

**Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie**

**Charles University, Faculty of Science
Department of Ecology**

*Doktorský studijní program: Ekologie
Ph.D. study program: Ecology*

Autoreferát disertační práce
Summary of the Ph.D. Thesis



Termoregulace mravenců rodu *Formica*, konflikt jedince versus kolonie
Thermoregulation in ant genus *Formica*, an individual vs. colony conflict

Mgr. Štěpánka Kadochová

Školitel/Supervisor:
Prof. Ing. Mgr. Jan Frouz, CSc.

Praha, 2017

ABSTRAKT

Tato práce se zabývá termoregulací lesních mravenců ze skupiny *Formica rufa*. Naším cílem bylo lépe porozumět mechanismům, díky kterým lesní mravenci udržují teplotní homeostázu svých hnízd. Lesní mravenci jsou známí tím, že ve svých hnízdech udržují stabilně zvýšenou teplotu od jara do podzimu. Velký význam je tradičně přikládán funkci hnízda coby solárního kolektoru a také produkci tepla mikrobiálním společenstvem přítomným v hnízdním materiálu. Avšak někteří vědci věří, že lesní mravenci jsou schopni aktivní termoregulace, tedy že mohou ovlivňovat hnízdní teplotu svým chováním, jmenovitě sluněním se, zvýšenou metabolickou produkcí nebo přenosem tepla.

Tato práce se skládá ze tří výzkumných článků. První se zaměřuje na časování termoregulace u lesních mravenců, druhý studuje podrobněji jeden specifický aspekt termoregulace lesních mravenců - slunící chování. Tyto dva články prezentují data z dlouhodobého terénního výzkumu a experimentů. Poslední článek vychází z laboratorních experimentů, kde jsme testovali hypotézy vzešlé z pozorování v terénu.

Díky terénnímu výzkumu jsme zjistili, že aktivita mravenců (počet jedinců jdoucích do mravenišť) signifikantně koreluje s hnízdní teplotou. Jakmile poklesla aktivita mravenců, teplotní homeostáza v hnízdě byla narušena. V souladu se staršími autory jsme pozorovali slunící chomáče lesních mravenců brzy na jaře. Šli jsme dále a objevili zlomový bod, při kterém se pozitivní fototaktické chování (slunění se) mění na negativní (vyhýbání se slunci). Zlomový bod je 42.8 °C, což je lehce nad teplotou smrtelnou pro *F. polyctena*. Naše výsledky navrhují, že existuje trade-off mezi potřebami kolonie a jedince, tedy mezi vysokými teplotami uvnitř hnízda, které urychlují vývoj snůšky, a mezi přežíváním jednotlivých dělnic.

Pozorování v laboratoři nám umožnila sledovat chování jednotlivců ve slunících chomáčích. Zjistili jsme, že ne všichni mravenci se účastní slunění a navrhli jsme hypotézu, že slunící chování může být specifický úkol. Také jsme měřili metabolickou aktivitu (respiraci) při teplotách, které odpovídají teplotám zažívaným během slunění. Naše výsledky potvrdili, že slunění krátkodobě zvyšuje metabolickou aktivitu, ale tento vzestup nepřetržává. Proto spekulujeme, že roli v termoregulaci lesních mravenců může mít přímý přenos tepla.

ABSTRACT

This thesis deals with thermoregulation in red wood ants, in *Formica rufa* group. Our aim was to better understand the mechanisms by which red wood ants maintain thermal homeostasis in their nests. Red wood ants are known to keep high and stable temperatures in their nests from spring to autumn. Most emphasis is placed on the role of the nest mound as a solar collector or on a heat production by microbial community present in the nest material. However, some researchers believe that wood ants are able of active nest thermoregulation in which they can affect the nest temperature by behavioural reactions, mainly by sun basking, increased metabolic heat production or heat transport.

The thesis consists of three research articles. The first one is focused on the timing of thermoregulation in red wood ants, the second one investigates in more detail one specific aspect of red wood ant thermoregulation - a sun basking behaviour. These two papers provide data from long-term field observations and experiments. The last paper is based on laboratory experiments where we tested a hypothesis resulting from field observations.

Thanks to the field research we found out that ant activity (traffic on ant trails) significantly correlates with nest temperature; once the activity decreased the thermal homeostasis broke down. In agreement with older authors we observed sunning clusters of red wood ants in early spring. We went further and revealed a breaking point at which a positive phototactic behaviour (sun basking) turned to a negative phototaxis (sun avoidance). The breaking point was 42.8 °C which is slightly above the lethal temperature for *F. polyctena*. Our results suggest there is a trade-off between colony and individual needs, i.e. high temperature inside the nest which speeds up brood development and survival of individual workers.

Laboratory observations enabled us to closely follow individual behaviours in sunning clusters. We found out that not all ants take part in sunning and we hypothesised that sun basking might be a specific task. We also measured a metabolic rate (respiration) at the temperatures encountered during sunning. Our results confirm that sunning increases the metabolic rate temporally, but the increase does not persist. Therefore we suggest that a direct heat transport may play a role in the nest thermoregulation of red wood ants.

ÚVOD

Lesní mravenci rodu *Formica* patří mezi společenský hmyz tvořící obrovské kolonie s mnohočetnými hnízdy. Svou činností (predací, stavbou hnízd, sběrem medovice, prokypřováním půdy a změnou toku živin) ovlivňují okolní prostředí, a proto jsou označováni jako ekosystémoví inženýři (Dlusskij 1967, Frouz a kol. 2016). Jednou z příčin úspěšnosti lesních mravenců je i schopnost termoregulace. Ta umožňuje rychlý a bezpečný vývoj potomstva a tím trvalý přísun pracovní síly. Fakt, že mravenci rodu *Formica* dokáží ve svých hnízdech udržet stabilně zvýšenou teplotu navzdory vnějším vlivům, byl znám již od počátku 20. století (Wassman 1915, Forel 1920, Kneitz 1964). Od té doby existují minimálně čtyři teorie o termoregulaci u lesních mravenců.

První praví, že struktura hnízda funguje jako solární kolektor (Brandt 1980, Kasimova a kol. 2014). Tomu odpovídá i přirozená distribuce hnízd lesních mravenců v terénu, hnízda jsou zpravidla situována na okraji lesa či na mýtině a mravenčí královny preferují osluněná místa při zakládání nových kolonií (Kilpeläinen a kol. 2008). Teorii solárního kolektoru, která předpokládá, že teplo přichází pasivně zvenku, jsme zkoumali v **Kapitole 1** při terénním monitoringu teplot v hnízdech a studiu teplotního toku.

Druhá teorie věří v samozahřívání hnízdního materiálu, tedy že teplo vzniká uvnitř hnízda. V roce 1980 Coenen-Staß zkoumal vlastnosti hnízdního materiálu a ukázal, že sterilizovaný materiál neprodukuje téměř žádné teplo, zatímco materiál osídlený bakteriemi ano. Další teorie vidí jako hlavní zdroj tepla v mraveništi metabolické teplo produkované samotnými mravenci, podobně jako je tomu v úle včely medonosné (Kneitz 1964, Rosengren a kol. 1987, Kadochová a Frouz 2014). Martin (1980) spekuluje, že na jaře dochází k aktivaci metabolismu mravenců díky vystavení se slunečnímu záření a tím ke katabolickému rozkladu tuků a zvýšené produkci tepla. Tato teorie byla prověřena v **Kapitole 3**.

Poslední z teorií pracuje s myšlenkou přenosu tepla. Na jaře byly pozorovány shluky mravenců, slunící se na povrchu hnízda (Zahn 1958, Rosengren a kol. 1987; Frouz 2000). Zahn roku 1958 postuloval teorii, která předpokládá, že sluneční teplo se kumuluje v tělech mravenců, ti následně vstupují dovnitř do hnízda, kde se akumulované teplo uvolňuje. Tím dochází k prudkému nárůstu teploty uvnitř hnízda, který byl pozorován v mnoha studiích. Této myšlence se věnuje **Kapitola 2 a 3**.

CÍLE PRÁCE

V rámci svého doktorského výzkumu jsem se pokusila zodpovědět následující otázky:

1. Jaký je roční průběh teplot v hnízdech lesních mravenců? Jak tyto teploty souvisí s aktivitou mravenců? (**Kapitola 1**)
2. Jakým směrem teče teplo v hnízdech lesních mravenců? Je hnízdo zahříváno primárně zevnitř či zvenčí? (**Kapitola 1 a 2**)
3. Kdy se objevují slunící chomáče? Souvisí jejich výskyt se vzestupem teploty v mraveništi? (**Kapitola 2**)
4. Jak se chovají mravenci ve slunícím chomáči? Existují rozdíly mezi jednotlivci? (**Kapitola 2 a 3**)
5. Dochází při slunění mravenců ke vzestupu tělesné teploty? Dochází následně ke zvýšení metabolismu? (**Kapitola 3**)
6. Jaké jsou výhody a nevýhody slunícího chování? Může být slunění pro jedince nebezpečné? (**Kapitola 2 a 3**)

|

MATERIÁL A METODIKA

Výzkum termoregulace lesních mravenců probíhal ve dvou fázích: terénní a laboratorní.

Data pro **Kapitolu 1** i **2** byla sbírána na Šumavě. Prvotní výzkum probíhal přímo v Národním parku Šumava, poblíž obce Srní. Zde jsme díky časově omezenému výzkumnému povolení (rok 2010) sledovali celoroční vývoj teplot v mraveništích a jejich souvislost s aktivitou mravenců (počet dělnic na cestičkách do/z mraveniště a počet vstupních otvorů na povrchu mraveniště). Také jsme měřili teplotu v různých hloubkách mraveniště a sledovali směr teplotního toku. Z dat získaných v NP Šumava byla sepsána **Kapitola 1**. Tato data zároveň poukázala na význam vnitřních zdrojů tepla a slunících chomáčů pro termoregulaci hnízda lesních mravenců a přivedla nás k hypotézám testovaným v dalších kapitolách.

Kapitola 2 sledovala výskyt slunících chomáčů, jejich časové korelace a především podněty řídící fototaktické chování mravenců. Během terénního výzkumu jsme prováděli experimentální zastíňování mraveniště, abychom zjistili, jak se mění reakce mravenců na stín a slunce. Měřili jsme teploty uvnitř hnízd (digitální datalogery) i na povrchu mraveniště s použitím termokamery. Bezkontaktní metodou termosnímků jsme zjišťovali teplotu povrchu mraveniště i slunících chomáčů a jednotlivých mravenců v nich. Měření pro **Kapitolu 2** byla prováděna mimo národní park, poblíž obce Vimperk, po dobu 2 let (2012 – 2013). K vyhodnocování termosnímků byl použit program Flir Tools.

Poslední část výzkumu, **Kapitola 3**, probíhala v laboratoři na univerzitě ve Würzburgu, na laboratorní kolonii *Formica polyctena*. Mravenci byli vystaveni experimentálnímu „slunění“ pod umělým tepelným zdrojem (infračervená žárovka) v teplotně izolovaném boxu. Chování mravenců ve slunícím chomáči bylo nahráváno na video a vyhodnoceno v programu Observer. Slunící se mravence jsme pozorovali i termokamerou. Během laboratorního pozorování jsme zjišťovali, jak velká část kolonie se účastní slunění, zda dochází k opakovaným návštěvám slunícího chomáče atd. Mravenci byli individuálně značeni, což umožnilo porovnat chování jednotlivců. Provedli jsme také respirometrická měření mravenců před a po slunění, abychom zjistili, zda dochází ke zvýšení metabolismu.

Statistická analýza dat u všech kapitol byla provedena ve statistickém prostředí R (R core team 2015).

VÝSLEDKY A DISKUSE

Kapitola 1 ukázala, že lesní mravenci rodu *Formica* jsou schopni aktivně ovlivňovat teplotu uvnitř hnízda svou činností. Manuální měření teploty v různých vrstvách mraveniště odhalilo, že hnízda jsou vyhřívána zevnitř. Rozdíl teplot mezi 10 a 5 cm pod povrchem byl v průměru pozitivní, teplo tedy teče zevnitř ven. Shodné hodnoty jsme zaznamenali i v **Kapitole 2**. Jen v poledních hodinách, kdy jsou hnízda vystavena velkému množství slunečního záření, se teplotní tok může krátkodobě obrátit. Toto zjištění je v rozporu s teorií solárního kolektoru (Brandt 1980, Kasimova a kol. 2014), která předpokládá, že hnízda lesních mravenců pouze pasivně pohlcují sluneční záření.

Kontinuální měření hnízdní teploty (digitální datalogery zabudované v centru hnízda) potvrdila, že v období mravenčí aktivity (duben – srpen (Frouz and Finér 2007)) je v hnízdě udržována stabilně zvýšená teplota. V tzv. teplotním jádru, kde je umístěna snůška, byly teploty ve všech hnízdech udržovány nad 20 °C. Dle našich zjištění teplota v hnízdě koreluje s aktivitou mravenců, jmenovitě s počty mravenců, kteří vstupují do hnízda. Je tedy pravděpodobné, že mravenci svou přítomností nějak zvyšují teplotu hnízda (**Kapitola 1**). Může se tak dít produkcí metabolického tepla (Kneitz 1964, Rosengren a kol. 1987) nebo i vnášením tepla získaného ze slunečního záření při venkovních aktivitách (Zahn 1958, Frouz 2000).

Optimální teplota pro vývoj snůšky u *F. polyctena* je 29 °C (Coenen-Staß 1985), my jsme teploty blízké této hodnotě zaznamenali především v dubnu, květnu a v červnu. Vývoj snůšky u *F. polyctena* není kontinuální, královny mají vnitřně nastavené reprodukční cykly, zpravidla 100 dnů dlouhé (Kipyatkov a Schederova 1990). Ovipozice probíhá ve dvou fázích, jarní snůška produkuje nové sexuální jedince a pozdější, letní, nové dělnice, které pomohou kolonii přezimovat (Kipyatkov a Schederova 1990, Hölldobler a Wilson 1990). Z evolučního hlediska je důležité především rychlé nastartování termoregulace hnízda v jarních měsících. To zvyšuje reprodukční fitness kolonie a umožňuje novým královnám včas vylétnout a obsadit vhodná místa pro založení nových, dceřiných kolonií. Na podzim, kdy v kolonii již není přítomna žádná snůška, není termoregulace potřeba. Tomu odpovídají i naše zjištění - v září jsme zaznamenali prudký pokles teplot v mraveništi, který byl mnohem prudší než pokles teploty vzduchu.

Statistické modely ukázaly, že existuje signifikantní rozdíl mezi způsobem termoregulace v září a jarně-letních měsících. Od dubna do srpna je vnitřní teplota ovlivněna počasím (teplota vzduchu, srážky, osvit), vlastnostmi hnízda (vlhkost, počet hnízdních otvorů, identita hnízda) a aktivitou mravenců (počet dělnic vstupující do hnízda). V září jsou jedinými signifikantními faktory srážky a vlastnosti hnízda (vlhkost, počet vstupních otvorů, identita hnízda). Jinými slovy v období od dubna do srpna je termoregulace hnízda aktivní - udržována mravenci, později na podzim hnízdo přechází na pasivní termoregulaci (**Kapitola 1**).

Kapitola 2 se zaměřila především na slunící chování lesních mravenců rodu *Formica*, jako jeden z možných způsobů termoregulace. Sledovali jsme dva aspekty slunícího chování – přítomnost slunících chomáčů a směr fototaxe, tedy reakce mravenců na experimentální zastínění. Zároveň jsme prováděli kontinuální monitoring vnitřní teploty mraveniště pomocí datalogerů a bezkontaktní měření teploty povrchu pomocí termokamery.

Zjistili jsme, že směr fototaktické reakce u *F. polyctena* se mění během roku. Na jaře jsou mravenci pozitivně fototaktičtí, po zastínění rychle odchází a aktivně vyhledávají osluněná místa. V létě naopak agregují ve stínu a slunci se vyhýbají (negativní fototaxe). Změna fototaxe je řízena povrchovou teplotou mraveniště, k přepnutí dochází, když osluněné části hnízda dosáhnou 42.8 °C, což je o 2 stupně víc než experimentálně měřená letální teplota pro *F. polyctena* (**Kapitola 2**). Při teplotách nad 40 °C dochází k denaturaci proteinů a zablokování metabolických procesů (Heinrich 1995, Neven 2000).

Termosnímky odhalily, že v letních měsících mohou být teploty povrchu mraveniště velmi vysoké, více než 60 °C. Z toho ve více jak 50% pozorování přesahovaly teploty letální hranici 40 °C. Naopak v jarních měsících, v době, kdy se vyskytuje pozitivní fototaxe, se teploty povrchu dostávaly nad 40 °C jen zřídka. Z toho usuzujeme, že změna z pozitivní na negativní fototaxi je ochranný mechanismus zabraňující smrti dělnic.

Sledování dále potvrdilo, že výskyt slunících chomáčů u *F. polyctena* je časově limitovaný fenomén (Zahn 1958, Rosengren a kol. 1987, Frouz 2000). Husté chomáče se vyskytovaly pouze na jaře, v období kdy teploty vzduchu i vnitřku mraveniště byly nízké. Časování výskytu chomáčů je ovlivněno jak parametry prostředí, tak vlastnostmi hnízda. Nejdůležitějším faktorem je teplota v jádru hnízda, dále pak velikost hnízda a velikost mravenčí populace (**Kapitola 2**), všechny tyto faktory reflektují vnitřní potřeby kolonie ve smyslu termoregulace.

Mravenci preferenčně vytváří slunící chomáče za příhodných klimatických podmínek (vyšší intenzita světla a oslunění hnízda), kdy může docházet k rychlému ohřevu mravenců v chomáčích a následně k přenosu tepla do hnízda (Zahn 1958, Frouz 2000, Kadochová a kol. 2017). Přenos tepla je zefektivněn sluněním v hustých chomáčích, které mají výhodnější poměr povrch – objem. Chomáče jsou velmi dynamické, mohou rychle vznikat i zanikat díky neustálému přeskupování jedinců.

Slunící chování *F. polyctena* má termoregulační funkci neboť umožňuje rychlý vzestup teplot uvnitř mraveniště brzy na jaře a tím včasný vývoj sexuální snůšky (Zahn 1958, Kipyatkov a Schederova 1990, Frouz 2000). **Kapitola 2** ukázala, že tvorba chomáčů a směr fototaxe, dva zásadní aspekty slunícího chování, jsou řízené odlišnou sadou proměnných a jejich kombinace udržuje rovnováhu mezi potřebami kolonie (termoregulace, vyšší teplota v hnízdě) a rizikem smrti pro jedince.

V **Kapitole 3** jsme zkoumali slunící chování lesních mravenců v laboratoři v řízených experimentech. I v laboratoři mravenci rodu *Formica* vytvářejí slunící chomáče a „sluní se“ pod umělým zdrojem tepla. Chování mravenců ve slunícím chomáči připomíná chování včel v roji (Jones a Oldroyd 2006); chomáč není statický, stále se přeskupuje, jedinci se pohybují zevnitř ven. Po opuštění chomáče směřují buď zpátky do hnízda, nebo ke zdroji vody.

Sledováním označených jedinců jsme zjistili, že ne všichni mravenci se účastní slunění – v kolonii jsou slunící se a neslunící se jedinci. Morfologická a fyziologická měření však neodhalila žádný signifikantní rozdíl mezi slunícími se a neslunícími se mravenci. Nelišili se ve velikosti těla (hmotnost, šířka hlavy) ani v respirační rychlosti (**Kapitola 3**). Je-li slunící se chování specializovaná činnost, jako jiné aktivity u sociálního hmyzu (Wilson 1971, Gordon 1996), neodhalili jsme, které faktory ji řídí.

Počet slunících se jedinců v kolonii s časem klesá, nejvíce slunících se jedinců jsme zaznamenali brzy na jaře, což je v souladu se zjištěním z **Kapitoly 2**. Díky individuálnímu značení jednotlivců jsme zjistili, že mezi slunícími se mravenci jsou „specialisté“ - jedinci, kteří navštěvují zdroj tepla signifikantně častěji než ostatní a celkově stráví sluněním se více času. Počet slunících se jedinců a počet jejich návštěv pod umělým tepelným zdrojem závisel na teplotě vzduchu a teplotě slunícího místa.

Abychom zjistili, jestli slunění vede k fyziologické aktivaci spojené se zvýšenou lipolýzou (rozkladem tuků) měřili jsme respirační rychlost jedinců jako funkci teploty. Jak se dá čekat u exotermních organismů při stoupající teplotě v rozsahu 5 – 35 °C respirační rychlost mravenců stoupala a to až na desetinásobek původních hodnot. Můžeme tedy prokázat, že během slunění stoupá tělesná teplota mravenců (měřená termokamerou) a spolu s ní i rychlost respirace (**Kapitola 3**). Avšak když jsme porovnali respiraci slunících se jedinců před a 2 dny po experimentálním slunění, nenašli jsme žádný rozdíl. Martinova teorie (1980), že jarní slunění funguje jako metabolická spoušť, která nastartuje katabolismus tuků a tím způsobí zvýšenou produkci tepla, tedy padá. Nenašli jsme žádný důkaz, že by slunící chování mravenců mělo za následek stálý vzestup metabolické aktivity.

Na základě našich pozorování se domníváme, že prudké zahřívání hnízdní kupy brzy na jaře je způsobeno přenosem tepla v tělech mravenců, jak postuloval Zahn (1958).

ZÁVĚR

Naše výzkumy ukázaly, že schopnost udržet stabilně vyšší teplotu uvnitř hnízda lesních mravenců není dána jen fyzickými vlastnostmi mravenčí kupy a pasivním příjmem slunečního záření. Naopak. Mravenci svou aktivitou ovlivňují teplotu uvnitř mraveniště, mohou ji jak snižovat (větrání, přestavba chodeb, zmenšení tloušťky izolační vrstvy na povrchu mraveniště (Jones a Oldroyd 2006, Kadochová a Frouz 2013)), tak zvyšovat. Termoregulace hnízda spoléhá na vnitřní zdroje, teplo teče zevnitř ven. Jak ale mravenci střed hnízda ohřívají? Vedle tepla produkovaného mikrobiálním rozkladem hraje významnou roli i metabolické teplo produkované samotnými mravenci a sluneční teplo vnášené v tělech mravenců. Na jaře se na povrchu mravenišť tvoří husté slunící chomáče, mravenci aktivně vyhledávají osluněná místa a ohřívají se až na 40 °C. Poté se vrací zpět do mraveniště, kde je nashromážděné teplo uvolněno. Tím dochází k prudkému, často skokovému nárůstu teploty uvnitř mraveniště (Zahn 1958). Předpokládaným důvodem tohoto chování je přítomnost nové snůšky v hnízdě (Kipyatkov a Schederova 1990). V letních měsících slunící chování mizí a mravenci jsou negativně fototaktičtí. Slunění se neúčastní všichni mravenci v kolonii, jen asi jedna třetina. Tito opakovaně navštěvují teplá (osluněná) místa a dochází u nich k nárůstu tělesné teploty i metabolické aktivity (respirace). Tento nárůst metabolismu však není trvalý, 2 dny po slunění jsou metabolické hodnoty slunících se mravenců stejné, jako těch, kteří se neslunili. Pozorování termokamerou naznačují, že dochází k přenosu slunečního tepla, akumulovaného v tělech mravenců, do mraveniště.

POUŽITÁ LITERATURA

- Brandt D.C. (1980) Is the mound of *Formica polyctena* Foerst. in origin a simulation of a rock? *Oecologia* 44: 281-282
- Coenen-Staß D., Schaarschmidt B., Lamprecht I. (1980) Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology* 61: 238-244
- Coenen-Staß D. (1985) Zum Verhalten der roten Waldameise, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) im Klimagradient während der Brutpflege. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 78: 204–112
- Dlusskij G.M. (1967) Muravji roda *Formica*. Nauka, Moskva
- Forel A (1920) *Les fourmis de la Suisse*. Second edition. Imprimerie Cooperative, La Claud de Fernds, Switzerland
- 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., Finér 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., Jílková V. (2008) The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 1: 191-199
- Frouz J., Jílková V., Sorvari J. (2016) Contribution of wood ants to nutrient cycling and ecosystem function. In: Stockan J.A., Robinson E.J.H. (Eds.) *Wood Ant Ecology and Conservation*. Cambridge University Press, pp. 207-220
- Gordon D. M. (1996) The organization of work in social insect colonies. *Nature* 380: 121-124
- Heinrich B. (1995) Insect thermoregulation. *Endeavour* 19:28-33
- Hölldobler B., Wilson E.O. (1990) *The Ants*. Belknap Press, Springer, Berlin
- Kilpeläinen J., Punttila P., Finér L., Niemelä P., Domisch T., Jurgensen M.F., Neuvonen S., Ohashi M., Risch A.C., Sundström L. (2008). Distribution of ant species and mounds (*Formica*) in different-aged managed spruce stands in eastern Finland. *Journal of Applied Entomology* 132: 315–325
- Jones J.C., Oldroyd B.P. (2006) Nest Thermoregulation in Social Insects. *Advances in insect physiology* 33: 153-191

- Kadochová Š., Frouz J. (2013) Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on *Formica rufa*. F1000Research 2 : 280, doi: 10.12688/f1000research.2-280.v2
- Kadochová Š., Frouz J. (2014) Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. Insectes Sociaux 61: 297-306
- Kadochová Š., Frouz J., Roces F. (2017) Sun Basking in red wood ants *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae): Individual behaviour and temperature-dependent respiration rates. PLoS ONE, doi:10.1371/journal.pone.0170570
- Kasimova R.G., Tishin D., Obnosov Y.V., Dlussky G.M., Baksht F.B., Kacimov A.R. (2014). Ant mound as an optimal shape in constructal design: Solar irradiation and circadian brood/fungi-warming sorties. Journal of theoretical biology 355: 21-32
- Kipyatkov V.E., Schederova S.S. (1990) The endogenous rhythm of queens reproductivity in red wood ants (*Formica* group). Zoologicheskii zhurnal 69: 40-52
- Kneitz G. (1964) Untersuchungen zum Aufbau and zur Erhaltung des Nestwärmehaushaltes bei *Formica polyctena* Foerst (Hym, Formicidae). Disertation, University of Würzburg, Würzburg
- Martin A.J. (1980) Vernal thermoregulation in mound nests of *Formica aquilonia* Yarrow, the active heating of brood chambers. Izv Akad Nauk Eston 29: 188-197
- Neven L.G. (2000) Physiological responses of insects to heat. Postharvest Biology and Technology 21: 103-111
- Rosengren R., Fortelius W., Lindström K., Luther A. (1987) Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. Annales Zoologici Fennici 24: 147-155
- Wassman E. (1915) Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Aschendorf, Münster, Germany
- Wilson E.O. (1971) The insect societies. Belknap Press of Harvard university Press, Massachusetts
- Zahn M. (1958) Temperatursinn, Wärmehaushat und Bauweise der role Waldameisen (*Formica rufa* L). Zoologische Beiträge 3:127-194

INTRODUCTION

Wood ants of genus *Formica* belong to social insect species building huge colonies with multiple nests. The ants affect the environment they live in via their activities (predation, nest building, honey-dew collection, soil aeration and change of nutrient flow), that is why they are called ecosystem engineers (Dlusskij 1967, Frouz et al. 2016). One of the reasons for their success is the ability of nest thermoregulation, which enables quick and safe development for their brood and thus stable supply of working power.

The fact that wood ants are able to keep stable high temperatures in their nests was known already from the second half of 20th century (Kneitz 1964, Coenen-Staß et al. 1980, Frouz 2000, Kadochová and Frouz 2014). Until today the researchers have not agreed how the ants do it. There are several theories.

First one says that the nest structure works as a solar collector (Brandt 1980, Kasimova et al. 2014). This theory corresponds well with the natural distribution of wood ant nests in the field; they are often situated at a forest edge or on a cutting and *Formica* queens prefer well-insulated places for a new colony establishment (Kilpeläinen et al. 2008). The theory of a solar collector assumes that the heat comes passively from the outside. We explored this theory in **Chapter 1**, during the field monitoring of nest temperatures and thermal flow.

Second theory believes in self-heating of nest material, which means that the heat is generated inside the nest. In the year 1980 Coenen-Staß explored the activity of the nest material and found out that sterilized material produces almost no heat, while material colonized by bacteria does. Another theory supposed the main heat source is the metabolic heat produced by ant themselves, similar as in hives of honey bees (Kneitz 1964, Rosengren et al. 1987, Kadochová and Frouz 2014). Martin (1980) speculated that in spring there occurs a metabolic activation in ants thanks to their exposure to solar radiation which leads to the catabolic lipid degradation and thus heat generation. This theory was investigated in **Chapter 3**.

The last theory works with the idea of heat transport. Thick clusters of ants, sunning on the nest surface, have been repeatedly observed by many authors (Zahn 1958, Rosengren et al. 1987, Frouz 2000). Zahn (1958) postulated a theory which assumes that the solar heat is accumulated in ant bodies. The ants enter the nest and the accumulated heat is dissipated there. This way a quick increase of inner nest temperature may happen. This theory was studied in **Chapter 2** and **3**.

AIM OF THE THESIS

During my Ph.D. research I tried to answer following questions:

1. How does a seasonal pattern of the inner nest temperature in wood ant nests look like? Does the temperature have any correlation with the ant activity? (**Chapter 1**)
2. What is the direction of heat flow in wood ant nests? Is the nest heated from the inside or outside? (**Chapter 1 and 2**)
3. When do the sunning clusters appear? Does the occurrence of sunning clusters correspond to the increase of inner nest temperature? (**Chapter 2**)
4. How do the ants behave in the sunning cluster? Are there any differences among individual ant workers? (**Chapter 2 and 3**)
5. Does the body temperature of ants increase during sunning? Does the metabolic rate increase afterwards? (**Chapter 3**)
6. What are the advantages and disadvantages of the sunning behaviour? Might be the sunning dangerous for individuals? (**Chapter 2 and 3**)

MATERIAL AND METHODS

The research of the wood ant nest thermoregulation was done in two phases: field and laboratory.

Data for **Chapter 1** and **2** were collected in Šumava Mountains. The first research was done directly in the National Park Šumava, nearby Srní village. We obtained a time-limited permit for the field research (year 2010) and we followed a whole-year development of nest temperature in ant mounds and its consequence with ant activity (a number of workers on foraging trails going in/out of the nest and a number of nest openings). We also measured the temperature in different nest depths and investigated the heat flow direction. **Chapter 1** was written from the data obtained in NP Šumava. Those data also showed the importance of the inner heat sources and sunning clusters for the nest thermoregulation in wood ant nests and brought us to hypotheses tested in following chapters.

Chapter 2 monitored the occurrence of sunning clusters, their time correlation and the drivers that regulate the phototactic behaviour of ants. During the field research we performed an experimental shading of the nest to find out how does the ant reaction to the sun change during a year. We measured temperatures both inside the nest (with digital dataloggers) and on the nest surface with an infrared (IR) camera. This non-contact method of thermoimages helped us to read the temperature of the nest surface, of sunning clusters and of individual ants within the clusters. Measurements for **Chapter 2** were performed outside the National Park, nearby Vimperk town, for 2 years (2012 and 2013). To evaluate the thermoimages we used the programme Flir Tools.

The last part of my research, **Chapter 3**, was done in a laboratory at the Würzburg University, on a laboratory colony of *Formica polyctena*. The ants were allowed to visit an artificial heat source (an IR lamp) in a temperature-isolated box and to perform the “sunning behaviour”. The behaviour was recorded on a digital camera and evaluated in the programme Observer. We observed sunning ants also with an IR camera. During the laboratory observation we investigated whether all ants from the colony take part in the sunning, whether they visit the hot spot repeatedly and so on. The ants were marked, which enabled us to record a unique behaviour of individual workers. We also performed respirometric measurements of the ants before and after the sunning to find out if any metabolic increase happens.

Statistical analysis was done in the statistical programme R (R core team 2015) in all the chapters.

RESULTS AND DISCUSSION

Chapter 1 has shown that wood ants from genus *Formica* can actively affect temperature in their nest via their activities. The manual measurement of temperatures in different nest depths revealed that nests are heated from the inside. The temperature difference between 10 and 5 cm depth was generally positive, which means that the heat flows from the inside out. Similar values were obtained also in **Chapter 2**. Only at noon, when the intensity of the sun radiation was the highest, the thermal flow in nests could be reversed. This finding is in a contradiction to the solar collector theory (Brandt 1980, Kasimova et al. 2014) which believes that nests of wood ants only passively absorb the heat radiation.

The continuous measurement of the inner nest temperature (dataloggers inserted into the centre of nests) confirmed, that in the period of ant activity (April – August (Frouz and Finér 2007)) stable high temperature is maintained inside the nest. In the heat core, where the brood is placed, the temperature was maintained over 20 °C in all the monitored nests. We found out that the inner nest temperature correlates with the ant activity, namely with the number of ants entering the nest. It is thus highly likely that the ants can increase the nest temperature by their activity (**Chapter 1**). It can happen thanks to the metabolic heat production (Kneitz 1964, Rosengren et al. 1987) or thanks to the heat brought inside in bodies of ant workers, previously exposed to the solar radiation (Zahn 1958, Frouz 2000). The optimal temperature for brood development in *F. polyctena* is 29 °C (Coenen-Staß 1985). We recorded such high temperatures mainly in April, May and June. The brood development in *F. polyctena* is not continuous, the queens exhibit an endogenous reproductive rhythm, usually 100 days long (Kipyatkov and Schederova 1990). The oviposition happens in two phases, a spring brood produces new sexuals and a later brood produces new workers which help the colony to overwinter (Kipyatkov and Schederova 1990, Hölldobler and Wilson 1990). From the evolutionary point of view the most crucial part is a quick start of thermoregulation in spring which can increase the reproductive fitness of a colony and enable young queens to occupy proper places for a new colony establishment in time. In autumn when there is no brood present in the nest, no thermoregulation is needed. This fits well to our findings – in September we recorded a quick decrease of the inner nest temperature, quicker than the air temperature decrease.

According to statistical models there is a significant difference in thermoregulatory patterns between September and spring – summer months. From April to August, the inner nest temperature was affected by the weather (air temperature, precipitation, light intensity), by nest properties (humidity, number of nest openings, nest identity) and by activity of ants (number of workers entering the nest). In September the only significant factors were precipitation and nest properties (humidity, number of nest openings, nest identity). In other words, from April to August the nest thermoregulation is active, maintained by ants; later in autumn the nests thermoregulation becomes passive (**Chapter 1**).

Chapter 2 was focused on the sunning behaviour of red wood ants from genus *Formica*, as one of the possible mechanisms of thermoregulation. We monitored two aspects of the sunning behaviour - an occurrence of sunning clusters and a direction of phototaxis, i.e. reaction of ants to an experimental shading. We also conducted a continuous monitoring of inner nest temperature with dataloggers and non-contact temperature measurements with an infrared (IR) camera.

We found out that the direction of phototactic reaction in *F. polyctena* is changing during a year. In spring, the ants exhibit a positive phototaxis, after the shading they move quickly and seek for another sun-exposed spot. In summer, however, the ants aggregate in the shade and avoid the sun (negative phototaxis). The change of phototaxis is driven by the temperature of the nest surface, the switch happens when the sun-exposed nest surface reaches 42.8 °C, which is 2 degrees higher than an experimentally measured lethal temperature for *F. polyctena* (**Chapter 2**). At temperatures higher than 40 °C a protein denaturation and blocking of metabolic processes may happen (Heinrich 1995, Neven 2000). IR photographs revealed that in summer months the nest surface temperature may be very high, even more than 60 °C. In more than 50% of observations the temperatures went over lethal 40 °C temperature. In contradiction, during spring months when the positive phototaxis happens, temperatures higher than 40 °C were scarce. From this we assume that the change from the positive to negative phototaxis serves as a safety mechanism avoiding the death of workers.

Our observation also confirms that the occurrence of sunning clusters in *F. polyctena* is a time-limited phenomenon (Zahn 1958, Rosengren et al. 1987, Frouz 2000). Thick clusters appeared only in spring, when both air and inner nest temperatures were low. The timing of the cluster occurrence is affected by both ambient factors and nest parameters. The most important factor is the inner nest temperature, and then the nest size and population size (**Chapter 2**), all those factors reflecting the inner needs of ant colony in sense of thermoregulation.

The ants create the sunning clusters preferably at proper weather conditions (high solar incime), when a quick heating of the ants in clusters may happen. The process is more effective thanks to the sunning in thick clusters which have a more favourable surface – volume ratio. The clusters are very dynamic; they can quickly appear and disappear because of a constant movement of ants inside them. After the sunning the ant workers usually move back into the nest (**Chapter 3**).

We argue that the sunning behaviour of *F. polyctena* indeed has a thermoregulatory function, because it enables a quick increase of the inner nest temperature in spring and thus a quicker sexual brood development (Zahn 1958, Kipyatkov and Schederova 1990, Frouz 2000). **Chapter 2** has shown that the cluster formation and phototaxis, two crucial aspects of the sunning behaviour, are driven by different set of factors combination of which

maintains a balance between colony needs (thermoregulation, high nest temperature) and individual survival.

In **Chapter 3** we explored the sunning behaviour of red wood ants in a laboratory, in controlled experiments. Even in laboratory conditions the *Formica* ants create sunning clusters and exhibit a sunning behaviour under an artificial heat source. The behaviour of ants in sunning clusters is similar to those of honeybees in a swarm (Jones and Oldroyd 2006); the cluster is not stable, it is still changing with ants moving from the outside in. After leaving the cluster, the ants usually enter the nest or head to a water source.

Thanks to an observation of marked workers we found out that not all ants take part in the sunning –there are sunning and non-sunning individuals in a colony. Morphological and physiological measurements however did not reveal any difference between sunners and non-sunners. They differ neither in the body size (body mass, head width) nor in the respiration rate (**Chapter 3**). If the sunning behaviour is a task-specific allocation as other activities in social insects (Wilson 1971, Gordon 1996) we have not revealed which drivers are responsible for it.

The number of sunning individuals in the colony decreased in time, the biggest fraction of sunners was recorded in the early spring, which is in agreement with the findings of **Chapter 2**. Thanks to the individual marking of workers we found out that there are “specialists” among sunners, individuals who visited the heat source significantly more often and who spent more time by sunning. The number of sunning individuals and their visits to the heat source was driven by air temperature and temperature of the hot spot.

To find out if the sunning leads to a physiological activation connected with an increased rate of lipolysis we measured the respiratory rate of individuals in temperature range going from 5 to 35 °C. As expected for ectothermic animals the respiration rate increased with the increasing temperature, at 35 °C it was ten times higher than at 5 °C. Thus we can prove that during the sunning the body temperature of ants is rising (IR camera records) and simultaneously the respiration rate increases (**Chapter 3**). However, when we compared respiration rates of sunners before and two days after the sunning experiment we found no difference. Thus we can deny Martin’s theory (1980) that the sunning behaviour works as a metabolic trigger which starts the catabolic lipid degradation and causes increased heat production. We found no proof that the sunning behaviour may cause a steady increase in metabolic activity.

Based on our observations we assume that the quick heating of wood ant nests in spring is caused by the heat transport in ant bodies, as postulated by Zahn in 1958.

CONCLUSION

Our research has shown that the ability to keep high stable temperatures inside wood ant nests is given not only by physical properties of the nest mound or a passive income of solar radiation. The opposite is true. The ants can affect the inner nest temperature via their activity; they can lower the temperature (air circulation, galleries reconstruction, change of isolative layer thickness) or increase the temperature (Jones and Oldroyd 2006, Kadochová and Frouz 2013). The nest thermoregulation relies on inner heat sources, the heat flows from inside out. But how do the ants achieve the high temperatures inside their nest? Together with the heat produced by microbial community, a great importance has the metabolic heat produced by ants themselves and the solar heat brought inside in ant bodies. In spring there are thick sunning clusters on the nest surface, the ants actively seek for hot sun-exposed places and heat themselves up to 40 °C. Later they go back into the nest mound where the accumulated heat is dissipated (Zahn 1958). This way the quick temperature hike may happen. The reason for this behaviour is supposed to be a presence of new brood inside the nest (Kipyatkov and Schederova 1990). In summer months the sunning behaviour disappears and ants become negatively phototactic. Not all ants in the colony take part in the sunning, only about one third. Those individuals repeatedly visit warm (sun-exposed) places and a quick increase of body temperature together with metabolic rate (respiration) happens. The metabolic increase is not permanent, 2 days after the sunning event the metabolic rate of “sunning” and “nonsunning” ants were comparable. Our observation with a thermocamera suggests that solar heat accumulated in ant bodies is transferred into the nest mound.

REFERENCES

- Brandt D.C. (1980) Is the mound of *Formica polyctena* Foerst. in origin a simulation of a rock? *Oecologia* 44: 281-282
- Coenen-Staß D., Schaarschmidt B., Lamprecht I. (1980) Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology* 61: 238-244
- Coenen-Staß D. (1985) Zum Verhalten der roten Waldameise, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) im Klimagradient während der Brutpflege. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 78: 204–112
- Dlusskij G.M. (1967) *Muravji roda Formica*. Nauka, Moskva
- Forel A. (1920) *Les fourmis de la Suisse*. Second edition. Imprimerie Cooperative, La Claud de Fernds, Switzerland
- 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., Finér 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., Jílková V. (2008) The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 1: 191-199
- Frouz J., Jílková V., Sorvari J. (2016) Contribution of wood ants to nutrient cycling and ecosystem function. In: Stockan J.A., Robinson E.J.H. (Eds.) *Wood Ant Ecology and Conservation*. Cambridge University Press, pp. 207-220
- Gordon D. M. (1996) The organization of work in social insect colonies. *Nature* 380: 121-124
- Heinrich B. (1995) Insect thermoregulation. *Endeavour* 19:28-33
- Hölldobler B., Wilson E.O. (1990) *The Ants*. Belknap Press, Springer, Berlin
- Kilpeläinen J., Punttila P., Finér L., Niemelä P., Domisch T., Jurgensen M.F., Neuvonen S., Ohashi M., Risch A.C., Sundström L. (2008). Distribution of ant species and mounds (*Formica*) in different-aged managed spruce stands in eastern Finland. *Journal of Applied Entomology* 132: 315–325
- Jones J.C., Oldroyd B.P. (2006) Nest Thermoregulation in Social Insects. *Advances in insect physiology* 33: 153-191

- Kadochová Š., Frouz J. (2013) Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on *Formica rufa*. F1000Research 2 : 280, doi: 10.12688/f1000research.2-280.v2
- Kadochová Š., Frouz J. (2014) Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. Insectes Sociaux 61: 297-306
- Kadochová Š., Frouz J., Roces F. (2017) Sun Basking in red wood ants *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae): Individual behaviour and temperature-dependent respiration rates. PLoS ONE, doi:10.1371/journal.pone.0170570
- Kasimova R.G., Tishin D., Obnosov Y.V., Dlussky G.M., Baksht F.B., Kacimov A.R. (2014). Ant mound as an optimal shape in constructal design: Solar irradiation and circadian brood/fungi-warming sorties. Journal of theoretical biology 355: 21-32
- Kipyatkov V.E., Schederova S.S. (1990) The endogenous rhythm of queens reproductivity in red wood ants (*Formica* group). Zoologicheskii zhurnal 69: 40-52
- Kneitz G. (1964) Untersuchungen zum Aufbau and zur Erhaltung des Nestwärmehaushaltes bei *Formica polyctena* Foerst (Hym, Formicidae). Disertation, University of Würzburg, Würzburg
- Martin A.J. (1980) Vernal thermoregulation in mound nests of *Formica aquilonia* Yarrow, the active heating of brood chambers. Izv Akad Nauk Eston 29: 188-197
- Neven L.G. (2000) Physiological responses of insects to heat. Postharvest Biology and Technology 21: 103-111
- Rosengren R., Fortelius W., Lindström K., Luther A. (1987) Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. Annales Zoologici Fennici 24: 147-155
- Wassman E. (1915) Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Aschendorf, Münster, Germany
- Wilson E.O. (1971) The insect societies. Belknap Press of Harvard university Press, Massachusetts
- Zahn M. (1958) Temperatursinn, Wärmehaushat und Bauweise der role Waldameisen (*Formica rufa* L). Zoologische Beiträge 3:127-194

ŽIVOTOPIS

Jméno: Štěpánka Kadochová
Narozena: 27. 11. 1986, Strakonice, Česká republika
Národnost: Česká
Kontakt: telefon: +420 732 173 275,
email: stepanka.kadochova@natur.cuni.cz

Vzdělání:

Ph.D.

2011 – současnost Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova
Dizertační práce: Termoregulace mravenců rodu *Formica*,
konflikt jedince versus kolonie

Mgr.

2009 – 2011 Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova
Diplomová práce: Termoregulace lesních mravenců rodu *Formica*
na výškovém gradientu

Bc.

2006 – 2009 Biologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova
Bakalářská práce: Principy termoregulace sociálního hmyzu

Kariéra a vědecká praxe:

2016 – současnost zaměstnanec Envicentra PROUD,
Nábřežní 283, 13401 Horažďovice

2012 – 2014 zaměstnanec Ústavu půdní biologie, AV ČR,
Na Sádkách 7, 370 05 České Budějovice

1.10.2011 - 1.3.2012 studijní stáž na Cranfield University, Anglie
Katedra Environmentálních věd a technologií

1.2. - 8.8.2014 odborná stáž na Universität Würzburg, Německo
Oddělení Behaviorální fyziologie a Sociobiologie

Účast v projektech:

2012 – 2014 Projekt HYDAP - The latest remote sensing technologies in the service of
research, education and application for regional development

Vědecké zájmy:

ekologie hmyzu, behaviorální ekologie, učení u zvířat, termoregulace

Vědecké schopnosti:

terénní výzkum, dlouhodobé sledování vybraných lokalit, statistická analýza v programu R,
práce s termokamerou a analýza termofotografií, práce s ArcGIS, design laboratorních
studií, odpovědnost, vytrvalost

CURRICULUM VITAE

Name: Štěpánka Kadochová
Born: 27. 11. 1986, Strakonice, Česká republika
Nationality: Czech
Contact: phone: +420 732 173 275,
email: stepanka.kadochova@natur.cuni.cz

Education:

Ph.D.

2011 – onwards Department of Ecology, Faculty of Science, Charles University
Thesis: Thermoregulation in ant genus *Formica*, an individual vs. colony conflict

Mgr.

2009 – 2011 Department of Ecology, Faculty of Science, Charles University
Thesis: Thermoregulation of wood ant genus *Formica* on elevation gradient

Bc.

2006 – 2009 Biology, Faculty of Science, Charles University
Thesis: Thermoregulation in social insect

Career and science experience:

2016 – onwards employed in Envicentrum PROUD,
Nábřeží 283, 13401 Horažďovice

2012 – 2014 employed in Ústav půdní biologie, AV ČR,
Na Sádkách 7, 370 05 České Budějovice

1.10.2011 - 1.3.2012 practical placement at Cranfield University, United Kingdom
Department of Environmental Science and Technology

1.2. - 8.8.2014 research fellowship at Universität Würzburg, Deutschland
Department of Behavioural Physiology and Sociobiology

Participation in projects:

2012 – 2014 Project HYDAP - The latest remote sensing technologies in the service of research, education and application for regional development

Research interests:

insect ecology, behavioral ecology, animal learning, thermoregulation

Scientific skills:

field research, long term monitoring of chosen areas, statistical analysis in “R” programme, work with thermo camera and analysis of thermo photography, work with ArcGIS, design of laboratory experiments, responsibility, endurance

ABSTRAKTY PUBLIKACÍ ZAHRNUTÝCH V DISERTAČNÍ PRÁCI ABSTRACTS OF PUBLICATIONS INCLUDED IN PH.D. THESIS

Kapitola 1/ Chapter 1

Kadochová Š., Frouz J. (2014) Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. *Insectes Sociaux* 61: 297-306

To explore timing of nest thermoregulation and its consequence with ant activity we performed a field study in twelve nests of *Formica polyctena* along an altitudinal gradient. We recorded inner nest temperature in different nest layers (5, 10 and 15 cm beneath the nest surface) using manual measurement and nest core temperature using continuous datalogger measurement. Potential heat sources, weather conditions and ant activity patterns were also examined. The temperature difference between the depths of 10 and 5 cm was on average positive, which indicates a thermal flow from inside the nest, highlighting the importance of inner heat sources. The highest inner nest temperature was reached in June and the lowest in September. Linear models revealed a significant difference in the thermoregulatory pattern between September and the rest of the year. From April to August, inner nest temperature was affected by weather (air temperature, precipitation, solar radiation), nest properties (moisture, number of nest openings, nest identity) and ant activity (number of foragers entering the nest). In September the only significant factors were precipitation and nest properties (moisture, number of nest openings, nest identity). Thus we can assume that in period of ant activity (April – August) nest thermoregulation is actively maintained by ants, whereas later in autumn red wood ants switch to passive nest thermoregulation.

Podíl / Contribution of Štěpánka Kadochová = 85%

CZ - významný podíl na formulaci výzkumné otázky, provedení terénních měření a sběru dat, statistickém zpracování dat, sepsání rukopisu

EN - an important share on formulation of the research question, conduction of field measurements and data collection, statistic data processing, writing the manuscript

Kapitola 2 / Chapter 2

Kadochová Š., Frouz J., Tószögyová A (submitted 2017) Seasonal changes in clustering and phototaxis, two important aspects of sun basking behaviour in red wood ants (*Formica polyctena*). Journal of Insect Behavior, accepted for major revision

Sun-basking behaviour of red wood ants (*Formica rufa* group) was observed in a colony with multiple nests using direct temperature measurements and an infrared camera. We monitored two aspects of the sun basking behaviour: an occurrence of sunning clusters and phototaxis - a reaction of ant workers to experimental shading of the nest surface. Dense sunning clusters, with ants tightly crowded, occurred only in spring; weak clusters may rarely occur also in the rest of the year. Statistical analysis showed that timing of sunning clusters is affected both by environmental parameters (light intensity, insolation status of the nest) and inner nest factors (inner nest temperature, ant population size, nest volume).

Direction of phototaxis changed during the year. In spring ant workers performed the sun-basking behaviour very readily and their reaction to sun was positive. After the shading, ants moved out of the shade and back into the sun. In summer, however, ants avoided sun basking and aggregated in the shade. The shift from sun basking to sun avoidance was driven mainly by nest surface temperature. The switch happened when the temperature of sun-exposed nest surface reached 42.8 °C, which is two degrees higher than the experimentally measured lethal temperature (LD50) for red wood ants.

This shows that two basic components of sun basking are driven by a different set of environmental drivers and their interplay is likely to maintain balance between the needs of the colony and risk for individual workers.

Podíl / Contribution of Štěpánka Kadochová = 70%

CZ - značný podíl na formulaci výzkumné otázky a experimentálního uspořádání, realizace terénních měření a sběr dat, provedení zastiňovacího experimentu, vyhodnocení IR dat, sepsání rukopisu

EN - a significant share on the formulation of research question and experimental set up, realization of field measurements and data collection, conduction of the shading experiment, evaluation of IR data, writing of the manuscript

Kapitola 3 / Chapter 3

Kadochová Š., Frouz J., Roces F. (2017) Sun basking in red wood ants *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae): Individual behaviour and temperature-dependent respiration rates. PLoS ONE doi:10.1371/journal.pone.0170570

In early spring, red wood ants *Formica polyctena* are often observed clustering on the nest surface in large numbers basking in the sun. It has been hypothesized that sun-basking behaviour may contribute to nest heating because of both heat carriage into the nest by sun-basking workers, and mobilization of the workers' lipid reserves with the associated metabolic heat production. We investigated sun-basking behaviour in laboratory colonies of *F. polyctena* exposed to an artificial heat source. Observations on identified individuals revealed that not all ants bask in the sun. Sun-basking and non-sun-basking workers did not differ in body size nor in respiration rates. The number of sun-basking ants and the number of their visits to the hot spot depended on the temperature of both the air and the hot spot. To investigate a possible physiological activation of workers after sun basking, we measured respiration rates as a function of temperature, and compared respiration rates of individual sun-basking workers before and two days after exposition to a heat source. As expected for ectothermic animals, respiration rates increased with increasing temperatures in the range 5 to 35 °C. However, the respiration rates of sun-basking workers measured two days after exposition to the heat source were similar to those before sun basking, providing no evidence for a sustained, long-term increase of the basal metabolic rates in sun-basking workers. Based on our measurements, we argue that self-heating of the nest mound in early spring is not caused by a sustained increase in metabolic heat production of workers triggered by sun basking, and speculate that physical transport of heat in the ant bodies may have a significant effect.

Podíl / Contribution of Štěpánka Kadochová = 75%

CZ - podíl na formulaci výzkumné otázky a experimentálního uspořádání, návržení designu laboratorního experimentu, provádění pokusů a respirometrických měření, vyhodnocení videí, statistické zpracování dat, sepsání rukopisu

EN – an important share on the formulation of research question and experimental set up, design of the laboratory experiment, execution of tests and respirometric measurement, evaluation of videos, statistic data processing, writing of the manuscript

PUBLIKACE NEZAŘAZENÉ DO DISERTAČNÍ PRÁCE PUBLICATIONS NOT INCLUDED IN PH.D. THESIS

Tesnerová C., Zadinová R., Píkl M., Zemek F., Kadochová Š., Matějček L., Mihaljevič M., Frouz J. (2017) Predicting the toxicity of post-mining substrates, a case study based on laboratory tests, substrate chemistry, geographic information systems and remote sensing. *Ecological Engineering* 100: 56-62

Frouz J., Vobořilová V., Janoušová I., Kadochová Š., Matějček L. (2015) Spontaneous establishment of late successional tree species English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) at reclaimed alder plantation and unreclaimed post mining sites. *Ecological Engineering* 04: 77-79

Frouz J., Dvorský P., Vávrová A., Doušová O., Kadochová Š., Matějček L. (2015) Development of canopy cover and woody vegetation biomass on reclaimed and unreclaimed post-mining sites. *Ecological Engineering* 84: 233-239

Kadochová Š., Frouz J. (2013) Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on red wood ants (*Formica rufa* group). *F1000Research* 2:280, doi: 10.12688/f1000research.2-280.v2

Landová E., Jančúchová-Lásková J., Musilová V., Kadochová Š., Frynta D. (2013) Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 07: 1113-1122

Šálková T., Divišová M., Kadochová Š., Beneš J., Delawská K., Kadlčková E., Němečková L., Pokorná K., Voska V., Žemličková A. (2012) Acorns as a Food Resource. An Experiment with Acorn Preparation and Taste. *Interdisciplinaria archaeologica* 2: 133-141

Přednášky na konferencích / Conference talks

Kadochová Š., Roces F., Frouz J. Sunning behavior in Red Wood Ants. 6th Central European Workshop of Myrmecology 2015, Debrecen, Hungary

Kadochová Š., Roces F., Frouz J. Temperature patterns in wood ant nests in relation to geological faults. 1st Workshop on Red Wood Ants, Tectonics, Geogenic Gases and Statistics 2014, Duisburg, Germany

Kadochová Š., Frouz J. Ant activity and temperature regime in nests of wood ants *Formica polyctena*. Central European Workshop of Myrmecology 2013, Innsbruck, Austria

Kadochová Š., Frouz J. Aktivita mravenců a teplotní režim v hnízdech lesních mravenců rodu *Formica*. Zoologické dny 2013, Brno