

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze  
Katedra zoologie



**Faktory ovlivňující prostorové rozmístění  
mravenišť mravenců druhu *Formica polyctena***

Factors causing spatial distribution of ant nest of *Formica  
polyctena*

Diplomová práce

Jiří Zeman

Vedoucí práce: Doc. Ing. Mgr. Jan Frouz, CSc.

Praha 2011



Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 29. 8. 2011

.....

Jiří Zeman

## **Poděkování**

**Tímto chci poděkovat především svému školiteli Janu Frouzovi za jeho pomoc při vedení mé práce, neskonalou trpělivost a cenné poznatky a rady, kterých se mi dostalo. Dále svému konzultantovi Luboši Matějčíkovi za jeho pomoc při práci s GISem, své rodině za trpělivou podporu během studia a mé milé Kristýnce za pomoc se sběrem dat, za opravu a opřipomínkování práce, že při mě po celou dobu psaní stála a vytvářela zázemí a vůbec za vše, co pro mě udělala. Melinyě le, elennyě.**

**Velké díky patří i všem dalším lidem, kteří jakkoliv přispěli ke vzniku této práce: Žábě za pomoc se sběrem dat, Slávce a Cilce za vzájemnou občasnou slovní podporu, Radkovi za radu ohledně statistiky, Veronice a dědovi s babičkou za vození autem na lokalitu a spoustě dalších, na něž jsem zapomněl.**

## **Obsah**

<b>Abstrakt / abstract</b>	-----	<b>5</b>
<b>1) Úvod - cíle práce</b>	-----	<b>6</b>
<b>2) Úvod – literární přehled</b>	-----	<b>8</b>
<b>3) Metodika</b>	-----	<b>13</b>
<b>4) Výsledky</b>	-----	<b>18</b>
<b>5) Diskuze</b>	-----	<b>30</b>
<b>6) Závěr</b>	-----	<b>35</b>
<b>7) Citovaná literatura</b>	-----	<b>36</b>

## Abstrakt

Bylo sledováno rozmístění hnízd ve velkém komplexu navzájem příbuzných hnízd *Formica polyctena* na lokalitě Polánka u Mladé Vožice. V GISu byly studovány faktory ovlivňující prostorové rozmístění mravenišť mravenců druhu *F. polyctena* pomocí diskriminační analýzy. Celkem bylo zmapováno 244 hnízd. Hlavními faktory, které ovlivňují rozmístění hnízd je přítomnost otevřených ploch v lese (cest a pasek) a poloha jiných mravenišť. Mravenišťe vykazují shlukovité rozmístění. Mravenišťe na pasekách jsou menší než mravenišťe ve vysokém lese.

## Abstract

We observed the distribution in the large complex of the interrelated nests of *Formica polyctena* ant species on the locality Polánka near Mladá Vožice. In GIS we studied which factors affect spatial distribution of the *F. polyctena* anthills via diskriminant analysis. Totally we mapped 244 nests. The main factors affecting the distribution of ant nests are existence of open areas in the forest (paths and openings) and the position of another anthills. The anthills indicate the cluster spacing. Anthills in the openings are smaller than those in the highwood.

## 1) Úvod – cíle práce

V této diplomové práci se zabývám studiem lesních mravenců a faktorů, které ovlivňují prostorové rozmístění a distribuci jejich hnízd v lesním porostu. Lesní mravenci a jejich hnízda jsou významnou složkou lesního ekosystému, a proto jsou důležitým prvkem lesního hospodářství. Mají vliv na své okolí; například na distribuci některých živin do hnízda a okolní půdy, na šíření semen některých rostlin přenášením na nové lokality, ovlivňování složení a abundanci fauny ve svém teritoriu, které může dosahovat až několik stovek metrů od jejich mravenišť. Tím regulují populace lesních škůdců, čímž přispívají k udržování zdraví lesa.

Většina mravenců si stejně jako řada ostatních zástupců sociálního hmyzu staví trvalá hnízda, která slouží jako úkryt pro nedospělá vývojová stádia, pohlavní jedince i dělnice, a která jsou centrem jejich aktivity. Některé druhy mravenců tvoří polykalické kolonie. To znamená, že tvoří více hnízd, která jsou navzájem příbuzná a spolupracují spolu, což mnohonásobně zvyšuje jejich konkurenceschopnost.

Hnízda lesních mravenců jsou nápadně komplikované stavby, které mohou dosahovat oproti hnízdům jiných druhů obrovských rozměrů. Protože mají dlouhověké královny, mohou jejich mravenišť existovat na jednom místě několik desítek let. Nejnápadnější částí jejich hnízd jsou nadzemní kupovité stavby ze suchého rostlinného materiálu, které slouží hlavně jako tepelné inkubátory pro vývoj potomstva. Organický materiál hnízda má velmi dobré vlastnosti, co se týče pohlcování slunečního záření a udržování stabilní teploty a lesní mravenci staví svá hnízda na místech, kde na ně může dopadat sluneční světlo.

Umístění hnízd lesních mravenců na ploše tak určuje míru jejich aktivity v rámci lesa, a tak nás zajímaly parametry hnízd a faktory ovlivňující jejich prostorové rozmístění. Pro hnízda lesních mravenců jsme si proto stanovili tyto hypotézy, které jsme následně testovali:

Rozmístění hnízd v rámci dané lokality je náhodné.

Rozmístění hnízd je nezávislé na podmínkách okolí.

Rozmístění hnízd je nezávislé na poloze ostatních hnízd.

Velikost hnízd je nezávislá na podmínkách lesního porostu.

Tvar hnízd je nezávislý na velikosti.

Po provedení analýz se sebranými daty se pokusím zodpovědět otázku, jestli lesní mravenci skutečně staví svá hnízda nezávisle na okolních faktorech a umístění ostatních hnízd.



## 2) Úvod – literární přehled

### 2.1) Lesní mravenci

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

*Formica aquilonia* (Yarrow 1955)

*F. lugubris* (Zetterstedt 1838)

*F. polyctena* (Foerster 1850)

*F. pratensis* (Retzius 1783)

*F. rufa* (Linnaeus 1758)

*F. truncorum* (Fabricius 1804)

*F. uralensis* (Rusky 1895)

Kromě posledně zmíněného druhu *Formica uralensis* se všechny ostatní vyskytují na našem území.

### 2.2) Biologie lesních mravenců

Druhy lesních mravenců jsou si hodně podobné, jak morfologicky, tak ekologicky. Můžeme je rozdělit do dvou ekologických skupin na druhy primárně monogynní (u nás hlavně druh *F. rufa*) a druhy polygynní (náš nejčastější druh *F. polyctena*; Rosengren et Pamillo, 1983). Monogynní druhy mají hnízda s jedinou královnou (kladoucí samičkou) a několika stovkami tisíc dělnic; druhy polygynní mohou mít až několik set královen a přes milion dělnic (Czechowski et al., 2002; Seifert, 1996).

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 (Zacharov, 1984). Tato metoda vede ke vzniku polykalických kolonií, v nichž jednotlivá hnízda pomocí spolupráce dokáží lépe využívat zdroje, zvládnou tak pokrýt větší plochu v rámci lesa a mohou žít i tam, kde nemají vhodné podmínky (Czechowski et al., 2002; Zacharov et al., 1981). Jak uvádí Zacharov (1984), polykalické druhy mravenců udržují tuto mezihnízdní spolupráci díky vzájemné výměně jedinců, čímž dosahují stejného hnízdního pachu ve všech hnízdech kolonie. 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 samic mohou existovat i mnohem delší dobu než je délka života samičky, proto se udrží i dlouhodobě na stabilních biotopech (Punttila, 1996).

### **2.3) Rozšíření lesních mravenců**

Ve starší literatuře nebyly druhy *F. aquilonia*, *F. lugubris* a *F. polycytena* rozlišovány, údaje o nich jsou zahrnuty pod druhem *F. rufa* (Sadil, 1955; Bezděčka, 2000). Všechny tyto druhy obývají převážně jehličnaté nebo smíšené lesy boreálního typu (Czechowski et al. 2002; Sorvari et Hakkarainen, 2005). *F. aquilonia* a *F. lugubris* jsou druhy severské a u nás se vyskytují jen ve vyšších polohách na horách (Bezděčka, 1982; Bretz, 1999). *F. uralensis* se vyskytuje v jehličnatých lesích ve východní Evropě a Asii. Druhy *F. pratensis* a vzácnější *F. truncorum* obývají spíše otevřenější stanoviště, můžeme je nalézt na loukách, mezích a okrajích polí a ve světlých listnatých lesích (Bezděčka, 2000).

### **2.4) Hnízda lesních mravenců**

Lesní mravenci si vytváří trvalá hnízda, která mohou obývat i několik desítek let (Hölldobler et Wilson, 1990). 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 (Zacharov, 1984). V její vnitřní části, tzv. vnitřním kuželu, je udržována stálá teplota a vlhkost potřebná pro správný vývoj plodu (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. Větší hnízda často mají kolem kupy vytvořen val z vnesené zeminy (Petal, 1978). Podzemní část mraveniště má tvar obráceného kuželu a nejhlubší místo koresponduje s nejvyšším bodem kupy. Největší hnízda z našich lesních mravenců má druh *F. polycytena*, mohou dosahovat až výšky přes 1 m (Randuška, 1995).

## 2.5) Faktory ovlivňující výskyt

Hlavní funkcí nadzemní kupy mravenců je udržovat uvnitř stálou teplotu, z toho důvodu bývá většina hnízd vystavena stálému slunečnímu svitu (Seifert, 1996). Proto je většina mravenišť lesních mravenců umístěna na okraji lesa nebo rozhraní dvou různě vysokých porostů, respektive lesa a cesty, a v naprosté většině případů jsou exponována jižním (jihovýchodním či jihozápadním) směrem. 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 (Randuška, 1995).

Kůsová (2004) dokazovala pomocí statistiky, že rozdíl mezi místem, kde se mraveniště vyskytuje a místem, kde není, existuje i na vhodné lokalitě. Z toho vyvozovala určující faktory pro umístění hnízd lesních mravenců v rámci lesa. Po vyhodnocení výsledků vycházelo, že mraveniště potřebují místa kde je méně rostlinného porostu, kam může dopadat více slunečního záření z jihu a v okolí roste více borovice, méně břízy a více druhů rostlin. Ukázalo se, že ekologický rozdíl mezi místem s mraveništěm a náhodným místem v porostu, kde se hnízdo nenachází, je signifikantní. Vypadá to, že si mravenci nové místo aktivně vybírají na základě kombinace určitých charakteristik habitatu daného místa. Jedná se o faktory jako zápoj korun nad hnízdem, druhy stromů v okolí hnízda apod., naopak strukturu půdy, faunu a přítomnost mšic na stromech v okolí hnízda či přítomnost některých druhů rostlin dokáží lesní mravenci ovlivnit a pozměnit tak, aby jim tyto faktory vyhovovaly.

## 2.6) Tvar a velikost hnízdní kupy

Základním tvarem kupy je symetrický jednovrcholový kužel, ale v přírodě se hnízda často od ideálního vzoru odlišují. To je dáno vlastnostmi okolního prostředí či početností obyvatel, která může být ovlivněna tvarem a velikostí teritoria. Přibližně ideální tvar mraveniště je možné najít pouze na rovnoměrně zastíněných místech a na rovině (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 (Zacharov, 1984).

Ve Finsku sledovali (Sorvari et Hakkarainen, 2005) jak závisí velikost hnízd lesních mravenců na jejich umístění v lese. Sledovaným druhem lesních mravenců byl polygynní *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 a s rostoucí vzdáleností od okraje lesa se velikost hnízda zvyšuje. 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; malá hnízda nemají ještě dokonale vyvinutou termoregulaci, která je umožněna od určité velikosti kupy, a proto musí být vystavena přímému slunečnímu záření kvůli vyhřívání kupy (Rosengren et al., 1979).

## 2.7) Sledovaný druh

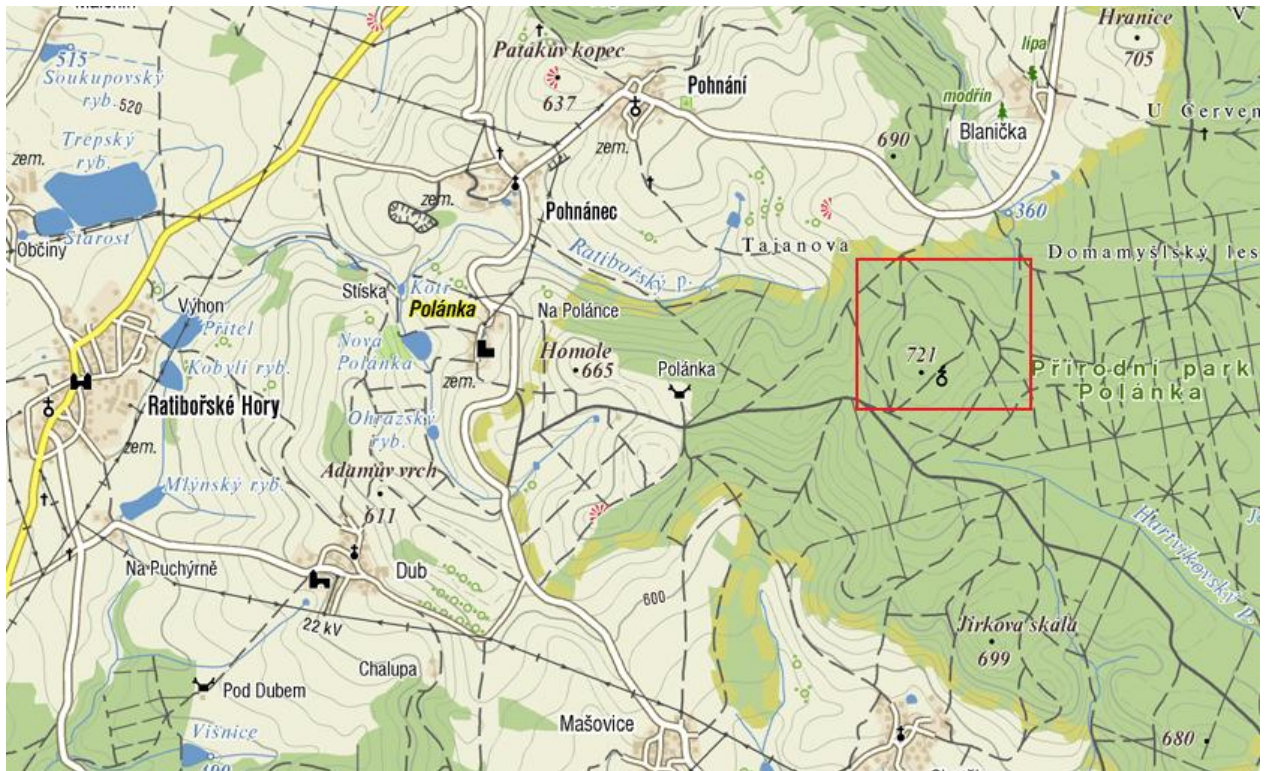
Sledovaným druhem lesních mravenců je *Formica polycтена*. Jsou to naši nejběžnější a nejrozšířenější lesní mravenci, jejich hnízda tvoří více jak 50 % ze všech hnízd našich lesních mravenců (Bezděčka, 2000). Je to druh polygynní a polykalický, který tvoří velké komplexy často i několika set hnízd. Nalezneme jej v jehličnatých lesích od nížin až po středně vysoké horské polohy, ale na rozdíl od monogynních a monokalických druhů 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 staví ohromná hnízda o šířce nad tři metry a výšce přes metr a půl (Bezděčka, 1982; Bretz, 1999). Hnízdní materiál je tvořen převážně opadaným jehličím (Zacharov, 1984).

### 3) Metodika

#### 3.1) Lokalita

Sběr dat jsem prováděl v Přírodním parku Polánka (Obr. 1) ležícím asi 12 km na severovýchod od města Tábora, ve kterém bylo prováděno několik předchozích studií (Frouz et al., 2007; Frouz et al., 2003; Jílková et al., 2011). Přírodní park Polánka byl zřízen Okresním úřadem Tábor dne 14. prosince 1994. Má rozlohu 15,6 km<sup>2</sup>. Jeho účelem je zachovat krajinný ráz rozsáhlého lesního komplexu se stovkami mravenišť lesních mravenců druhu *Formica polyctena*, které se nachází na ploše kolem několika hektarů v okolí nejvyššího vrcholu Batkovy (721 m n.m.). Ten leží na souřadnicích 49° 27' 51" s.š. a 14° 49' 57" v.d. Průměrná roční teplota je 7,1°C a průměrné srážky činí 586 mm (Frouz et al., 2007).



Obr. 1 – Přírodní park Polánka, studovaná lokalita okolo vrchu Batkovy ohraničena červeně (1:50 000)

### 3.2) Sběr dat

V rámci sběru dat bylo každé hnízdo na dané lokalitě zaznamenáno pomocí dvoufrekvenčního přijímače Trimble GeoExplore GeoXT 2005 s řídicím a GIS softwarem Trimble TerraSync. Záznamy byly poté z přístroje staženy do počítače a pomocí korekčních dat z referenční stanice CZEPOS v Karlových Varech zpětně zpřesněny postprocessingem v programu Pathfinder Office.

V programu ArcMap byla pomocí vstupních dat (polohopis, výškopis a ortofotomapy) ze základní báze geografických dat (ZABAGED), poskytnutých Českým ústavem zeměměřickým a katastrálním, a dat z přístroje GeoXT 2005 vytvořena mapa všech zaznamenaných mravenišť.

Zaznamenaná hnízda byla poté měřena. Sbíraná data během měření byla délka, šířka a výška; a u těch, u kterých byl patrný val, byla měřena i šířka valu. Za délku byl zvolen maximální průměr základny hnízda, šířka je potom ten nejmenší průměr základny. Výška hnízda je rozměr od země k vrcholu hnízda, který jsme měřili tak, že na vrchol hnízda byla položena pomocná laťka vedoucí rovnoběžně se zemí mimo hnízdo, kde pak byla změřena délka kolmice z laťky na zem. Ze získaných dat byl vypočítán objem hnízd. Vzorec pro výpočet jsem odvodil ze vzorce pro objem koule  $\frac{1}{6} \pi d^3$ , který jsem upravil do tvaru

$\frac{1}{6} \pi \cdot d \cdot \check{s} \cdot v$  kde  $d$  je délka,  $\check{s}$  je šířka a  $v$  je výška.

Celkem 28 hnízd se nacházelo na okraji velké paseky, která byla oplocena, a nedalo se k nim dostat. Nicméně většina těchto hnízd byla měřena před rokem a ostatní byla podobných rozměrů, byly proto použity loňské hodnoty a kde to nebylo možné, použil jsem průměrnou velikost ostatních malých hnízd.

### 3.3) Sledování příbuznosti hnízd

Jak již bylo řečeno, lesní mravenec *F. polyctena* je druh polykalický; takže jsem se rozhodl zjistit, zda jsou všechna hnízda příbuzná a zda jsou tedy součástí jedné polykalické kolonie. Polykalické druhy mravenců udržují vzájemnou spolupráci společným hnízdním pachem ve všech hnízdech kolonie. Předpokládal jsem tedy, že jedinci z různých hnízd, i třeba z opačných okrajů polykalické kolonie, nebudou vůči sobě projevovat agresivitu.

Tuto domněnku jsem testoval „kyblíkovým“ testem. Vzal jsem několik plastových kbelíků a potřel jejich okraje fluonem (polytetrafluorethylen), aby mravenci neutíkali. Do každého kýble jsem pak umístil deset jedinců z jednoho hnízda a deset jedinců z hnízda druhého. Počítal jsem počet jedinců, kteří agresivně útočili na jiné. Vybral jsem vždy náhodně tři hnízda na každém ze čtyř okrajů kolonie a testoval je mezi sebou. Poté jsem vybral dalších 10 náhodných hnízd a testoval jejich obyvatele s těmi okrajovými. Podle míry agresivního chování jsem pak mohl usoudit, zda jsou všechna hnízda součástí jediné polykalické kolonie.

### 3.4) Zpracování dat

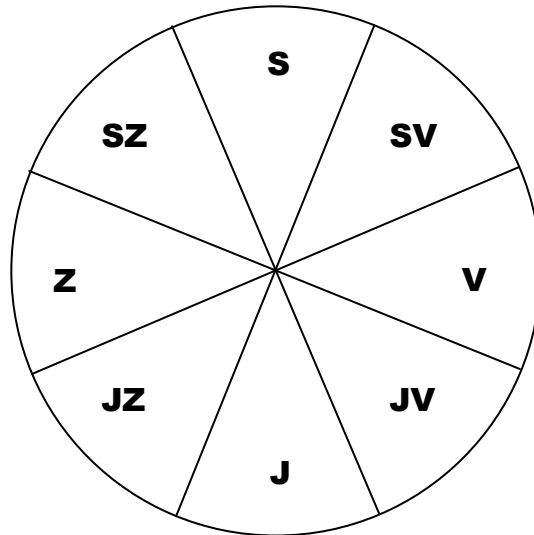
Všechna mraveniště byla seřazena podle objemu a rozdělena do dvou kategorií na hnízda malá a velká. Pro rozměry všech hnízd jsem vypočítal popisné statistiky a provedl jsem několik analýz.

V ArcMapu jsem nejprve v oblasti, v níž se nachází hnízda, vytvořil polygony pro rozdílné kategorie prostředí, v nichž hnízda leží. Rozlišoval jsem vysoký jehličnatý les, nízký jehličnatý les, listnatý les a paseku; nakreslil jsem linie znázorňující cesty a průseky. Hnízda jsem popsal podle toho, ve kterém typu polygonu leží.

Pro všechna hnízda jsem posléze v ArcMapu naměřil následující hodnoty: Vzdálenost k nejbližšímu malému hnízdu a vzdálenost k nejbližšímu velkému hnízdu, ta menší z nich byla označena jako vzdálenost k nejbližšímu hnízdu vůbec; dále potom vzdálenost a směr



k nejbližšímu místu, kudy na hnízdo může dopadat sluneční světlo, budeme to nazývat místo otevření. Rozlišoval jsem dva typy otevření, cestu/průsek a hranici dvou různě starých porostů, kudy může na hnízdo svítit slunce (standardně paseka/les nebo nízký les/vysoký les). Měřil jsem vzdálenost a směr jak k nejbližší cestě, tak k nejbližší hranici porostů. Kratší z těchto dvou vzdáleností (a k ní přínáležející směr) jsem označil jako vzdálenost k otevření (open). Pokud se dané hnízdo nacházelo přímo na pasece, zaznamenal jsem pro vzdálenost hodnotu 0. Směr k otevření je vždycky popsán jednou z osmi světových stran, podle výseče kruhu, ve které na mapě leží; ve středu kruhu leží mraveniště a směr otevření vždy ukazuje od hnízda k místu otevření (Obr. 2).



Obr. 2 – Kruhové výseče popsané světovými stranami použité při popisu směru otevření

Dalším krokem bylo vytvoření 100 náhodných bodů v lese, pro něž jsem změřil stejné charakteristiky jako pro hnízda (kromě rozměrů). Vytvořil jsem polygon kolem oblasti, v níž se nachází mraveniště, a v něm nechal ArcMap vytvořit 100 náhodných bodů; aby byly náhodné body v co nejpodobnějším prostředí jako mraveniště.

V programu Statistica jsem spočítal diskriminační analýzu s forward selection; t-test mezi hodnotami jednotlivých parametrů hnízd a náhodných bodů; a analýzu rozptylu pro vzdálenost od nejbližšího malého, velkého a jakéhokoliv nejbližšího mraveniště.

## 4) Výsledky

### 4.1) Příbuznost

Vzhledem k polykalii druhu *F. polyctena* jsem předpokládal příbuznost všech hnízd v kolonii a ověřoval jsem ji pomocí kbelíků potřených fluonem, do nichž jsem umístil vždy 10 jedinců ze dvou různých hnízd a počítal jsem, ke kolika agresivním interakcím bude docházet.

Všechny testy dopadly stejně. Jedinci zmateně pobíhali po dně kbelíku, když na sebe narazili, buď se hned dotkli tykadly a běželi dál, nebo se občas někteří z nich proti sobě postavili do výhružných pozic se široce rozevřenými kusadly, avšak do několika vteřin se dotkli tykadly a zase pokračovali dál. Výhružné postavení jsem pozoroval jen zřídka a vždycky poté, co do sebe dva jedinci vrazili, připisuji ho tedy stresujícímu prostředí a nepřírozeným podmínkám, které v kbelíku pro mravence panovaly. Přímé napadení nebo jiné agresivní chování jsem nezaznamenal ani jednou.

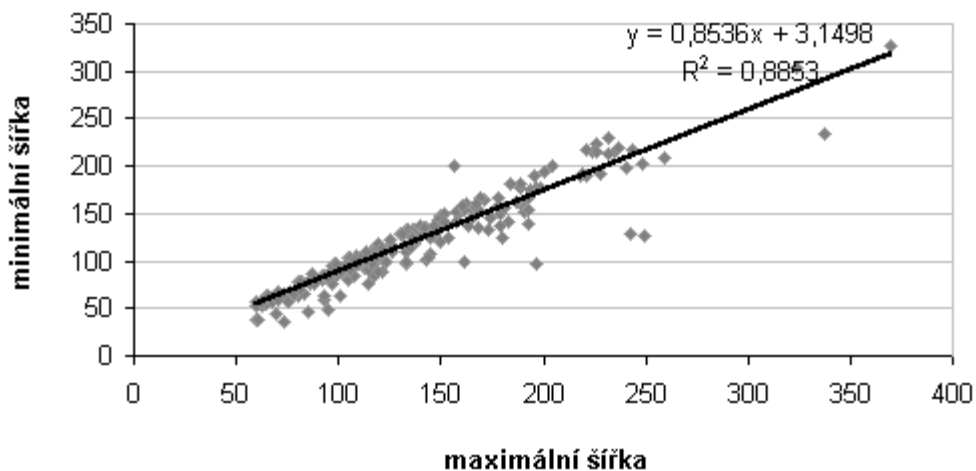
Vzhledem k tomu, že se polygynní hnízda šíří pomocí odštěpků do blízkého okolí, tak hnízda z opačných okrajů kolonie, která jsou od sebe nejvzdálenější prostorově, jsou zároveň také nevdálenější časově od původního společného mateřského hnízda. Proto považuji tento zvolený model testování za spolehlivý a mohu prohlásit, že všechna hnízda, která jsem měřil a analyzoval, jsou s největší pravděpodobností součástí jediné polykalické kolonie.

### 4.2) Poloha a velikost hnízd

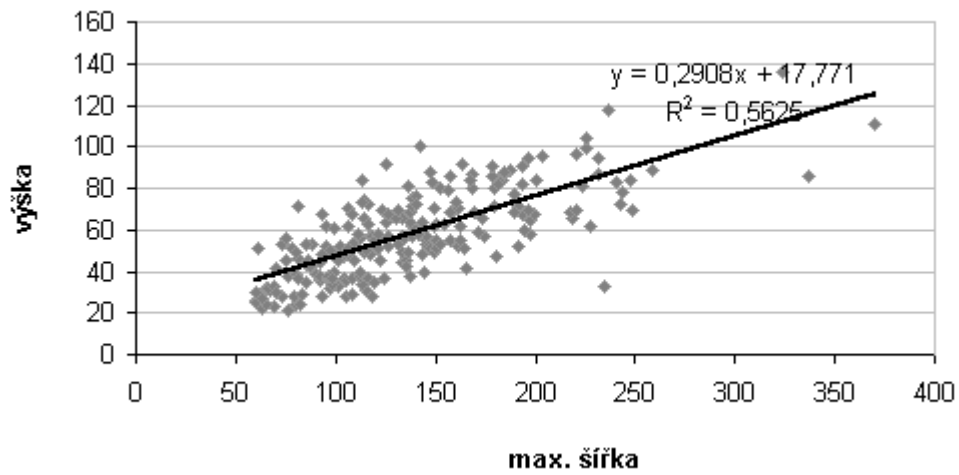
Celkem jsem pomocí GPS přístroje zaměřil a následně změřil a popsal celkem 244 mravenišť.

Při analyzování tvaru hnízd jsem sledoval, jaké jsou závislosti mezi různými rozměry a parametry hnízd. Sledoval jsem, jaký je vztah mezi maximální a minimální šířkou základny hnízda (Graf 1), jak roste výška mraveniště v závislosti na délce základny (Graf 2) a jak se mění „plochost“ mraveniště v závislosti na šířce mraveniště (Graf 3). „Plochost“ je poměr výšky hnízda a šířky jeho základny, čím menší číslo je, tím je hnízdo plošší. Poté jsem provedl stejné analýzy pro relativní porovnávání rozměrů hnízd, které jsem standardizoval tak, aby hodnota délka x šířka x výška byla rovna 1 (Grafy 4-6).

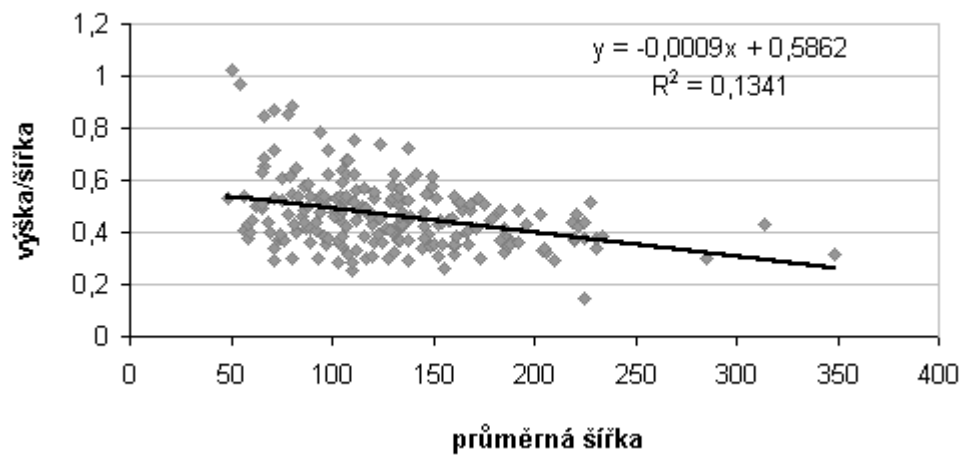
Ukazuje se, že délka a šířka základny hnízda spolu dobře korelují, je mezi nimi téměř lineární závislost. Širší hnízda jsou samozřejmě ta vyšší, ale se stoupající šířkou základny jsou mraveniště relativně plošší; mladší hnízda mají více strmější stěny než hnízda starší, která jsou spíše povlovná.



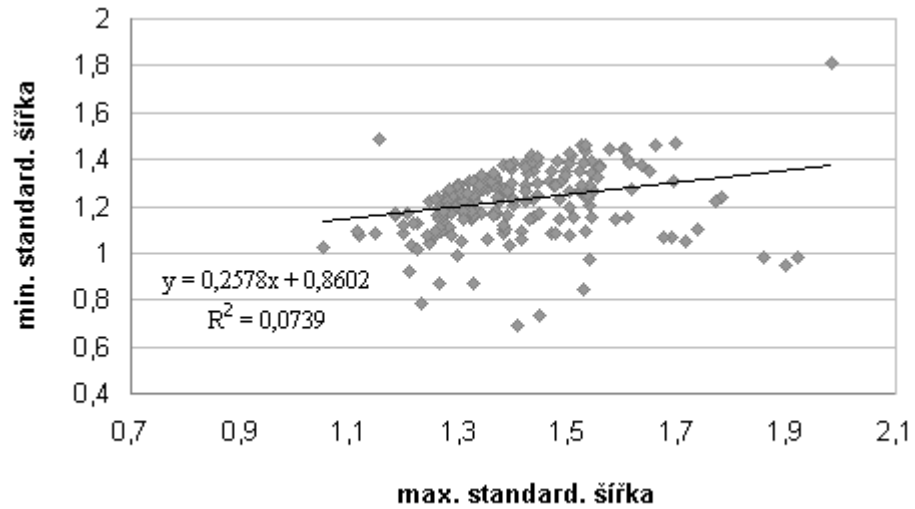
Graf 1 – Vztah maximální šířky k minimální šířce základny hnízda



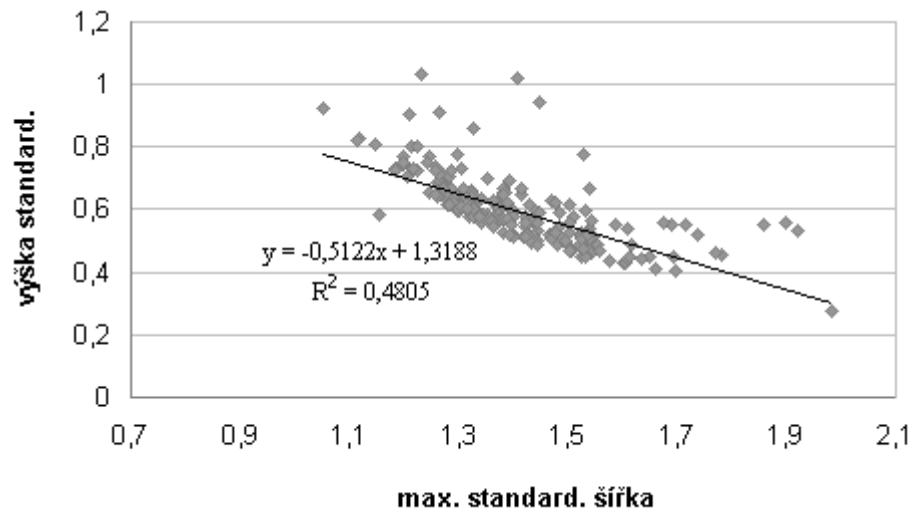
Graf 2 – Vztah maximální šířky základny k výšce hnízda



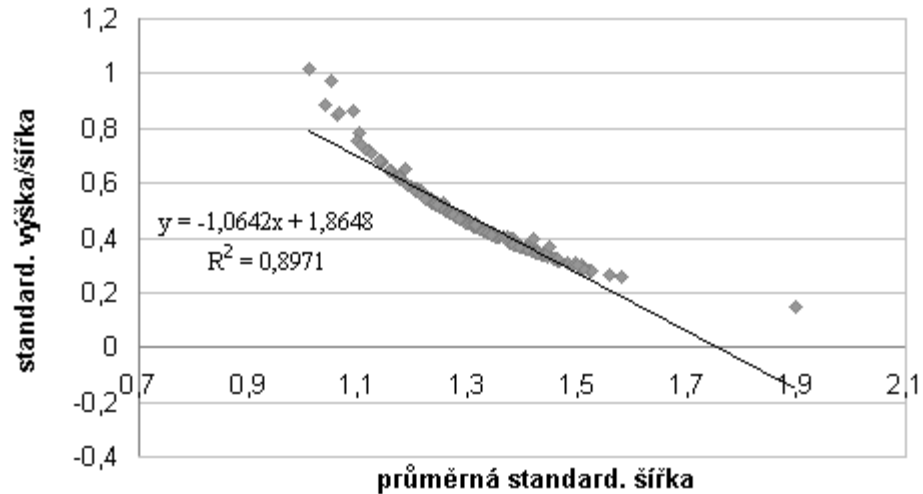
Graf 3 – Vztah průměrné šířky k „plochosti“ hnízda



Graf 4 – Vztah standardizované maximální šířky k stand. minimální šířce základny hnízda

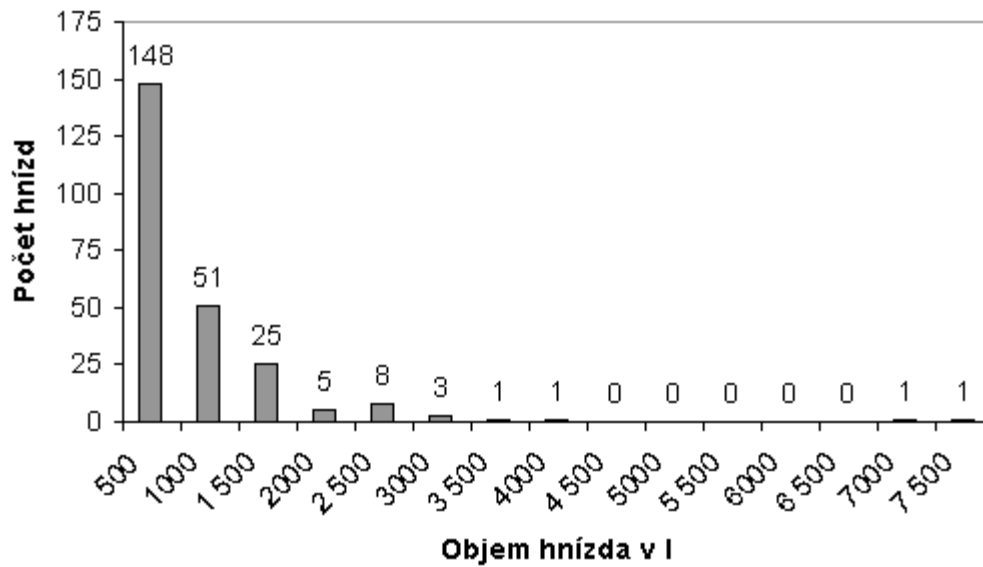


Graf 5 – Vztah stand. maximální šířky základny k stand. výšce hnízda



Graf 6 – Vztah stand. průměrné šířky k stand. „plochosti“ hnízda

Abych si mohl rozdělit hnízda do dvou kategorií na malá a velká, seřadil jsem hnízda podle vypočítaného objemu a vytvořil jsem histogram rozložení hnízd podle objemu do kategorií po 500 l (Graf 7). Hnízd do 500 l byla nadpoloviční většina, takže jsem se rozhodl pro další analýzu považovat hnízda o objemu do 500 l za malá a hnízda nad 500 l za velká. Malých hnízd je 148, v kategorii velké hnízdo je zbývajících 96 mravenišť.



Graf 7 – Početnost hnízd podle jejich objemu

V Tabulce 1 je procentuální zastoupení jednotlivých intervalů objemu mraveniště ve vysokém lese, nízkém lese a na pasece. Také jsem provedl analýzu rozptylu pro objem hnízda v rámci těchto tří kategorií stáří lesa (Tab. 2). Z obou tabulek vyplývá, že hnízda na pasekách jsou signifikantně menší než v lese; zatímco ta největší, a tudíž nejstarší, mraveniště, co jsem našel, se nachází ve starém vysokém lese. Počet všech hnízd na pasece je 40, v nízkém lese se nacházelo 52 a ve vysokém 152 mravenišť.



V (l)	vysoký les	mladý les	paseka
500	51,97	55,77	100
1000	25,66	23,08	0
1500	11,18	15,38	0
2000	2,63	1,92	0
2500	4,61	1,92	0
3000	1,32	1,92	0
3500	0,66	0	0
4000	0,66	0	0
4500	0	0	0
5000	0	0	0
5500	0	0	0
6000	0	0	0
6500	0	0	0
7000	0,66	0	0
7500	0,66	0	0
N hnízd	152	52	40

Tab. 1 – Procentuální zastoupení jednotlivých velikostí hnízd v rámci různě starého lesa

	vše	paseky	mladý les	vysoký les
Means	636,66	33,02	138,52	465,12
Std.Dev.	837,96	80,48	367,90	853,85
		a	b	b

Tab. 2 – Analýza rozptylu pro objem hnízd v rámci různě starého lesa

Abych mohl rozhodnout o nenáhodnosti umístění mravenišť v rámci lesa, porovnal jsem je s náhodnými body podle typu lesa, ve kterém se nachází. Sečetl jsem všechna hnízda a všechny náhodné body v jednotlivých kategoriích lesa, které jsem měl stanoveny a aby se daly lépe porovnat mezi sebou, převedl jsem tyto hodnoty do relativních čísel. A to tak, že počet náhodných bodů v každé kategorii jsem vydělil tím samým číslem, abych dostal hodnotu 1, a počet hnízd jsem poté upravil podobným způsobem, aby výsledek ukazoval, kolik se v dané kategorii nachází hnízd na jeden náhodný bod. To jsem spočítal pro každou kategorii lesa zvlášť. Výsledkem pak je relativní poměr počtu hnízd ku počtu náhodných bodů v každém typu lesního porostu, který mě zajímal (Tab. 3). Ukázalo se, že na pasekách je několikrát více hnízd než náhodných bodů, v ostatních kategoriích sice rozdíl také najdeme, ale není tak statisticky významný.

	paseka	níz. j. les	vys. j. les	listn. les
náh. body	1	1	1	1
mravenišťe	3,28	1,18	0,82	0,77

Tab. 3 – Počet mravenišť na jeden náhodný bod pro jednotlivé kategorie lesa  
(j. = jehličnatý)

V Tabulce 4 je vypočítaný průměr, medián a standardní odchylka objemu u všech počítaných mravenišť. Průměrný objem mravenišťe je vyšší než hranice pro malé hnízdo (500 l), zatímco medián objemu je o přibližně stejnou hodnotu menší. To znamená, že velkých mravenišť bylo méně než malých, ale byly mezi nimi větší rozdíly, a největší hnízda byla mnohonásobně větší než malá.

N	Mean	Minimum	Maximum	Std.Dev.	Median
244	636,66	31,04	7031,87	837,96	361,54

Tab. 4 – Základní popisná statistika pro objem mravenišť

Provedl jsem diskriminační analýzu mezi mravenišťem a náhodným bodem, v Tabulce 5 je seznam parametrů, které mohou statisticky významně přispívat ke schopnosti modelu odlišovat polohu hnízda od náhodného bodu.

S.o. označuje směr k nejbližšímu místu otevření vůbec (open), s. otevření cesta (potažmo paseka) označuje směr k nejbližší cestě/průseku (potažmo hranici dvou porostů). Analogicky distance open, cesta a paseka znamenají vzdálenosti k nejbližšímu místu otevření obecně, k cestě a hranici dvou porostů.

Distance malé je vzdálenost k nejbližšímu hnízdu z kategorie malé a distance nejbližší je vzdálenost k nejbližšímu hnízdu bez rozlišení velikosti. Položka listnatý les znamená, že hnízdo či náhodný bod leží v listnaté části lesa.

Ukázalo se, že nejvýznamnější úlohu by mohla hrát vzdálenost k nejbližšímu hnízdu a vzdálenost k nejbližšímu místu otevření. Roli podle výsledků může hrát i vzdálenost od

nejbližšího malého hnízda a vzdálenosti od nejbližší cesty a paseky. Dalšími často se v tabulce objevujícími charakteristikami jsou směry k místu otevření. U vzdálenosti k nejbližšímu místu otevření obecně převažují směry severní; zatímco u vzdálenosti k nejbližší cestě je to směr jižní a východní; a u distance k nejbližší hranici porostů se vyskytuje směr jižní a západní. Posledním faktorem, který by mohl hrát roli je umístění hnízda či náhodného bodu v listnatém lese.

	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (1,328)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
distance nejbližší	0,49	0,96	14,67	<0,001	0,36	0,64
distance open	0,54	0,88	45,04	<0,001	0,49	0,51
s. otevření SZ	0,5	0,94	21,14	<0,001	0,59	0,41
s.o. k pasece J	0,48	0,98	5,65	0,02	0,85	0,15
s. otevření S	0,48	0,98	8,16	0,005	0,9	0,1
s. otevření V	0,49	0,97	9,14	0,003	0,76	0,24
s.o. k cestě V	0,48	0,98	6,39	0,01	0,79	0,21
s.o. k cestě J	0,48	0,99	3,43	0,06	0,92	0,08
listnatý les	0,48	0,99	4,74	0,03	0,9	0,1
distance malé	0,48	0,99	3	0,08	0,35	0,65
s. otevření SV	0,48	0,99	3,01	0,08	0,95	0,05
s.o. k pasece SZ	0,47	0,99	1,79	0,18	0,6	0,4
s.o. k pasece Z	0,47	1	1,29	0,26	0,86	0,14
distance paseka	0,48	0,99	2,12	0,15	0,5	0,5
distance cesta	0,47	1	1,27	0,26	0,71	0,29

Tab. 5 - Výsledky diskriminační analýzy mezi mraveništěm a náhodným bodem, F 24.4  
p<0.00001

Následně jsem provedl t-test pro jednotlivé parametry umístění hnízda a náhodného bodu (Tab. 6). V posledním sloupci jsou p hodnoty těchto parametrů, pro které vyšel signifikantní rozdíl mezi mraveništěm a náhodným bodem ( $p < 0,05$ ); tučně jsou potom zvýrazněny ty parametry, které vyšly signifikantně i po provedení Bonferroniho korekce.

V prvních čtyřech řádcích tabulky jsou typy lesa, v nichž je hnízdo (náhodný bod) umístěno, potom následují směry a vzdálenosti k nejbližší cestě/průseku; hranici dvou různých porostů (paseka) a k nejbližšímu místu otevření vůbec. Poslední tři řádky tabulky

jsou vzdálenosti k nejbližšímu malému, velkému a nejbližšímu mraveništi bez rozlišení velikosti.

Charakteristiky, které se zdají být nejvíce určujícími pro umístění mraveniště, jsou hlavně jižní či jihovýchodní směr k nejbližšímu místu otevření a vzdálenost od tohoto místa; přičemž větší roli hraje blízkost paseky než cesty. Signifikantní rozdíl vyšel i co se týče umístění hnízda / náhodného bodu na pasece samotné. Dalším faktorem, který je průkazně rozdílný pro mraveniště a náhodné body, je vzdálenost k nejbližším jiným mraveništím, nezávisle na tom, zda malým nebo velkým.

	mraveniště		náhodný bod		p t test
<b>paseka</b>	0,16	0,37	0,05	0,22	<b>&lt;0,001</b>
nízký jehl. Les	0,21	0,41	0,18	0,38	
vysoký jehl. Les	0,51	0,5	0,62	0,49	
listnatý les	0,11	0,32	0,15	0,36	
S	0,03	0,18	0,09	0,29	
SV	0,11	0,32	0,09	0,29	
V	0,29	0,45	0,17	0,38	0,015
JV	0,18	0,38	0,13	0,34	
J	0,13	0,34	0,07	0,26	
JZ	0,04	0,2	0,11	0,31	0,044
Z	0,16	0,37	0,18	0,38	
SZ	0,05	0,22	0,16	0,37	0,008
distance cesta	2818,31	2804,51	3800,05	3073,19	0,007
S	0,01	0,11	0,11	0,31	0,003
SV	0,02	0,13	0,03	0,17	
V	0,07	0,25	0,16	0,37	0,02659
<b>JV</b>	0,31	0,46	0,15	0,36	<b>&lt;0,001</b>
J	0,32	0,47	0,17	0,38	0,002
JZ	0,15	0,35	0,16	0,37	
Z	0,11	0,31	0,16	0,37	
SZ	0,01	0,11	0,06	0,24	
<b>distance paseka</b>	916,27	1274,87	1948,54	1679,65	<b>&lt;0,001</b>
S	0,004	0,06	0,1	0,3	0,002
SV	0,02	0,13	0,03	0,17	
V	0,12	0,32	0,21	0,41	0,049
JV	0,28	0,45	0,15	0,36	0,004
<b>J</b>	0,27	0,44	0,11	0,31	<b>&lt;0,001</b>
JZ	0,16	0,36	0,18	0,38	
Z	0,15	0,36	0,15	0,36	
SZ	0	0	0,07	0,26	0,008
<b>distance open</b>	409,51	445,04	1471,85	1387,97	<b>&lt;0,001</b>
<b>distance malé</b>	1718,05	2064,55	4998,82	3149,83	<b>&lt;0,001</b>
<b>distance velké</b>	2290,59	1961,37	5268,81	4011,99	<b>&lt;0,001</b>
<b>distance nejbližší</b>	1104,68	1327,92	3980,25	2748,63	<b>&lt;0,001</b>

Tab. 6 - Signifikantní rozdíly mezi mraveništěm a náhodným bodem; pouze signifikantní p jsou vypsány číslem; tučně jsou hodnoty signifikantní po aplikaci Bonferroniho korekce ( $p < 0.00146$ )

Vypočítal jsem také analýzu rozptylu pro vzdálenost od nejbližšího malého, velkého a jakéhokoliv nejbližšího mraveniště. Chtěl jsem vědět, jaká je pravděpodobnost, že průměrné

vzdálenosti hnízda / náhodného bodu od nejbližšího malého, velkého a obecně nejbližšího mraveniště jsou stejné (Tab. 7) a jestli jsou rozdíly mezi těmito vzdálenostmi signifikantně rozdílné pro malé a velké hnízdo a pro náhodný bod (Tab. 8).

Pravděpodobnost, že jsou všechny tři průměry stejné, je velmi malá. Ukázalo se, že malá hnízda mají signifikantně menší vzdálenost k jiným malým hnízdům než hnízda velká a náhodné body; zatímco k velkým hnízdům a obecně k nejbližším hnízdům není signifikantní rozdíl mezi malými a velkými hnízdy, ale mezi hnízdem a náhodným bodem ano. Malá nově vzniklá hnízda vykazují větší shlukovitost než hnízda starší, která na svém místě stojí už několik let několik desítek let.

	SS Effect	df Effect	MS Effect	SS Error	df Error	MS Error	F	p
vzdálenost k malému	<0,001	2	<0,001	<0,001	341	5771781	71,68	<0,001
vzdálenost k velkému	<0,001	2	<0,001	<0,001	341	7415119	43,75	<0,001
vzdálenost k nejbližšímu	<0,001	2	<0,001	<0,001	341	3462316	85,44	<0,001

Tab. 7 – Analýza rozptylu pro průměry jednotlivé vzdálenosti

	vzdálenost k malému			vzdálenost k velkému			vzdálenost k nejbližšímu		
	Means	Std.Dev.		Means	Std.Dev.		Means	Std.Dev.	
náhodný bod	4998,82	3165,7	a	5268,81	4032,2	a	3980,25	2762,48	a
velké mraveniště	2353,91	2143,31	b	1937,71	1936,67	b	1284,4	1145,04	b
malé mraveniště	1305,61	1915,96	c	2519,49	1956,38	b	988,1	1429,99	b

Tab. 8 – Souhrnná tabulka průměrů vzdáleností podle velikosti hnízda

## 5) Diskuze

Když jsem změřil rozměry mravenišť, nastal problém podle jakého vzorce počítat jejich objem. Změření přesného objemu hnízdni kupy bych dosáhl, kdybych sebral všechny její materiál a nasypal ho do nějaké nádoby, jejíž objem se pak zjistí už snadno; ale to je destruktivní metoda a pro tento výzkum stačí hodnota objemu přibližná.

Bylo jasné, že ve vzorci bude figurovat hodnota  $\pi$  a všechny tři rozměry hnízda, ale musel jsem odhadnout, jakým koeficientem by bylo nejlepší dané hodnoty při výpočtu objemu násobit. Hnízdni kupa je kuželovitého tvaru a vzorec pro kužel je  $\frac{1}{12} \cdot \pi \cdot d^2 \cdot v$ . Povrch mraveniště ale nemá rovné svahy jako kužel, je spíše podobný kouli, jejíž objem je  $\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot d^3$ . Vogt používal ve svých studiích (Vogt 2004; 2007) ve vzorci při počítání objemu kupovitého hnízda ohnivých mravenců rodu *Solenopsis* koeficient  $\frac{1}{6}$  nebo hodnotu, která se jedné šestině blížila, podobně jako další autoři; King (1981) u druhu *Lasius flavus* nebo Porter (1992; 1997) taktéž u rodu *Solenopsis*. I já jsem se nakonec rozhodl pro podobný vzorec odvozený ze vzorce pro objem koule, který se zdá být přesnější než vzorec pro objem kužele a je dostatečně přesný pro naše účely, a z něj jsem odvodil vzorec pro objem hnízd.

Nyní se podívám na všechny předem stanovené hypotézy a pokusím se zodpovědět, co nám vlastně vyšlo.

Rozmístění hnízd v rámci dané lokality je náhodné.

Jelikož jsou hnízda lesních mravenců podobně jako u všech druhů sociálního hmyzu trvalými strukturami a jsou centrem jejich aktivity (Hölldobler et Wilson, 1990), dalo se tedy předpokládat, že nejsou budována jen tak leckde, ale že jejich umístění je nenáhodné. Testoval jsem proto náhodnost rozmístění mravenišť na ploše tak, že jsem jejich umístění porovnával s umístěním náhodných bodů. Hnízd ve vysokém lese jsme našli skoro čtyřikrát

víc než mravenišť na pasece (Tab. 1). To je dáno tím, že paseky zabírají v lese menší plochu než vzrostlý les. Přesto je relativní počet mravenišť na pasece více než třikrát větší než počet náhodných bodů na pasece (Tab. 3). To dobře ukazuje, že mravenci mají při stavbě mravenišť nějaké preference; rozmístění hnízd je odlišné od náhodných bodů a tedy nenáhodné. Jak závisí na podmínkách lesa a umístění ostatních mravenišť jsme se dívali dále.

### Rozmístění hnízd je nezávislé na podmínkách okolí.

Když jsem ověřil, že rozmístění hnízd je nenáhodné, díval jsem se, jestli závisí na tom, kde v lese hnízdo je umístěno a na kterých faktorech okolí konkrétně. Hlavní funkcí kup lesních mravenců je udržovat stálou teplotu, mraveniště bývají proto umístěna tak, aby na ně mohlo dopadat sluneční záření (Seifert, 1996). Proto jsem se díval, jak závisí prostorové umístění mravenišť na typu lesa a blízkosti místa, kudy na ně může dopadat slunce. Nulovou hypotézu jsem formuloval tak, že umístění mravenišť na těchto faktorech nezávisí.

Testoval jsem několik faktorů a díval jsem se, které mohou být určující pro rozmístění hnízd, v porovnání s náhodnými body (Tab. 5; Tab. 6). Zjistil jsem, že mraveniště leží ve většině případů na okrajích nebo v blízkosti okrajů pasek, otevřeného lesa, cest či průseků; a to tak, že se dané otevřené místo nachází východním až jižním směrem, aby na ně mohlo dopadat sluneční světlo, zvláště v dopoledních hodinách. Preferenci pasek ukazuje i relativní porovnání hnízd a náhodných bodů v Tabulce 3. Podobných výsledků dosáhli i další autoři studující lesní mravence (Puntilla, 1996; Daňo, 2001; Kůsová, 2004). Především malá hnízda umísťována na pasekách nebo v jejich blízkosti potřebují slunce ke svému vyhřívání, jelikož sluneční svit je hlavním prvkem jejich termoregulace (Galle, 1973; Brandt, 1980; Frouz, 1996). Vystává otázka, proč nejsou otočena tak, aby na ně mohlo dopadat slunce i od západu, v odpoledních hodinách. Možným důvodem je to, že dopoledne je potřeba mraveniště zahřívát po noci, kdy vychladlo, kdežto odpoledne je už hnízdo zahřáté a dalším vystavením slunečním paprskům by se přehřívalo.

Také to vypadá, že paseky jsou pro mravence při zakládání hnízd lákavější než cesty a průseky (Tab. 6), ale to bude dáno tím, že pasek je v lese díky způsobu hospodářství dostatek



a průběžně přibývají nové, jak jsou vzrostlé stromy káceny. A ne každá cesta poskytuje dostatek slunečního svitu, například pokud se nachází ve starší části lesa mezi vysokými stromy a vede severozápadním směrem.

**Rozmístění hnízd je nezávislé na poloze ostatních hnízd.**

Další otázkou, která mě zajímala, bylo, zda jsou hnízda zakládána nezávisle na ostatních mraveništech v okolí. Lesní mravenci *F. polyctena* jsou, jak již bylo řečeno, druhem polygynním, a jako takový se šíří převážně oddělky z mateřských hnízd (Zacharov, 1984). Tímto způsobem se nemohou šířit na příliš velkou vzdálenost. Dá se tedy předpokládat, že jejich mraveniště budou umístěna blízko jiných. Fakt, že polygynní lesní mravenci tvoří shlukovitá hnízda, je zmíněn několikrát v různých studiích (Gösswald, 1952; 1989; Mabelis et Korczyńska, 2001).

Již při testování, které faktory jsou signifikantně odlišné pro umístění hnízda oproti náhodnému bodu v lese (Tab. 5; Tab. 6), jsem vysledoval, že roli hraje také blízkost jiných hnízd. Všechna hnízda nezávisle na velikosti byla blíže u jiného mraveniště než jakýkoliv náhodný bod (Tab. 8). Také jsem sledoval, zda je rozdíl ve shlukovitosti malých hnízd oproti hnízdům velkým (Tab. 7; Tab. 8). Zjistil jsem, že malá hnízda jsou prokazatelně shlukovitější, než hnízda velká. To je dáno tím, že malá hnízda jsou mladší, teprve nedávno vzniklá a jsou tudíž ve shlucích kolem mateřských hnízd, ze kterých se oddělila (Mabelis, 1986). Postupem času díky kompetici a změně podmínek, například růstu lesa a tím zakrývání dříve otevřeného místa, a postupného vymírání plodných královen, přežijí jen některá. I jiní autoři (Czechowski, 1993; Buschinger et Heinze, 1992), kteří studovali šíření oddělků u polygynních druhů lesních mravenců, se zabývali jejich šířením v závislosti na stáří a dalších podmínkách lesa a zjistili nenáhodné rozmístění hnízd lesních mravenců.

**Velikost hnízd je nezávislá na podmínkách lesního porostu.**

Dalším problémem, na nějž jsem se podíval, bylo, zda mravenci při zakládání nových hnízd preferují nějaké konkrétní podmínky, čili jestli velikost hnízd závisí či nezávisí na

faktorech okolního lesa. Jak jsem již dokázal výše, lesní mravenci potřebují kvůli udržování stabilní teploty sluneční svit, a proto staví svá hnízda na severozápadních okrajích pasek a cest. Czechowski (1993) vyzoroval, že mohou osidlovat i starší zastíněné lesy a větší lesní fragmenty. I další autoři (Rosengren et Pamilo, 1983; Savolainen et Vepsäläinen, 1988; 1989; Punttila, 1996) dokázali, že polygynní druhy nepotřebují tak dobré podmínky, jsou schopné osídlit i starší lesy.

Bylo zjištěno, že hnízda na pasekách jsou menší než uvnitř lesního porostu (Sorvari et Hakkarainen, 2005). S rostoucí vzdáleností od okraje lesa se velikost hnízda zvyšuje. Blíže k okraji lesa jsou mraveniště mladší, nově založené; a zatímco hnízda umístěná hlouběji v lese vysílají své oddělky k okrajům jakožto vhodnějším lokalitám pro založení nových kolonií a hnízda umístěná na světlině se zase snaží přiblížit k potravním stromům. Malá hnízda nemají ještě tak dokonale vyvinutou termoregulaci, jako mraveniště velká a s větší populací, proto potřebují pro vyhřívání kupy světelnou energii (Rosengren et al., 1979). A navíc, protože jsou hnízda lesních mravenců relativně dlouhověká, tak hnízda původně založená na pasece se po letech můžou nacházet v nově vyrostlém lese (Domisch et al., 2005).

Když jsem porovnal všechna naše hnízda se stářím lesa, kde se nachází, ukázalo se, že nejmenší (nejmladší) hnízda se nacházejí na pasekách, zatímco ta největší mraveniště nalezneme ve starém lese (Tab. 1). Průměrný objem hnízd docela dobře koreluje se stářím lesa (Tab. 2). To odpovídá tomu, co zjistili ostatní autoři.

**Tvar hnízd je nezávislý na velikosti.**

Poslední hypotézou, kterou jsem testoval, je to, že tvar hnízda nezávisí na jeho celkové velikosti. Pro popis tvaru jsem použil rozměry hnízda, délku a šířku jeho základny a výšku od země po vrchol. Celkovou velikost charakterizuje objem hnízda. Při porovnání vztahu mezi délkou a šířkou základny hnízda se ukázalo, že je mezi nimi skoro dokonalá lineární závislost při použití absolutních hodnot (Graf 1). Když převedeme oba rozměry základny do relativních hodnot, tak vzhledem k jejich lineární závislosti by graf jejich závislosti měl vytvořit víceméně jeden bod, kdyby i výška byla s nimi. Není tomu ale tak

(Graf 4), což značí, že vztah mezi výškou a délkou (či šířkou) není lineární, jak je ostatně vidět i na Grafu 2; výška sice roste se zvyšující se délkou, ale už mezi nimi není tak dobře patrná lineární závislost. Z Grafu 5 je patrné, že výška nabývá na délce základny lineárně nezávislých hodnot (klesající závislost je v pořádku, když jsou délka, šířka a výška standardizované a relativní délka se zvyšuje, musí relativní výška klesat, aby zůstal zachován součin 1). Podíval jsem se tedy, jaký je vztah mezi šířkou základny hnízda a jeho „plochostí“, která je dána jako poměr výšky a šířky; čím je hodnota „plochosti“ nižší, tím je hnízdo plošší. Je vidět, že větší hnízda jsou plošší (Graf 3), při porovnání těchto hodnot v relativních číslech je vidět téměř hyperbolická závislost mezi nimi (Graf 6).

Z toho všeho vyplývá, že větší a tím i starší hnízda jsou plošší. To může být dáno tím, že hnízda jsou postavena ze sypkého materiálu; větší hnízda jsou vyšší, ale musejí mít méně strmé stěny, jinak by se sesypávala. Symetričnost hnízd mravenci ohlírají díky nespočtu kontaktů na povrchu hnízda při jeho stavbě (Zacharov, 1984). Také bylo zjištěno, že když začne staré a velké hnízdo umírat, tak dojde ke snižování jeho populace; hnízdo přestává růst a naopak se stává plošším, až do úplného zániku (Zacharov 1984; Randuška, 1995).

## 6) Závěr

Hnízda lesních mravenců plní převážně termoregulační funkci, udržují stálou teplotu potřebnou pro vývoj plodu. Při stavbě svých hnízd se proto řídí mnoha faktory, které ovlivňují prostorové rozmístění jejich hnízd. Sledovali jsme, které to jsou, u polygynního druhu *Formica polyctena*. Mezi nejdůležitější faktory patří dostatek slunečního záření, nová hnízda tak většinou vznikají na jižních a východních okrajích lesního porostu, na hranicích s cestami a pasekami. Mladší hnízda jsou více závislá na vhodných podmínkách okolí než hnízda stará, která nalézáme i ve starším zastíněném lese, kde se udrží díky rozvinutému systému spolupráce s ostatními hnízdy ze své polykalické kolonie. Mravenišť lesních mravenců jsou poměrně dlouhověká a během doby své existence se prostředí kolem nich může značně změnit. Hnízda na pasekách jsou prokazatelně menší než hnízda v lese. Rozmístění hnízd je shlukovité, značnou shlukovitost vykazují zvláště menší hnízda, což je dáno tím, že polygynní lesní mravenci se rozšiřují pomocí oddělků. Menší hnízda mají také strmější stěny než hnízda starší, která jsou více plochá, vzhledem k materiálu, ze kterého jsou hnízda postavena. Všechny tyto zákonitosti jsou dány dlouhověkostí hnízd lesních mravenců a způsobem jejich života.

## 7) Citovaná literatura

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

Bezděčka P. 2000: Naši mravenci rodu *Formica*. *Formica* 3: 19-24

Brandt D.C. 1980: The thermal diffusivity of the organic material of a mound of *Formica polyctena* in relation to the thermoregulation of the brood. *Neth. J. Zool.* 30: 326–344

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

Czechowski W. 1993: Replacement of species in red wood ant colonies (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoological (Warsaw)* 44: 17-26

Czechowski W. et al. 2002: The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Museum and Institute of Zoology PAS, Warszawa

Daňo J. 2001: Inventarizace jižní části Liberecka. *Formica* 4: 45-49

Dlusskij G.M. 1967: Muravji rodu *Formica*. Nauka, Moskva

Domisch T. et al. 2005: Red wood ant mound densities in managed boreal forests. *Ann. Zool. Fenn.* 42: 277–282

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. et al. 2003: The effect of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) ant nest on selected soil chemical properties. *Pedobiologia* 47: 205-212
- Frouz J. et Finer L. 2007: Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant populations among a south-north gradient. *Insectes Sociaux* 54: 251-259
- Galle L. 1973: Thermoregulation in the nest of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Biol. Szeged* 19: 139–142
- Gösswald K. 1952: Über Versuche zur verwendung von Hilfsameisen zwecks vermehrung der Nützlichen kleinen Roten Waldameise. *Z. angew. Ent.* 34: 1-44
- Gösswald K. 1989: *Die Waldameise, Band 1*. AULA - Verlag Wiesbaden. 660pp
- Gösswald K. 1990: *Die Waldameise, Band 2*. AULA - Verlag Wiesbaden. 510pp
- Hölldobler B. et Wilson E. 1990: *The Ants*. Harvard Press, Cambridge. 732pp
- Jílková V. et al. 2011: Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology* 47: 72-76
- King T. 1981: Ant-hills and grassland history. *Journal of Biogeography* 8: 329-334
- Kůsová P. 2004: Stanovištní charakteristiky hnízd lesních mravenců druhu *Formica polyctena*. *Formica* 7: 23-28
- Mabelis A. A. 1986: Why do young queens fly? (Hymenoptera, Formicidae). - Proc. 3rd Eur. congress of entomology, Amsterdam 24-29: 461-464

Mabelis A. A. et Korczyńska J., 2001: Dispersal for survival: some observations on the trunk ant (*Formica truncorum* Fabricius). *Netherlands Journal of Zoology* 51: 299-321

Petal J. 1978: The role of ants in ecosystems. In: *Production ecology of ants and termites* (MV Brian, Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 293-325

Porter S. 1992: Fire Ant Mound Densities in the United States and Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology* 85: 1154-1161

Porter S. 1997: Intercontinental Differences in the Abundance of *Solenopsis* Fire Ants (Hymenoptera: Formicidae): Escape from Natural Enemies? *Environmental Entomology* 26: 373-384

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 al. 1979: Distribution, nest densities and ecological significance of wood ants (the *Formica rufa* group) in Finland. *OILB Bulletin*. SROP, II

Rosengren R. et Pamilo P. 1983: The evolution of polygyny and polydomy in moundbuilding *Formica* ants. *Annales Entomologici Fennici* 42: 65-77

Sadil J. 1955: *Naši mravenci*. Orbis, Praha. 224pp

Savolainen R. et Vepsäläinen K. 1988: A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51: 135-155

Savolainen R. et Vepsäläinen K. 1989: Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56: 3-16

Seifert B. 1996: Ameisen: beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag, Augsburg

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

Vogt J. 2004: Quantifying imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) mounds with airborne digital imagery. *Environmental Entomology* 33: 1045-1051

Vogt J. 2007: Three-dimensional sampling method for characterizing ant mounds. *The Florida Entomologist* 90: 553-558

Zacharov A. A. 1984: *Sociální struktury mravenišť*. ČSOP, Prachatice. 107pp

Zacharov A. A. et al. 1981: Nakoplenie elementov v gnezdach ryzich lesnych muravev. *Pedobiologia* 21: 36-45