohorský a severský druh, u nás se vyskytuje jako glaciální relikv na dvou místech, ve smrkových porostech v Novohradských horách a v Blanském lese, kde je dominantním druhem lesních mravenců. V severnějších oblastech je nejrozšířenějším druhem. Vytváří oblé až homolovitě kupy z jehličí a úlomků větviček, které jsou menší než kupy *F. polyctena*. Jde o polygynní a polykalický druh, vytvářející mnohohnízdni kolonie, podobně jako *F. lugubris*, vůči kterým je ale konkurenčně slabší (Bezděčka, 1982, 2000; Bretz, 1999; Laine et Niemela, 1989; Nešpor et Nešporová, 2004a).

Formica lugubris Zetterstedt, 1840 (mravenec podhorní)

Horský druh lesního mravence, u nás znám z pěti pohoří: ze Šumavy, kde je ve výšce nad 700 m n. m. převládajícím druhem lesních mravenců, z Brd, z Jeseníků, z Novohradských hor a ze Žďárských vrchů. Je to druh přizpůsobený chladnému a vlhkému prostředí. Pro vysokohorské lesy má podobný význam jako *F. polyctena* v nižších polohách. Kupy tvoří z jehličí a větviček. U nás je to polygynní a polykalický druh tvořící poměrně rozsáhlé komplexy, ale v severních lesích (například ve Finsku) jde o druh monogynní a monokalický (Bezděčka, 1982, 2000; Bretz, 1999; Punttila, 1996).

Formica truncorum Fabricius, 1804 (mravenec pařezový)

Je světlomilným druhem mravenců, žijící po celém území našeho státu, ale většinou nehojně. Pouze v Krkonoších a Orlických horách se vyskytuje častěji. Najdeme ho převážně na okrajích lesů či lesních cest nebo na lesních pasekách, nevyhýbá se ale ani bezlesí. Pokud dojde k nárustu lesa a vzniku hustšího zápoje jeho hnízda vymizí. Staví menší a plošší, často skrytá, hnízda; se základem v suchých pařezech a hromadách kamení, které pak v průběhu let překrývají jehličím. Jsou hlavně monogynní a monokaličtí, převažují u nich soliterní hnízda, běžné jsou ale i kolonie několika hnízd (Bezděčka, 1982, 2000; Bretz, 1999; Miles, 2000b; Laine et Niemela, 1989).

3. Rozšíření lesních mravenců

3.1. Geografické rozšíření

Lesní mravenci jsou dominantními mravenci palearktických jehličnatých lesů (Sorvari et Hakkarainen, 2005). Jak už jejich označení napovídá, obývají lesní mravenci převážně lesy, ale mohou se vyskytovat i na otevřených stanovištích (*F. pratensis* a vzácnější *F. truncorum*). Druhy *F. aquilonia* a *F. lugubris* jsou horské a severské (vyskytují se i ve vyšších polohách v Alpách a v severních oblastech tvoří převažující druhy lesních mravenců), ostatní druhy žijí v nižších polohách. *F. uralensis* se vyskytuje v severnějších šířkách Evropy a Asie (Bezděčka, 2000).

3.2. Ekologické faktory ovlivňující výskyt

Umístění mraveniště přímo ovlivňuje mikroklimatické podmínky uvnitř něho. Jelikož je jeho hlavní funkce udržovat stálou teplotu, bývá většina hnízd vystavena přímému slunečnímu světlu. Zároveň je potřeba ochraňovat mraveniště před proudícím studeným vzduchem. Proto je většina mravenišť lesních mravenců umístěna na okraji lesa nebo rozhraní dvou různě vysokých porostů respektive lesa a cesty a v naprostá většině případů jsou exponována jižním (a jihovýchodním či jihozápadním) směrem (Daňo, 2001). I pokud jsou mraveniště umístěna uvnitř porostu, většinou jde o starý řídký les, kde slunce může prosvítat mezi kmeny, anebo jde o stará mraveniště, která vznikla původně v otevřeném terénu a les nad nimi vyrostl až poté. Ze severní strany bývají hnízda chráněna buď přímo konfigurací mikroreliefu nebo se nacházejí při nějaké terénní vlně, kmeni či pařezu (Randuška, 1995). Pokud porovnáme dva nejvíce polygynní a polykalické druhy mezi sebou, tak *F. aquilonia* preferuje staré lesy, zatímco *F. polycytena* se nachází na slunečných okrajích lesů (Punttila, 1996).

Kůsová (2004) dokazovala statistickou metodou, že i na vhodné lokalitě existuje rozdíl mezi místem, kde se mraveniště vyskytuje a místem, kde není, a z toho vyvodit, které faktory jsou pro umístění hnízd lesních mravenců určující. Po vyhodnocení výsledků vycházelo, že pro místa s mraveništi je potřeba méně zárostu, více slunce z jihu, více borovice, méně břízy a více druhů rostlin. Ukázalo se, že je ekologický rozdíl mezi místem, kde se mraveniště nachází a náhodným místem v porostu, kde se nenachází. Zdá se, že si mravenci nové místo aktivně vybírají na základě kombinace nějakých charakteristik habitatu daného místa. Jedná se o faktory jako zápoj korun, druhy stromů v okolí hnízda apod., naopak půdní strukturu,

faunu v okolí hnízda, přítomnost mšic na stromech v okolí hnízda či přítomnost některých druhů rostlin dokáží lesní mravenci ovlivnit a pozměnit tak, aby jim tyto faktory vyhovovaly.

Hnízda lesních mravenců jsou také vázána na jejich hlavní zdroj obživy, kterou je medovice produkována stejnokřídlým hmyzem, v našich podmínkách převážně mšicemi. Každé mraveniště má ve svém okolí potravní stromy či keře, ke kterým vedou frekventované potravní cesty. Co se týče samotných kolonií mšic, mravenci je nejen ochraňují a olizují jejich medovici, ale dokáží také regulovat jejich početní stavy a přenášet je na výhodnější místa (Hölldobler et Wilson, 1990; Zacharov, 1984). Kůsová (2004) uvádí, že na vhodné lokalitě pro umělý výsadek lesních mravenců, by se měly nacházet 3-4 potenciálně potravní stromy.

Jak již bylo řečeno, můžeme lesní mravence skupiny *Formica rufa* group rozdělit do dvou ekologických skupin, a to na polygynní a monogynní. Liší se mimo jiné i způsobem zakládání hnízda. Monogynní druhy se šíří okřídlenými samičkami během svatebních letů, které po oplození zakládají nové kolonie sociálně parazitickým způsobem v hnízdech mravenců podrodu *Serviformica* rodu *Formica* (mladá samička lesních mravenců vnikne do jejich hnízda, zabije místní samičku a sama zaujme její místo; původní dělnice ji přijmou a opečovávají ji i její potomstvo; hnízdo je dočasně smíšené z dělnic obou druhů, než původní obyvatelky vymřou); zatímco polygynní druhy zakládají nové kolonie hlavně pomocí oddělků (Czechowski, 1993; Buschinger et Heinze, 1992). V důsledku toho jsou hnízda monogynních mravenců soliterní a jejich kolonie většinou monokalické (neseskupuje se více hnízd pohromadě), také rychleji kolonizují nové vzdálené plochy a k uživení se jim stačí menší potravní teritorium, takže osidlují i menší lesní fragmenty. Oproti polygynním druhům jsou jejich kolonie relativně krátkověké, délka jejich trvání záleží na délce života samičky, takže jsou schopni osidlovat i disturbované plochy. Především jsou ale mladé samičky při zakládání nového hnízda závislé na přítomnosti kolonie mravenců podrodu *Serviformica*, hlavně druhu *F. fusca*, jejichž „pomoc“ potřebují. Polygynní druhy tvoří často polykalické kolonie, takže se jejich hnízda nachází ve shlucích. Vzhledem k tomu, že se šíří oddělky, mohou osidlovat i starší zastíněné lesy a větší lesní fragmenty, kde díky své polykalii vítězí v kompetici nad monogynními druhy lesních mravenců. Jejich kolonie skládající se z více samiček mohou existovat i mnohem delší dobu než je délka života samičky, proto se udrží i dlouhodobě na stabilních biotopech (Punttila, 1996).

Monogynní druhy lesních mravenců jsou schopny rychleji osidlovat vzdálenější oblasti a menší plochy. Například na ostrůvcích ve Finském zálivu jsou nejčastějšími lesními mravenci monogynní druhy *F. rufa* a *F. lugubris*, zatímco ve vnitrozemí se nejčastěji vyskytují polygynní a polykalické druhy *F. polyctena* a *F. aquilonia*. Efekt priority hraje

velkou roli v určování, který druh osídlí daný fragment. Na malých ostrůvcích se monogynní druhy *F. rufa* a *F. lugubris* navzájem střídají na různých ostrovech souostroví (Rosengren et Pamilo, 1983).

V našich podmínkách jsou druhy *F. aquilonia* a *F. lugubris* horské, zatímco ostatní obývají nižší polohy, například v Krkonošském národním parku se vyskytují druhy *F. polycтена* a *F. rufa* se vyskytují do 800 m n. m., *F. truncorum* do 930 m n. m. a *F. pratensis* do 750 m n. m. Výsadky prováděné lidmi se ovšem mohou uchytit i ve vyšších polohách (Miles, 1999).

Vliv na rozšíření hnízd lesních mravenců může mít také znečištění těžkými kovy, Eeva a spol. zaznamenali větší koncentraci hnízd druhu *F. rufa* na znečištěných lokalitách, naopak hnízda druhu *F. lugubris* se více nacházela na místech neznečištěných těžkými kovy, ale počet vzorků u těchto dvou druhů byly příliš malé na to, dělat nějaké přesné závěry. Druhy *F. polycтена* a *F. aquilonia* se nacházely se stejnou pravděpodobností v obou oblastech (Eeva et al., 2004).

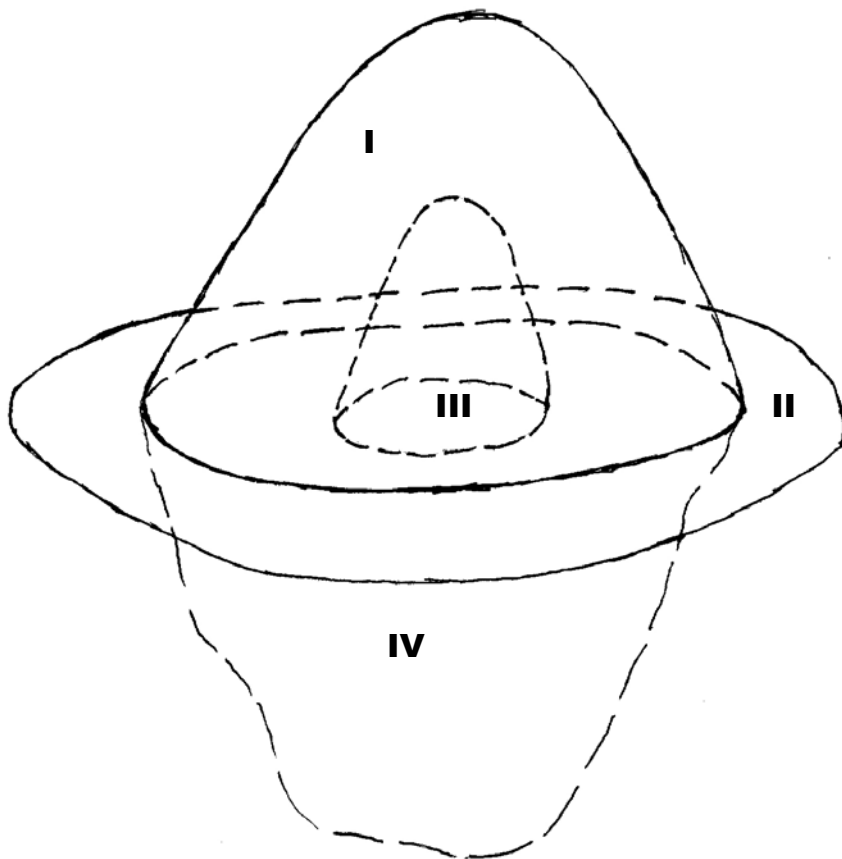
Dalším limitujícím faktorem je hladina podzemní vody, která přímo ovlivňuje vlhkostní poměry v hnízdě. Nejspodnější část hnízda se většinou dotýká hladiny podzemní vody. Na sušších místech sice mohou hnízda vzniknout a několik let přežívat, ale nepodaří se jim plně se rozvinout. Naopak lesní mravenci druhu *F. lugubris* mají schopnost vytvářet mraveniště i na lokalitách s vysokou hladinou podzemní vody. Podle Hrušky (1999) je pak podmínkou jejich existence v takových biotopech dostatek kapének pryskyřice, kterou dělnice pod jehličnatými stromy sbírají ke stavbě vnitřního kužele hnízda. Vnitřní kužel mraveniště s bohatě strukturovanými komůrkami je pak vytvořen jako slepenec z jednotlivých kapének pryskyřice a menšího množství drobných úlomků větviček.

4. Hnízda lesních mravenců a jejich velikost a tvar

4.1. O hnízdech lesních mravenců

Každé hnízdo lesních mravenců se skládá z podzemních chodbiček a komůrek, které mohou zasahovat do velkých hloubek (cca 2m, často v kontaktu s podzemní vodou) a z nadzemní části. Ta bývá často tvořena starým, trouchnivým pařezem nebo nahromaděným kamením, na němž je většinou navršena kupa z opadaných jehliček nebo jiného rostlinného materiálu. V její vnitřní části, tzv. vnitřním kuželu, je udržována stálá teplota a vlhkost potřebná pro správný vývoj plodu (Miles, 2000a; Zacharov, 1984; Frouz, 2000). Hnízdo bývá

často postaveno na starém, rozkládajícím se pařezu s kořeny, podél nichž mravenci při stavbě podzemní části hnízda snáze pronikají do země; hlavně na jílovitých půdách. Podzemní část mraveniště má tvar obráceného kuželu a nejhlubší místo koresponduje s nejvyšším bodem kupy. Větší hnízda často mají kolem kupy vytvořen val z vynesené zeminy (obrázek 1). Složení hnízdního materiálu záleží na typu okolního porostu, ale obecně se dá říci, že vnější část kupy (do hloubky cca 15 cm) je složena z jemnějšího materiálu, zatímco hrubším materiálem byl vyplněn vnitřní kužel. U malých hnízd je převaha jemného materiálu. Největší rozdíl jemnosti mezi vnitřní a vnější částí hnízda nacházíme u mravenišť druhu *F. polyctena*, který má ovšem také největší hnízda z našich lesních mravenců (Randuška, 1995).



Obr. 1: Kupovitá hnízdní nadstavba a její části (podle Zacharova, 1984)

I – Hnízdní kupa, II – val z vynesené zeminy, III – vnitřní kužel hnízda, IV – podzemní část hnízda

4.2. Termoregulační vlastnosti hnízdní kupy

Jak již bylo řečeno, hlavní úlohou kupovitých nadzemních staveb u mravenců obecně jsou jejich termoregulační vlastnosti; udržování víceméně stálé teploty a vlhkosti, důležité pro vývoj nedospělých stadií. Zvláště lesní mravenci vykazují impozantní schopnost udržovat stálou teplotu ve svých velkých hnízdech tvořených materiály s nízkou tepelnou kapacitou a malou tepelnou vodivostí, čili z dobrých izolantů (Frouz, 2005). Daří se jim udržovat celoročně vyšší teplotu než je teplota okolí a to i v zimě, kdy okolo mrzne. Pro termoregulaci hnízda jsou důležité některé jevy: expozice hnízdní kupy vůči slunečnímu záření, teplo donášené mravenci sluníci se na povrchu hnízda, teplo vyráběné mikrobiální aktivitou při rozkladu hnízdního materiálu a vnitřní metabolické teplo produkované samotnými mravenci (Rosengren et al., 1987; Frouz, 2005).

Vlhkost hnízda je velmi variabilní a záleží i na umístění mraveniště. Zastíněná hnízda jsou vlhčí, zatímco ty více osvětlená sušší (Frouz, 1996). Také se hnízdní vlhkost může lišit i u různých hnízd v rámci jednoho druhu, například u druhu *F. polyctena* se vyskytují jak suchá, tak vlhká hnízda, která se liší teplotním režimem, místem výskytu i mikrobiální aktivitou, která na teplotě a vlhkosti hnízda závisí (Frouz, 2000; Frouz et al., 2007). Vyšší vlhkost hnízda totiž zvyšuje teplo produkované díky mikrobiální aktivitě (Coenen-Staß, 1980), ale na druhou zvyšuje tepelné ztráty, protože snižuje izolační vlastnosti hnízda (Frouz, 1996).

Mikrobiální hypotéza zahřívání hnízd lesních mravenců je postavena na tom, že mravenci sbírají a shromažďují jehlice do hnízda jako „palivové“ dříví. Hnízdní materiál pak může skrz mikrobiální aktivitu vytvářet určité množství tepla (Coenen-Staß, 1980). Takto vytvářené teplo může hrát významnou roli v ohřívání hnízda, ale zdá se, že ne hlavní.

Mezi teplotou hnízd lesních mravenců a okolní teplotou existuje negativní závislost. U hnízd, která se nachází dál na severu a jsou po většinu roku obklopená sněhem, byla zjištěna produkce okřídlených pohlavních jedinců i v době, kdy byla část kupy překryta sněhem. To je dáno tím, že zahřívání v těchto hnízdech musí začít už v pozdních zimních měsících, protože vývoj z vajíčka do dospělce trvá několik týdnů a nemůže být dokončen ve studeném hnízdě. Z toho se ukazuje, že metabolické teplo vytvářené samotnými mravenci má velký vliv pro termoregulaci, a to hlavně v období, kdy se kupa nemůže zahřívát slunečním zářením (Rosengren et al., 1987).

4.3. Tvar nadzemní kupy

Všichni mravenci skupiny *Formica rufa* staví nad svými zemními hnízdy kupovité nadstavby z odumřelého rostlinného materiálu. Základním tvarem kupy je symetrický jednovrcholový kužel. V přírodě se ale tvary hnízda od tohoto ideálního často odlišují. To může být dáno buď přímo vlastnostmi okolního prostředí nebo velikostí a tvarem teritoria tím i početností obyvatel. Přibližně ideální tvar mraveniště je možné najít pouze na rovnoměrně zastíněných a na rovině. Ve vyšších porostech je tvar hnízda asymetrický, aby bylo maximálně využito tepelného účinku dopadajícího světla; na svahu je tvar hnízda omezen vlastní stabilitou (Gösswald, 1989, 1990). Stavba mraveniště, které je v porovnání k velikosti jedince ohromné, probíhá pomocí vzájemných kontaktů dělnic na povrchu kupy mezi jednotlivými sektory patřícími jednotlivým dílčím rojům. Pokud je intenzita kontaktů rovnoměrná, je tvar mraveniště víceméně symetrický; při poruše rovnováhy například omezením části teritoria a tím i početnosti jednoho dílčího roje dochází k asymetrickému růstu hnízda. K tomu dochází i když mraveniště ztrácí aktivitu, například věkem (Zacharov, 1984). V té době už je početnost mravenců v hnízdě malá, takže osidlují pouze centrální část hnízdní kupy, a vzhled starých mravenišť tak bývá plochý a nepravidelný a hnízda mohou být i vícevrcholová (Randuška, 1995).

Nešporová et Nešpor (2006) zkoumali vliv různých tepelných faktorů na tvar mraveniště. Z jejich výsledků vyplývá, že tvar kupy ovlivňuje například nadměrná sluneční expozice (kupa je pak vyšší, aby se tolik nezahřívala), nadměrné zastínění nebo možnost nadměrného ochlazování (kupy jsou plošší, aby si vytvořili lepší izolační vrstvu). Také byl prokázán vliv nadprůměrné teplotní pohltivosti a kapacity podloží. Kupy jsou pak nízké a ploché a mají větší hnízdní val.

Tvar hnízda záleží také na druhu mravence, který ho obývá, zvláště, jde-li o monogynní či polygynní druh. Podle Gösswalda (1989, 1990) jsou pro monogynní formy druhu *F. rufa* typická vysoká hnízda s velkým poměrem výšky a šířky, zatímco jejich polygynní formy mají hnízda nižší a plošší. U druhu *F. lugubris* tvar hnízda záleží také na počtu královen. Druh *F. pratensis* má dva typy hnízd a to „lesní“, která jsou větší, a pak menší, tzv. „luční“.

4.4. Velikost hnízd lesních mravenců

Velikost kup je ovlivněna mnoha faktory, ale obecně platí, že monogynní druhy mají menší hnízda, než druhy polygynní. Gösswald (1989, 1990) uvádí průměr základny u vzrostlých hnízd druhu *F. rufa* mezi 120 – 150 cm, u *F. pratensis* mezi 40 – 60 cm, u

polygynního *F. lugubris* cca 150 – 200 cm; největší hnízda má polygynní druh *F. polycтена*, nejčastěji o průměru základny do 300 cm a s výškou do 120 cm, ale vyskytují se i hnízda o průměru 4 – 5 m a výšce až 2 m. Kupy u již plně vzniklých kolonií mohou mít objem i několik metrů krychlových, ale většinou jsou menší.

Různé faktory ovlivňující velikost hnízd byly zkoumány ve Finsku na koloniích lesních mravenců polygynního druhu *F. aquilonia*, který je místním ekologickým ekvivalentem našeho polygynního druhu *F. polycтена*. Bylo zjištěno, že velikost hnízd na pasekách je menší než uvnitř lesního porostu. S rostoucí vzdáleností od okraje lesa se velikost hnízda zvyšuje (Sorvari et Hakkarainen, 2005). To je dáno tím, že blíže k okraji lesa jsou mladší a nově založené kolonie; hnízda umístěná v lese vysílají své oddělky ke krajům jako k vhodnějším lokalitám pro založení nových kolonií a hnízda umístěná na světlině se zase snaží přiblížit k potravním stromům (Rosengren et al., 1979). Dalšími důvody pro zakládání nových hnízd na světlinách mohou být například: změna okolního viditelného prostředí, škodlivé změny mikroklimatu a zvýšená expozice hnízd vůči slunečnímu záření, deficit potravy z důvodu kolapsu potravních cest nebo nestejná distribuce populace dělnic okolo hnízda (Rosengren et Pamilo, 1978). Malá hnízda nemají ještě dokonale vyvinutou termoregulaci, která je umožněna od určité velikosti kupy a populace, proto potřebují světelnou energii pro vyhřívání kupy (Rosengren et al., 1979). Co se týče znečištění těžkými kovy, tak Eeva et al. (2004) zjistili, že na znečištěných místech mají hnízda menší objem (o 34 %). Velikost hnízda, zvláště u monogynních druhů, závisí také na velikosti teritoria, protože ta znamená množství sehnatelné potravy, což přímo ovlivňuje počet jedinců v hnízdě a tím i jeho velikost (Skinner, 1980; Zacharov, 1984).

Také je potřeba se zmínit o zarůstání hnízd různými rostlinami, převážně trávami. U druhu *F. pratensis* jde o přirozený proces, který je daný tím, že tyto mravenci používají pro stavbu svých hnízd mimo jiné i semena lučních rostlin a trav. V prostřední části kupy semena z důvodu neustálého promíchávání stavebního materiálu za účelem teplotní a vlhkostní regulace nemají podmínky pro klíčení. Hnízda pak od kraje postupně radiálně zarůstají směrem ke středu, přičemž z většiny zarostlá kupa už nemůže plnit svůj účel a je odsouzena k zániku. Proces zarůstání je tak u tohoto druhu limitujícím faktorem délky existence hnízda. Naproti tomu u „lesních“ druhů lesních mravenců se se zarůstáním nesetkáme, pokud jde o vitální a aktivní hnízda. Pokud nalezneme zarůstající kupu některého z těchto druhů, jde o projev odumírání daného hnízda (Randuška, 1995).

5. Inventarizace lesních mravenců

V České a Slovenské republice byla prováděna řada inventarizací lesních mravenců. Tabulka 1 shrnuje přehled těch, které se mi podařilo shromáždit ze zdrojů publikovaných v české odborné literatuře a částečně i z nepublikovaných zdrojů (diplomových prací, závěrečných zpráv apod.). Tyto práce představují potenciálně cenný materiál pro studiu některých aspektů ekologie lesních mravenců, problémem je, že každá práce měřila různá data a jen některé údaje se vyskytovaly skoro u všech prací a daly se tak použít pro vzájemné srovnání. V pracích často chybí údaj o velikosti sledované plochy, proto se tabulka nedá použít třeba pro odhad počtu hnízd na jednotku plochy. Tabulka proto shrnuje jen přehled parametrů, které byly studovány u většiny prací: počet hnízd, jejich průměrná velikost (objem nebo rozměry hnízda; tam kde byly uvedeny rozměry jsem z nich vypočítal objem hnízda podle Frouze et Finera (2007); v tabulce je pak použit už jen objem), poloha, nadmořská výška a o jaký šlo druh. Také bylo hodnoceno, zda autor mapoval nějakou oblast nebo se přímo zaměřil na konkrétní kolonii. Vzhledem k tomu, že data byla již zpravidla publikována jako průměrné hodnoty, ne vždy opatřené údaji i variabilitě soustředil jsem se v tomto předběžném hodnocení zejména na rozsahy udávaných hodnot.

Tab. 1: Tabulka inventarizací hnízd lesních mravenců prováděných v ČR a SR

studie (citace)	okres	studium kolonie	nadmořská výška (m n.m.)	druh	N hnízd	objem (m ³)
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	835-905	aquilonia	169	0,24
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	757-834	aquilonia	38	0,34
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	680-821	aquilonia	31	0,37
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	870-900	aquilonia	172	0,37
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	818-895	aquilonia	187	0,38
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	620-750	aquilonia	175	0,39
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	667-760	aquilonia	243	0,42
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	865-915	aquilonia	210	0,46
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	860-931	aquilonia	554	0,49
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	620-670	aquilonia	89	0,66
Nešpor et Nešporová, 2004b	Č. Krumlov	ano	880-955	aquilonia	125	0,74
Bezděčka, 1999	Jeseník		1080	lugubris	1265	
Daňo, 1999	Liberec		300-780	polyctena	101	
Miles, 1999	Trutnov		630-780	polyctena	77	
Málek, 2000	Náchod		385-660	polyctena	87	
Miles, 1999	Trutnov		450	polyctena	3	0,13
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		600	polyctena	10	0,17
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		1000-1030	polyctena	8	0,19
Daňo, 2001	Liberec		400-420	polyctena	30	0,19
Daňo, 2001	Liberec		300-320	polyctena	14	0,24
Daďourek, 2002	Šumperk		330-350	polyctena	714	0,26

Daňo, 2001	Liberec		270-300	polycтена	24	0,33
Daňo, 2001	Liberec		260-270	polycтена	11	0,34
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		480-500	polycтена	15	0,34
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		900	polycтена	2	0,35
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		650-700	polycтена	16	0,36
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		700-750	polycтена	15	0,46
Daňo, 2001	Liberec		460-480	polycтена	17	0,48
Daňo, 2000	Liberec	ano	450	polycтена	158	0,50
Nešporová, 2003	Blansko	ano	415-490	polycтена	171	0,58
Nešporová, 2003	Blansko	ano	450-490	polycтена	220	0,69
Miles, 1999	Trutnov		550-570	polycтена	17	0,73
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		800-950	polycтена	9	0,76
Nešporová, 2003	Blansko	ano	420-485	polycтена	61	0,81
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		400	polycтена	20	0,86
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		630-780	polycтена	30	0,86
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		500	polycтена	10	0,94
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		420	polycтена	6	0,98
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		600-650	polycтена	51	1,08
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		480-560	polycтена	67	1,08
Křížová, 1998	Žďár n. S.	ano	540-610	polycтена	736	1,11
Miles, 1999	Trutnov		600-650	polycтена	28	1,14
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		420-450	polycтена	13	1,16
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		600	polycтена	3	1,20
Miles, 1999	Trutnov		600	polycтена	6	1,47
Nešporová, 2003	Blansko	ano	450-492	polycтена	227	1,60
Daňourek, 2002	Žďár n. S.		550-610	polycтена	1125	1,64
Miles, 1999	Trutnov		800	polycтена	4	1,72
Miles, 1999	Trutnov		750-800	polycтена	18	2,10
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		460-520	polycтена	11	2,15
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		600	polycтена	6	2,27
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		700-750	polycтена	14	2,45
Miles, 1999	Trutnov		700-750	polycтена	7	2,70
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		500	polycтена	7	3,47
Horáček, 2000	Trutnov		470-810	polycтена	88	3,62
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		750-800	polycтена	14	3,64
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		500	polycтена	3	3,93
Randuška, 1995	Zvolen (SK)		350-450	polycтена	10	4,17
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		800	polycтена	3	4,50
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		340	polyc.+rufa	7	0,51
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		450-550	polyc.+rufa	43	0,55
Málek, 2000	Náchod		385-660	pratensis	2	
Randuška, 1995	Zvolen (SK)		350-450	pratensis	5	0,10
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		410	pratensis	14	0,11
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		640	pratensis	11	0,18
Miles, 1999	Trutnov		700	pratensis	5	0,30
Málek, 2000	Náchod		385-660	rufa	8	
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		660-720	rufa	9	0,21
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		480	rufa	7	0,26
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		650-680	rufa	18	0,29
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		650-750	rufa	5	0,42
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		680	rufa	2	0,55
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		550	rufa	4	0,73
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		500-520	rufa	112	0,79
Miles, 1999	Trutnov		600-650	rufa	24	0,87

Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		500	rufa	8	0,91
Miles, 2005; 2006; 2007	Trutnov		600-650	rufa	15	0,91
Miles, 1999	Trutnov		550	rufa	10	1,12
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		550	rufa	9	1,20
Miles, 1999	Trutnov		500-600	rufa	3	1,38
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		400	rufa	3	1,47
Véle, 2002	Olomouc	ano	400-425	rufa	88	1,85
Randuška, 1995	Zvolen (SK)		350-450	rufa	9	2,08
Miles, 1999	Trutnov		650	truncorum	10	
Málek, 2000	Náchod		385-660	truncorum	14	
Miles, 2005, 2006, 2007	Trutnov		650	truncorum	14	0,12
Miles, 1999	Trutnov		650	truncorum	13	0,38
Miles, 1999	Trutnov		920	truncorum	1	0,80

Podle tabulky se dá říci, že největší hnízda staví *F. polyctena*, dosahují objemu až 4,5 m³; o něco menší hnízda má *F. rufa*, dosahují objemu až 2 m³. Spíše menší hnízda si staví *F. aquilonia* (její hnízda dosahují objemu až 1 m³) a *F. pratensis*, *F. truncorum* má obecně nejmenší hnízda (oba druhy méně než 1 m³).

Co se týče výškové stratifikace, tak *F. aquilonia* a *F. lugubris* jsou druhy horské udávané z výšek nad 600 m n. m., *F. polyctena* se vyskytuje v širokém rozsahu nadmořských výšek od 250 m n. m. do 1050 m n. m., zatímco *F. rufa* a *F. pratensis* jsou rozšířeny na pahorkatinách v nadmořských výškách od 350 m n. m. do 750 m n. m.

Z tabulky je také vidět, že kolonie tvoří polygynní druhy, *F. lugubris* má ve střední Evropě největší kolonie, často až před tisíc hnízd. Kolonie *F. aquilonia* běžně čítají stovky hnízd, velkou varibilitu ve velikosti kolonie má *F. polyctena*, od několika hnízd až po stovky. Občas se dá nalézt i kolonie primárně monogynního druhu, pokud se nejspíše kvůli okolním podmínkám stane polygynním. Tabulka vesměs odpovídá údajům psaným už v kapitolách 3 a 4.

Závěr

1. Lesní mravenci tvoří důležitou složku lesních ekosystémů, jsou významnými predátory a zároveň potravou dalších druhů;
2. Významně modifikují tok živin v lesních ekosystémech a ovlivňují vlastnosti půdy.
3. Jsou dominantními druhy palearktických lesů, zvláště v severských oblastech.
4. Hlavními ekologickými faktory ovlivňujícími jejich rozšíření je mikroklima (především osvětlení) a dostatek potravy související s přítomností vhodných hostitelských stromů pro kolonie mšic.

5. Lesní mravenci si staví kombinovaná hnízda s nápadnými nadzemními kupovitými částmi tvořenými z organického materiálu, které mají termoregulační význam.
6. Velikost hnízd je druhově specifická.
7. Některé druhy jsou primárně monogynní (*Formica rufa*, *F. pratensis* a *F. truncorum*), další polygynní (*F. polyctena*, *F. aquilonia* a *F. lugubris*). Některé polygynní druhy tvoří rozsáhlé kolonie.

V navazující diplomové práci se chci zabývat zákonitostmi, které určují prostorové rozmístění a velikost hnízd lesních mravenců a početnost mravenců v jednotlivých hnízdech v rámci velké kolonie druhu *Formica polyctena* v závislosti na abiotických a biotických podmínkách prostředí a vzájemné příbuznosti hnízd.

Seznam použité literatury

- Bezděčka P. 1982: Biologie lesních mravenců a inventarizace jejich hnízd. *Akce Formica. Metodická příručka č. 1*. OV ČSOP Prachatice. 31pp
- Bezděčka P. 1999: Vývoj komplexu hnízd *Formica lugubris* Zett. v Jeseníkách, *Formica* **2**: 65-70
- Bezděčka P. 2000: Naši mravenci rodu *Formica*. *Formica* **3**: 19-24
- Bogusch P., Straka J. et Kment P. (eds.) 2007: Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum* **11**: 300pp (in English and Czech).
- Bolton B. 1995: *A new general catalogue of ants of the world*. Belknap Press, Harvard.
- Bretz D. 1999: Waldameisen Bedrohte Helfer im Wald. Hrsg. Deutsche Ameisenschutzwerke e.v., Oppenau. 24pp
- Buschinger A. et Heinze J. 1992: Polymorphism of female reproductives in ants. In: *Biology and evolution of social insects* (J. Billen, Ed.), Leuven University Press, Leuven. 11-23
- Coenen-Staß D., Schaarschmidt B. et Lamprecht I. 1980: Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology* **61**: 238-244
- Czechowski W. 1993: Replacement of species in red wood ant colonies (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoological (Warsaw)* **44**: 17-26
- Dad'ourek M. 2002: O vybraných lokalitách lesních mravenců na Moravě II. *Formica* **5**: 45-52
- Daňo J. 1999: Výsledky inventarizace lesních mravenců v Přírodním parku Ještěd na Liberecku. *Formica* **2**: 40-47
- Daňo J. 2000: Výsledky desetiletého pozorování Přírodní památky Kamenný vrch na Liberecku. *Formica* **3**: 41-50
- Daňo J. 2001: Inventarizace jižní části Liberecka. *Formica* **4**: 45-49
- Eeva T., Sorvari J. et Koivunen V. 2004: Effects of heavy metal pollution on red wood ant (*Formica* s. str.) populations. *Environmental Pollution* **132**: 533-539
- Fischer M. et Shingleton A. 2001: Host plant and ants influence the honeydew sugar composition of aphids. *Functional Ecology* **15**: 544-550
- Frouz J. 1996: The role of nest moisture in thermoregulation of ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) nests. *Biologia Bratislava* **51**: 541-547
- Frouz J. 2000: The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants. *Insectes Sociaux* **47**: 229-235
- Frouz J. 2005: Termoregulace lesních mravenců rodu *Formica*. *Formica* **8**: 15-19
- Frouz J. et Finer. L. 2007: Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant, *Formica polyctena*, nest temperature in two geographically distant populations along a south-north gradient. *Insectes Sociaux* **54**: 251-259
- Frouz J., Šantrůčková H. et Kalčík J. 1997: The effect of wood ants (*Formica polyctena* Foerst.) on the transformation of phosphorus in a spruce plantation. *Pedobiologia* **41**: 437-447
- Gösswald K. 1989: *Die Waldameise, Band 1*. AULA - Verlag Wiesbaden. 660pp
- Gösswald K. 1990: *Die Waldameise, Band 2*. AULA - Verlag Wiesbaden. 510pp

- Hofener C., Seifert B. et 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. et Wilson E. 1990: *The Ants*. Harvard Press, Cambridge. 732pp
- Horáček J. 2000: Výsledky výzkumu mravence *Formica polyctena* Foerst. na lokalitě Černá hora v Krkonoších. *Formica* **3**: 25-33
- Hruška J. 1999: Vliv povětrnostních podmínek na pohlavní snůšky a prosperitu rojů mravenců *Formica polyctena* Först. a *Formica lugubris* Zett. *Formica* **2**: 27-34
- Keller L. et Chapuisat M. 2001: Eusociality and cooperation. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group, London.
- Kilpeläinen J., Punttila P., Finér L., Niemelä P., Domisch T., Jurgensen M., Neuvonen S., Ohashi M., Risch A. et Sundström L. 2007: Distribution of ant species and mounds (*Formica*) in different-aged managed spruce stands in eastern Finland. *Journal of Applied Entomology* **132**: 315-325
- Křížová V. 1998: Zpráva o inventarizaci mravenišť v lesních porostech na území katastru obce Dobrá Voda v okrese Žďár n. Sázavou. *Formica* **1**: 76
- Kůsová P. 2004: Stanovištní charakteristiky hnízd lesních mravenců druhu *Formica polyctena*. *Formica* **7**: 23-28
- Laakso J. et Setälä H. 1997: Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms. *Oecologia* **111**: 565-569
- Laine K. et Niemela P. 1989: Nests and nest sites of red wood ants (Hymenoptera, Formicidae) in subarctic Finland. *Annales Entomologici Fennici* **55**: 81 – 87
- Málek P. 2000: Zpráva o výsledcích inventarizace lesních mravenců na území CHKO Broumovsko. *Formica* **3**: 51-52
- Miles P. 1999: Inventarizace, výzkum a ochrana lesních mravenců v Krkonošském národním parku. *Formica* **2**: 48-64
- Miles P. 2000a: Lesní mravenci, ohrožení pomocníci lesa. *Formica* **3**: 6-18
- Miles P. 2000b: Příspěvek k výskytu mravence pařezového (*Formica truncorum* Fabricius, 1804) v České republice. *Formica* **3**: 54-56
- Miles P. 2001: Věnujme zvýšenou pozornost polygynní formě mravence *Formica rufa*. *Formica* **4**: 17-18
- Miles P. 2005: Výsledky inventarizace mravenišť v oblasti Krkonoš v r. 2005. *Formica* **8**: 36-39
- Miles P. 2006: Výsledky inventarizace mravenišť v oblasti Krkonoš v r. 2005. *Formica* **9**: 7-10
- Miles P. 2007: Výsledky inventarizace mravenišť v oblasti Krkonoš v r. 2005. *Formica* **10**: 16-18
- Nešpor J. et Nešporová M. 2004a: Poznatky ze života druhu *Formica aquilonia* Yarrow, 1955. *Formica* **7**: 42-46
- Nešpor J. et Nešporová M. 2004b: Základní mapování oblasti s výskytem druhu *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 v Blanském lese, *Formica* **7**: 33-41
- Nešporová M. 2003: Inventarizace a výzkum lesních mravenců druhu *Formica polyctena* Förster, 1850 v lokalitě u Babolek. *Formica* **6**: 20-28
- Nešporová M. et Nešpor J. 2006: Studium vlivu tepelných podmínek na tvar hnízdní kupy. *Formica* **9**: 11-20

- Punttila P. 1996: Succession, Forest Fragmentation, and the Distribution of Wood Ants. *Oikos* **75**: 291-298
- Randuška P. 1995: *Hniezdna a potravná ekológia mravcov skupiny Formica rufa*. Vydavateľstvo TU vo Zvolene, Zvolen. 50pp
- Rosengren R. et Pamilo P. 1978: Effect of winter timber felling on behaviour of foraging wood ants (*Formica rufa* group) in early spring. *Memorabilia Zoologica* **29**: 143-155
- Rosengren R. et Pamilo P. 1983: The evolution of polygyny and polydomy in moundbuilding *Formica* ants. *Annales Entomologici Fennici* **42**: 65-77
- Rosengren R. et Sundström L. 1991: The foraging system of a red wood ant colony (*Formica* s. str.) - collecting and defending food through an extended phenotype. *Experientia Supplementum* **54**: 117-137
- Rosengren R., Fortelius W., Lindström K. et 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 Zoologici Fennici* **24**: 147-155
- Rosengren R., Vepsäläinen K. et Wuorenrinne H. 1979: Distribution, nest densities and ecological significance of wood ants (the *Formica rufa* group) in Finland. *OILB Bulletin*. SROP, II
- Sadil J. 1955: *Naši mravenci*. Orbis, Praha. 224pp
- Skinner G. 1980: Territory, trail structure and activity patterns in the wood-ant, *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in limestone woodland in north-west England. *Journal of Animal Ecology* **49**: 381-394
- Sorvari J. et Hakkarainen H. 2005: Deforestation reduces nest mound size and decreases the production of sexual offspring in the wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Entomologici Fennici* **42**: 259-267
- Swenson J., Jansson A., Riig R., Sandegren F. 1999: Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia. *Canadian Journal of Zoology* **77**: 551-561
- Véle A. 2002: Péče o lesní mravence *Formica polyctena* na lokalitě Svatý Kopeček. *Závěrečná zpráva, Referát životního prostředí, Okresní úřad Olomouc*.
- Zacharov A. 1984: *Sociální struktury mravenišť*. ČSOP, Prachatice. 107pp