

**PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
JIHOČESKÉ UNIVERZITY V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH**

Katedra zoologie



Bakalářská práce

**VLIV PREDACE MRAVENCŮ NA HERBIVORNÍ
HMYZ**

Vypracoval: Lukáš Drag

Vedoucí práce: Mgr. Milan Janda, PhD.

Rok vypracování: 2008

DRAG, L. (2008) Vliv predace mravenců na herbivorní hmyz [The effect of ants predation risk for herbivorous insect. Bc Thesis, in Czech.], 41 pp. Faculty of Biological Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech republic

ANNOTATION:

This thesis is the first step to evaluate the relationship between ant activity (predation risk) and the leaf damage caused by herbivorous insects. Tuna baits which were used in 1, 2 and 3 hours intervals to attract different species of invertebrates. The degree of herbivory was measured as the proportion of leaves that had been chewed or mined by herbivores. The most abundant and frequent potential predators were ants. All ant species were determined and patterns of their activity analysed.

Prohlašuji, že jsem předloženou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích 30. 4. 2008

.....

Lukáš Drag

PODĚKOVÁNÍ

Můj velký dík patří především mému školiteli Milanu Jandovi, který mi i přes velkou dálku, jenž nás po většinu práce provázela, pomohl vyřešit všechna úskalí práce. Dále bych rád poděkoval Simoně Polákové i Martině Konečné za pomoc při statistických analýzách a Petru Klimešovi i Jendovi Hřčkovi za cenné připomínky a celkovou podporu v práci.

OBSAH

1. ÚVOD.....	5
1.1 Motivace a cíle práce.....	5
1.2 Predace	7
1.3 Mravenci jako predátoři.....	7
1.4 Proč je důležité studovat mravenčí predaci?.....	8
1.5 Jiní významní predátoři.....	9
1.6 Trofobiotické vztahy.....	10
1.7 Výživa mravenců.....	11
2. MATERIÁLY A METODIKA.....	14
2.1 Charakteristika území.....	14
2.2 Měření aktivity mravenců.....	14
2.3 Odhad stupně herbivorie.....	15
2.4 Statistické zpracování a vyhodnocení dat.....	16
3. VÝSLEDKY.....	18
3.1 Skupiny živočichů zachycené na pastech.....	18
3.2 Faktory ovlivňující společenstva mravenců.....	22
4. DISKUSE.....	27
4.1 Měření mravenčí predace.....	27
4.2 Druh podávané návnady.....	28
4.3 Rozmístění pastí.....	28
4.4 Doba expozice návnady.....	29
4.5 Faktory ovlivňující aktivitu.....	30
4.6 Faktory ovlivňující aktivitu.....	32
4.7 Aktivita mravenců.....	34
4.8 Vliv jiných skupin živočichů.....	35
5. ZÁVĚR.....	36
6. LITERATURA.....	37

1. ÚVOD

1.1 Motivace a cíle práce

Predace může omezovat distribuci a abundanci kořisti, ovlivňuje strukturu společenstev a projevuje se jako jedna z významných selekčních sil (Krebs 1985). Predátoři tak mohou hrát důležitou roli v populační dynamice a evoluci své kořisti (Lichtenberg 2003). Proto jsou experimenty studující predaci a různé predační vztahy mezi predátorem a kořistí tak důležité v ekologických studiích.

Řada studií zabývajících se experimentálně predačními pokusy (Olson 1991, Novotny et al. 1999, Dyer 2002) ukazuje, že významnými hmyzími predátory v porovnání s jinými skupinami bezobratlých živočichů jsou mravenci, kteří jsou také často považováni za klíčové složky daných společenstev v tropech i v mírném pásmu (Floren et al. 2002, Sanders and Platner 2007). Mravenci plní v ekosystému řadu důležitých funkcí: napomáhají disperzi semen rostlin, mají vliv na složení a pH půdy a různými způsoby také ovlivňují složení a abundanci ostatních bezobratlých společenstev (Hölldobler and Wilson 1990).

Na druhou stranu, jiné experimenty založené na porovnávání obsahu stabilních izotopů C a N v těle mravenců, naznačují, že mravenci se v korunách stromů deštných pralesů neživí výlučně dravým způsobem. Zdroj cukru a částečně i dusíku pro ně představuje nektar z rostlin nebo medovice pocházející z trofobiontů, o které často pečují (Blüthgen et al. 2003, Davidson et al. 2003).

Abych zjistil míru aktivity, respektive predační zátěže, na vegetaci, porovnal jsem naměřenou aktivitu mravenců na pastech (považovanou tradičně za nepřímý důkaz jejich predace) přímo s herbivorní zátěží v dané oblasti. Studie kombinující tyto přístupy z temperátní oblasti kupodivu prozatím chybí. Tato práce částečně souvisí s prací Novotného a spol. (1999) nebo Olsona (1991), kteří provedli podobný pokus v tropických oblastech Papui Nové Guinei a Kamerunu, kde však naměřenou mravenčí aktivitu neporovnávali s herbivorní zátěží.

Obecným cílem této práce je vytvořit a otestovat metody měření mravenčí aktivity a odečtu herbivorie v různých habitatech, které by bylo možné následně aplikovat i v jiných podmínkách, než je mírné pásmo, vždy jen s lehce přizpůsobenými hodnotami v závislosti na hustotě vegetace a předpokládané intenzitě aktivity mravenců. Rádi bychom se v budoucnu na základě této metodiky více zaměřili, jaká je skutečná intenzita predačního tlaku mravenců v různých temperátních oblastech. Chtěli bychom zjistit a kvantifikovat, zda se patterny

aktivity mravenců v různých habitatech liší a jak souvisí s predačním tlakem (tedy, jaký mají vliv na ostatní hmyz v roli kořisti). Následně tyto výsledky lze rozšířit a konfrontovat s daty získanými měřeními obsahu stabilních izotopů C a N v těle, které by mělo odrážet aktuální složení potravy mravenčí kolonie (Davidson et al. 2003). Mezi mravenčí aktivitou a jejich predací existují určité rozdíly a nelze je tak jednoznačně spojovat dohromady. Tato práce by měla být prvním krokem, jak tyto rozpory pomocí měření aktivity a herbivorní zátěže začít řešit.

Tato práce se zaměřuje na následující cíle:

- a. Zjistit, jaký existuje vztah mezi mravenčí aktivitou a mírou herbivorního poškození listů na stromech.
- b. Odhalit, do jaké míry jsou mravenci zastoupeni na vlnadících pastech ve srovnání s jinými skupinami bezobratlých živočichů.
- c. Určit, které druhy mravenců se vyskytují na listnatých stromech v různých typech habitatů.
- d. Ukázat, jestli se druhové složení mravenců na návadách mění v čase.
- e. Porovnat, zda se míra aktivity mravenců na návadách mění v čase.

1.2 Predace

Krebs (1985) definuje predaci jako děj, kdy členové jednoho druhu jedí a většinou i zabíjejí jedince druhu jiného. Predace je podle něj důležitý proces, který a) omezuje distribuci a ve většině případů i redukuje abundanci populace kořisti, b) je po kompetici druhým nejdůležitějším procesem, kolem kterého mohou být společenstva organizována, c) je to hlavní selekční síla. Mnoho adaptací, které můžeme u organismů vidět, mají své vysvětlení v koevoluci predátor-kořist.

Predátoři mohou také zvýšit biodiverzitu společenstev tak, že zabrání jednomu druhu stát se dominantním. Tito predátoři, považováni někdy mj. za klíčové druhy, mohou mít vážný vliv na rovnováhu organismů v jednotlivých ekosystémech (Botkin and Keller 1995). Introdukce nebo odstranění těchto predátorů nebo změny v hustotách jejich populací mohou mít drastický kaskádový efekt na rovnováhu mnoha jiných populací v ekosystému. Například Risch and Carroll (1982) poukázali na mravence (*Solenopsis geminata*) jako na klíčového predátora, protože jeho absence zvyšuje počet jedinců a druhů členovců potenciálně škodlivých v zemědělství.

1.3 Mravenci jako predátoři

Mravenci (*Hymenoptera: Formicidae*) jsou považováni za nejhojnější a nejvýznamnější predátory tropických nížinných lesů, kteří se vyskytují na zemi i v podrostu (Hölldobler and Wilson 1990) a především početně dominují fauně korun stromů (Floren et al. 2002). Zde byl také naměřen nejvyšší stupeň jejich predace (Olson 1991). Z těchto důvodů jsou často považováni za klíčové druhy (Olson 1991, Dyer 2002, Floren et al. 2002).

V oblasti mírného pásma se mravenci nevyskytují v takovém množství jako v oblastech tropů (Floren et al. 2002). Přesto i zde mnoho autorů (Karhu 1998, Karhu and Neuvonen 1998) považuje jejich predaci za velmi důležitou. Punttila a spol. (2004) poukazují na jejich ovlivňování početnosti většiny bezobratlých skupin v korunách stromů během celé sezóny i ve všech nadmořských výškách, kde se mravenci vyskytují. Jako jejich nejčastější kořist v této oblasti uvádí larvy Dipter, dále larvy pilatek nebo larvy motýlů.

Aplikujeme-li podobný experiment, jaký provedli v tropech Novotny a spol. (1999) a Olson (1991), v mírném pásmu, dojdeme opět k výsledku, že nejvýznamnější skupinou vyskytující se na pastech jsou mravenci (Lichtenberg 2003, Šipoš 2005).

Mravenci nemusí mít dopad pouze na herbivorní hmyz, ale mohou ovlivňovat i jiné skupiny bezobratlých. Sanders and Platner (2007) ve své práci provedené na loukách v Německu podává experimentální důkaz negativní interakce mezi pavouky a mravenci. Pavouci, kteří si nestaví sítě, negativně ovlivňují abundanci mravenců (*Formica cunicularia* a *Formica fusca*) a naopak mravenci negativně ovlivňují počet sítě si stavících pavouků.

Laakso (1999) naopak ukazuje, že vlivy mravenců na půdní faunu v temperátu jsou relativně slabé, a že navzdory 15 násobnému nárůstu hustoty mravenčí populace, pouze některé druhy nebo skupiny byly mravenci ovlivněny. Negativní vlivy mravenců byly zaznamenány na abundanci epigeických predátorů, *Araneae* a *Opilionea*. Naproti tomu počet jedinců u dvou druhů *Lumbricidae* (*Dendrobaena octaedra* a *Dendrodrilus rubidus*) byl zcela nezměněn. K podobným výsledkům dochází i Lenoir a spol. (2003). Ti provedli pokus, kde porovnávali množství půdní fauny (tj. skupin členovců: *Coleoptera*, larev *Diptera*, *Collembola* a *Araneae*) ve dvou druzích plotů – jeden se zamezeným přístupem mravenců a druhý s volným přístupem. Dospěli k závěru, že mravenci mají pouze slabý vliv na tuto půdní faunu bezobratlých živočichů, a proto nemohou podpořit hypotézu, že lesní mravenci jsou klíčovými predátory půdní fauny.

Práce Hawese a spol. (2002) ukazuje, že oblastí, kde se vyskytují lesní mravenci ve vysokých hustotách, se zdají být nepříznivé pro většinu druhů střevlíků. Například dominantní druh *Abax parallelepipedus* se vyskytuje na mnoha místech v relativně vysokém stupni hojnosti, ale s rostoucí mravenčí hustotou jeho počet jedinců postupně klesá. Ostatní druhy střevlíků, které byly méně zastoupené, tíhly k tomu se vyskytovat jenom tam, kde mravenčí hustota byla nízká.

1.4 Proč je důležité studovat mravenčí predaci?

Všestranní predátoři, jako jsou mravenci, jsou často používáni jako biologická kontrola v zemědělských systémech. Svou přímou predací redukuje počty hmyzích škůdců i houbových patogenů (Philpott and Armbrrecht 2006). Jako důležití predátoři housenek (larev motýlů) tak mohou nepřímo zvýšit ekonomické zisky rostlin redukcí herbivorního poškození (Lichtenberg 2003). Mravenci také redukuje houbové fytopatogeny odstraňováním jejich spor (De La Fuente and Marquis 1999).

Lesní mravenci redukují počty herbivorního hmyzu v okolí svých hnízd, a tak může docházet k vytváření „zelených ostrůvků“ okolo hnízd (Punttila et al. 2004). Tyto ostrůvky pak mohou být významným zásobníkem při přirozené obnově lesů.

1.5 Jiní významní predátoři

Bezobratlí predátoři, obzvláště mravenci a vosy, se zdají být důležitými predátory housenek v lesním podrostu v mírném pásmu USA (Lichtenberg 2003). Jiná studie - ačkoliv ze stejné lokality (Steward et al. 1988) však ukázala, že nejdůležitějšími predátory motýlích larev, umístěných naopak v korunách stromů (canopy) během léta, byly pouze vosy. Ty rychle lokalizovaly a odstranily motýlí larvy, a tak pravděpodobně limitovaly možnosti mravenců a ptáků v jejich nalezení, a proto tyto skupiny nevykazovaly podstatný vliv na nabízenou návnadu.

Ve většině terestrických ekosystémů jsou mravenci jako eusociální hmyz a pavouci (*Araneida*) jako samotářští lovci považováni za klíčové predátory (Sanders and Platner 2007). Carter and Rypstra (1995) ve své práci ukazují, že biomasa zabitého hmyzu pavouky je pozitivně korelována s množstvím pavouků zatímco objem listové plochy sežrané herbivorním hmyzem (leaf damage) koreluje negativně. Stejně tak Riechert and Lawrence (1997) považují predaci způsobenou pavouky za významnou. Navrhují, že pavouci omezují fluktuaci počtu kořisti a jsou tak důležití v limitaci výskytu exponenciálního růstu populace kořisti, ale ne zcela jej kontrolují.

Jinou významnou skupinou živočichů, která snižuje hustoty herbivorů, jsou ptáci (Sipura 1999). Stejně tak i Strong a spol. (2000) shledávají zvýšenou abundanci motýlích larev v pokusech, kdy zamezili přístupu ptáků na danou lokalitu. Jejich výsledky však naznačují slabší nepřímý vliv ptačí predace na herbivory a produkci biomasy v porovnání se studií Marquise a Whelana (1994). Zde se totiž ukázalo, že vyloučení ptačí predace způsobilo dokonce 100 % nárůst počtu larev *Lepidoptera*, 60 % nárůst ztráty listové plochy kvůli herbivorii a 26 % pokles v produkci listové biomasy v následující sezóně. Ve všech případech měla ptačí predace přímý vliv na živočichy nižší trofické úrovně. K opačnému názoru došel Lichtenberg (2003), který ve svém pokusu nezaznamenal jediného obratlovce živícího se předloženou návnadou v podobě motýlích housenek. Domnívá se však, že tato situace mohla být způsobena pozdní dobou pokusu, kdy ptáci již nehnízdili a jejich predáční vliv nebyl v této době již tak významný.

1.6 Trofobiotické vztahy

Speciální roli ve výživě mravenců hraje symbiotický hmyz z řádu *Hemiptera* zahrnující mšice (*Aphidoidea*), červce (*Coccoidea*) aj. Tento hmyz produkuje medovici, což je cukerná exkrece reprezentující modifikovanou rostlinou šťávu.

Mnoho červců, například, o sebe nechá pečovat mravence, kteří konzumují jejich výkaly jako důležitý výživný zdroj. Mravenci tím postupně zvyšují svoje šance na přežití a 1) chrání červce před predátory, parazity a patogeny, 2) zbavují je medovice, aby bylo zabráněno zamoření plísněmi, 3) přesouvají je na vhodnější potravní místa v rámci hostitelské rostliny a 4) budují pro ně ochranné přístřeší (Way 1963).

Mezi počtem mravenců a počtem mšic na různých druzích rostlin mírného pásma byl shledán silný pozitivní vztah (Crutsinger and Sanders 2005). Z toho lze vyvodit, že *Hemiptera* mění mravenčí abundanci i jejich predační chování. Tím může být nepřímo ovlivněno i množství jiných herbivorů (ať už lokálně nebo v rámci celé rostliny), a tak je přítomnost mšic celkově prospěšná rostlině jako takové, i když ji ve skutečnosti částečně svým sáním porušuje (Styrsky and Eubanks 2007).

Bylo dokázáno, že rostlinné šťávy (např. nektar) a herbivorní exudáty (medovice) jsou dieteticky natolik významné, že reprezentují klíčový potravní zdroj u arboreálních mravenců v tropických lesech (Blüthgen et al. 2000, Davidson et al. 2003). Zatímco však nektar slouží především jako zdroj pro široké spektrum mravenčích druhů a není monopolizován jednotlivými druhy mravenců, mravenčí společenstva vázaná na medovici jsou podstatně rozdílná (Blüthgen et al. 2004). Ukazuje se, že se na jednom zdroji medovice nikdy zároveň nevyskytovalo více druhů mravenců a většina jí byla monopolizována koloniemi pouze jednoho nebo dvou dominantních druhů v canopy nebo jedním ze čtyř druhů v podrostu. Stejně tak (Blüthgen et al. 2006) ukazuje, že většina (96 %) trofobiontů byla opečovávána pouze jedním druhem mravence a tedy efektivně monopolizována.

Většina experimentů studující souvislosti mezi Hemipterním hmyzem a mravenci se zaměřila na vzájemně prospěšné vztahy těchto skupin. Avšak existují i jiné studie, které ukazují pouze jednostranně prospěšný vliv tohoto vztahu, kde mšice (Mooney and Tillberg 2005) nebo červci (Ozaki et al. 2000) jsou shledáni jako významný zdroj přímé potravy.

1.7 Výživa mravenců

I když mravenci v korunách tropických pralesů nedosahují tak významné druhové bohatosti, jsou zdaleka nejdominantnější skupinou a zahrnují téměř pětinu všech zde se vyskytujících druhů členovců (Stork 1991). V porovnání s jinými částmi deštného lesa je jejich predační tlak v korunách proto tradičně považován za nejvýznamnější (Olson 1991). Otázka zní, čím se takto dominantní a abundantní skupina živočichů živí, resp. odkud získává základní živiny v podobě bílkovin (dusík) a cukrů (uhlík), když množství herbivorního hmyzu v těchto částech zdaleka nedosahuje dostatečných hustot.

Jednou z hypotéz je, že tato velká biomasa arboreálních mravenců je udržována jedině díky významnému podílu rostlinné výživy (herbivorii), protože konzumenti druhého řádu (predátoři) jsou obvykle vzácní v porovnání s jejich kořisti (Davidson 1997). Nedávné výsledky izotopických analýz potvrdily, že mnoho tropických arboreálních druhů získává významné množství dusíku (N) a cukrů pomocí „herbivorie“, tj. z rostlin zprostředkovaně přes stejnokřídlý hmyz (*Hemiptera*), (Blüthgen et al. 2003, Davidson et al. 2003). To je tedy v jistém rozporu s mnohými názory, jež považují mravence za klíčové predátory deštných pralesů (Novotny et al. 1999, Floren et al. 2002)

Arboreální mravenci živící se rostlinnou potravou se dají rozdělit na dvě základní skupiny. První z nich pečuje o symbiotické hemiptery, z kterých následně získává medovici (viz předcházející kapitola). Druhá, nazývaná anglickým termínem „leaf-foragers“, prozkoumává listy a hledá roztroušené zdroje extraflorálního nektaru nebo sekret z poraněných částí rostlin. Všechny tyto tekutiny se však z naprosté části skládají pouze z vody a cukrů a obsahují jen malé množství dusíku. Proto mohou zřejmě sloužit jen jako pohonná látka pro následné hledání bílkovin (potrava bohatá na dusík) v podobě lovené kořisti nebo jako pomocný zdroj zvyšující kompetiční zdatnost (Davidson et al. 2003, Davidson 2005). Příkladem je hypotéza, která předpokládá, že rostliny produkují extraflorální nektar bohatý na cukry jako odměnu pro mravence za jejich ochranu před herbivorním hmyzem. Zároveň tím však udržují jejich hladinu dusíku na nízké úrovni, a tak v nich podněcují zájem o hledání nové kořisti bohaté na dusík (Carroll and Janzen 1973).

V souladu s touto teorií je i pokus zaměřený na mravenčí preferenci určitého typu návnady. Zde bylo ukázáno, že v korunách stromů je preferován typ návnady bohatý na bílkoviny, zatímco v nižších částech je vyhledávanějším zdrojem potrava bohatá na cukry (Kaspari and Yanoviak 2001, Hahn 2002). Bereme-li v úvahu, že kolonie mravenců preferují

tu část potravy, která je v dané oblasti limitující, tak tyto výsledky podporují hypotézu, že zdroj cukru v canopy není pro tamní mravence limitujícím zdrojem, ale naopak limituje kolonie mravenců vyskytující se v opadance (Davidson 1997).

Pomocí poměru isotopů dusíku $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (tedy $\delta^{15}\text{N}$) lze porovnat zdroje N ve výživě a stanovit trofickou úroveň, na které se různé druhy hmyzu vyskytují (Blüthgen et al. 2003, Davidson et al. 2003). Při změření a porovnání $\delta^{15}\text{N}$ u rostlin, mravenčích trofobiontů, herbivorního hmyzu, dravých členovců a sledovaných mravenců, hodnoty ukázaly očekávaný pattern, při kterém množství N rostlo s rostoucí trofickou úrovní zkoumaných druhů (Davidson et al. 2003). Avšak u mnoha druhů arboreálních mravenců (např. rody *Camponotus*, *Dolichoderus* nebo *Crematogaster*) hodnoty $\delta^{15}\text{N}$ přesáhly ty, které byly získané z herbivorního hmyzu nebo rostlin (Blüthgen et al. 2003, Davidson et al. 2003). Tyto „herbivorní“ nebo také často omnivorní druhy korun deštných lesů nekonzumují přímo listy, ale živí se již zmíněnými typy tekuté potravy, které jsou však chudé na obsah N (Blüthgen et al. 2004).

Hmyz sající na rostlinách (např. *Hemiptera*) kompenzuje nerovnováhu prvků (dusíku) ve své potravě tím, že spolupracují s mikro-symbionty (Moran 2003). Například většina mšic živící se floémovou šťávou využívá symbiotické bakterie *Buchnera aphidicola*. Ta svému hostiteli poskytuje esenciální aminokyseliny, které jsou ve floémové šťávě přítomné pouze v nedostatečné koncentraci (Sandström and Moran 1999). Bylo tedy navrženo, že tyto symbiotické bakterie mohou plnit podobnou funkci i u některých druhů mravenců živících se výměškou (exudáty) hmyzu. Tato hypotéza je podpořena například výsledky studie, které ukazují prospěšný vztah mezi většinou „leaf-foraging“ mravenců rodu *Camponotus* (*Formicinae*) a jejich endosymbiotických bakterií *Blochmannia* spp. Ty mohou přispívat k lepšímu hospodaření kolonie s dusíkem pomocí jeho recyklace a/nebo obohacováním aminokyselin (Gil et al. 2003). Existují i další příklady podobných symbiotických vztahů mezi bakteriemi a mravenci. Například Van Borm a spol. (2002) ukazují, že v mravenci *Tetraponera binghami* (*Formicidae: Pseudomyrmecinae*) se vyskytuje několik druhů bakterií, které jsou příbuzné k dusík-vázajícím bakteriím (N-fixátoři) a pravděpodobně opět recyklují nespotřebované množství dusíku.

Výsledky, které publikoval Mooney (2005) dále ukazují, že mravenčí výživa nemusí být tak zcela jednoznačná. Z jeho práce, která kombinuje terénní pozorování s měřením izotopů uhlíku a dusíku vyplývá, že mravenci (v tomto případě *Formica podzolica*) v průběhu času mění své zdroje potravy. Bylo zaznamenáno, že během léta se měnilo složení lovených členovců (draví byli z velké části nahrazeni herbivorními) a vzrostla důležitost *Hemipter* jako

poskytovatelů medovice. Dohromady, tyto změny měly za následek částečný posun mravenců v rámci trofické úrovně.

2. MATERIÁLY A METODIKA

2.1 Charakteristika území

Výzkum jsem prováděl v různých částech České republiky, tak abych postihl různé typy habitatů. Hlavní území se nacházela v okolí Kladna, východní části Prahy a v okolí Českých Budějovic (podrobněji Tab. 1). V lokalitách, kde byl výzkum prováděn, se vyskytovaly různé druhy stromů nebo keřů, návnady však byly specificky umístovány jen na druhy listnaté. Jednotlivá prostředí nebyla zcela homogenní, avšak vždy byla charakterizována víceméně stejnou hustotou vegetace i opakujícím se druhovým složením porostu. Jednotlivé typy habitatů, kde byl výzkum prováděn, se dají rozdělit na interiér lesa a jeho okraj.

2.2 Měření aktivity mravenců

Výzkum byl prováděn na 23 místech od června do září roku 2007 vždy za teplého (teplota v žádné části pokusu neklesla pod 20 °C) a nedeštivého počasí v době mezi 9:30 až 18:30 hodin.

Do předem vymezených transektů, jejichž vzájemná vzdálenost nebyla menší než cca 300 m, byly umístovány masové návnady. Šířka transektu byla stanovena na 2 m a výška přibližně na 1.5 m, kde počátek byl přibližně 0.5 m nad zemí z důvodu vyloučení bylinného patra. Přesná délka transektu závisela na zapojení vegetace a její hustotě, tedy na co největším počtu pastí, které se do transektu daly umístit, tak aby jejich vzájemná vzdálenost nebyla menší než 1 m. Pasti byly náhodně umístovány na kmeny, větve i listy různých druhů stromů a keřů v celkovém počtu 50 ks na transekt. Skládaly se z návnady umístěné na kousku obinadla připevněného připínáčky k dané dřevině a označené pořadovým číslem. Jako návnada sloužilo drcené maso tuňáka v rostlinném oleji (Giana), jenž je běžně k dostání v obchodních sítích, a které je vhodným lákadlem pro mravence, a zdá se tak být rozumnou náhradou za jinak často používané housenky nebo termity (Agosti 2000).

Všechny pasti byly kontrolovány v intervalu 1, 2 a 3 hodin po umístění návnady a vždy bylo zaznamenáno množství živočichů vyskytující se v daný okamžik na pasti a v okolí deseti cm od jejího středu. Jednotlivé hmyzí skupiny byly na místě určeny do řádu a zástupci

mravenců byli odebráni z pastí do epruvet s lihem. Následně byly vybrané vzorky v laboratoři vypreparovány a určeny do druhu podle klíčů (Seifert 1996, Czechowski et al. 2002).

2.3 Odhad stupně herbivorie

Stupeň herbivorie byl odhadován pro jednotlivé transekty z náhodně sesbíraných listů z větví stromů zasahujících do vyznačeného transektu vždy až po ukončení předchozího pokusu s pastmi, aby nedocházelo k uměle vyvolanému a tedy nechtěnému sklepávání bezobratlých živočichů. Náhodně zvolené listy byly otrhány rovnoměrně v rámci celého transektu, výjimku tvořily pouze listy mladé, které byly specificky vyloučeny (Alvarez 2001). Sebrané listy byly promíchány a následně z nich bylo náhodně vybráno tolik listů, aby zaplnily plochu 0.5 x 0.5 m. Tato plocha byla vyfocena digitálním fotoaparátem, přičemž při pořizování všech fotografií se dbalo na stejně nastavené parametry fotoaparátu i na stejnou vzdálenost objektivu od focené plochy. Celkem bylo vždy pořízeno 5 fotografií (5 čtverců) na jeden transekt (celkem 110 fotografií). Listová plocha vždy představovala přibližně 70 % plochy celého čtverce, tedy z pěti čtverců o obsahu 0.25 m² se získal necelý 1 m² listové plochy. U jednoho transektu bohužel nebyl dostatek listového materiálu, a proto tento transekt nebyl zahrnut v analýzách pracujících s mírou poškození listů. Pořízené fotografie byly poté zpracovány v programu Adobe Photoshop 7.0 a byl vyhodnocen poměr sežrané či naminované části listů k celkové listové ploše. Přesný postup byl upraven podle metodiky Prado (2006). Kvůli snazší práci byl změněn kontrast fotografie a celý obraz byl převeden do černobílé podoby. Pomocí nástroje hůlka (wand tool) byla černá listová plocha oddělena od bílého pozadí a byl vytvořen histogram, který ukazoval počet pixelů listů po poškození. Následně, pomocí nástroje štětec (paint brush tool) byly chybějící části listů zaplněny černou barvou a byl vytvořen další histogram, který nyní ukazoval počet pixelů listů před poškozením. Počet pixelů po poškození byl vydělen počtem pixelů před poškozením, což přineslo procento celkové poškozené oblasti.

Stupeň herbivorie lze odhadnout i jiným způsobem. Před počátkem všech vnačících experimentů, byly jednotlivé transekty podrobeny náhodnému sběru hmyzu. Pomocí pěti úderů dřevěnou tyčí do jedné větve byli tyto drobní živočichové sklepani a následně zachyceni do prostřené plachty (1 x 1 m). Zde byli pochytní a uloženi do epruvet s lihem pro následné určení. V rámci jednoho transektu bylo provedeno deset náhodných sběrů z různých větví

stromů, které však vždy zasahovaly nebo se zcela vyskytovaly ve vytyčeném transektu. Zpracování takto nachytaných vzorků nebylo náplní této práce.

2.4 Statistické zpracování a vyhodnocení dat

Vztahy mezi charakteristikami prostředí a druhy mravenců byly testovány pomocí přímé lineární analýzy (redundanční analýza - RDA) v programu Canoco for Windows 4.5 (TerBraak and Šmilauer 1998). Data byla kvůli variabilitě hodnot před vyhodnocením centrována a zlogaritmována podle vzorce: $\log(\text{počet}+1)$. Tři zaznamenané časy z jedné pasti byly do analýzy zaneseny jako závislé pomocí split-plot designu. Průkaznost celkového testu i jednotlivých faktorů byla testována pomocí Monte Carlo (MC) permutačního testu s celkovým počtem 499 permutací. Pro nalezení nejlepšího modelu zachycujícího variabilitu dat byla použita metoda postupného výběru (stepwise selection), přesněji výběr s postupným přidáváním (forward selection). K zobrazení výsledků z RDA byly použity grafy vytvořené v programu CanocoDraw for Windows 4.0, porovnávací grafy byly vytvořeny pomocí Microsoft Excel 2007. Analýza vztahu mezi herbivorií a počtem obsazených pastí z jednotlivých transektů byla provedena pomocí jednoduché regrese v programu STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc. 2000). Tento program byl také použit při znázornění počtu jedinců v jednotlivých časových kontrolách nebo u jednotlivých druhů mravenců.

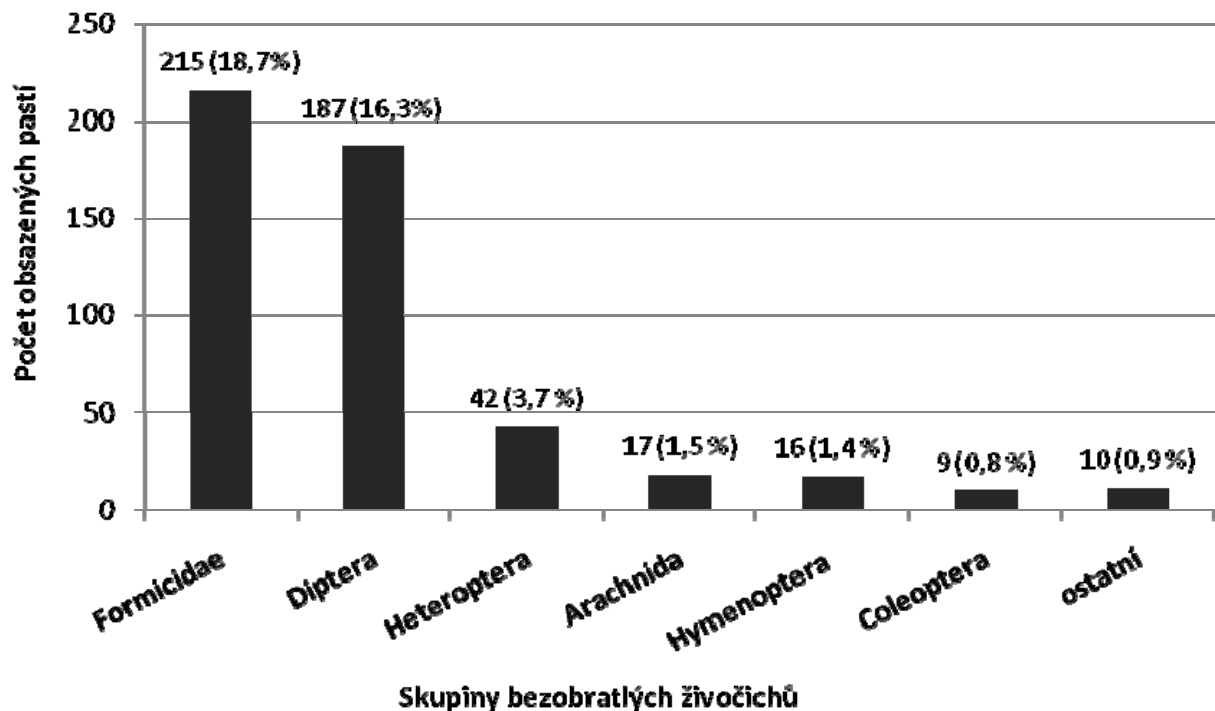
Tab. 1: Lokality, kde byl výzkum prováděn.

Pořadové číslo	Místo transketu	Datum	Počátek provedení pokusu
1	České Budějovice – U lesa	07.06.07	11:00
2	Újezd nad Lesy – Klánovický les I.	19.07.07	14:10
3	Kladno – Újezd	13.08.07	10:30
4	Kladno – Dubí I.	14.08.07	14:45
5	Kladno – Dubí II.	14.08.07	15:15
6	Kladno – Sv. Jan Křtitel I.	15.08.07	10:30
7	Kladno – Sv. Jan Křtitel II.	15.08.07	15:00
8	Kamenné Žehrovice – Kalspot I.	18.08.07	9:30
9	Kamenné Žehrovice – Kalspot II.	18.08.07	10:30
10	Kamenné Žehrovice – Kalspot III.	18.08.07	14:15
11	Kamenné Žehrovice – Kalspot IV.	18.08.07	15:00
12	Kladno – Švermov I.	24.08.07	15:00
13	Kladno – Švermov II.	24.08.07	15:30
14	Újezd nad Lesy – Klánovický les II.	26.08.07	12:45
15	Újezd nad Lesy – Klánovický les III.	26.08.07	12:10
16	Kladno – Vysoké I.	27.08.07	14:15
17	Kladno – Vysoké II.	27.08.07	15:10
18	Kladno – Vrapice I.	02.09.07	14:30
19	Kladno – Vrapice II.	02.09.07	13:50
20	Kladno - Vrapický dvůr	14.09.07	14:30
21	Kladno - Vrapický dvůr	14.09.07	13:15
22	České Budějovice – V Boru	23.09.07	13:00
23	České Budějovice – Čtyři dvory	23.09.07	13:30

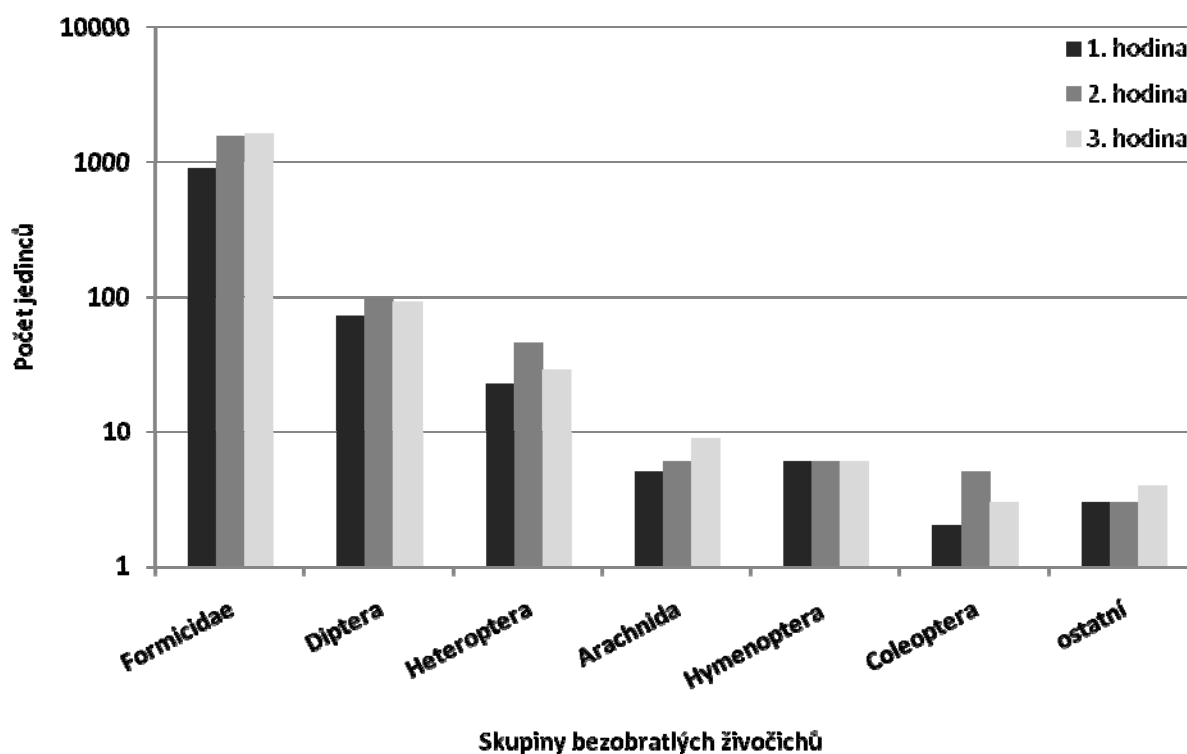
3. VÝSLEDKY

3.1 Skupiny živočichů zachycené na pastech

Celkem bylo provedeno 23 pokusů (transektů) s celkovým počtem 1150 zkontrolovaných pastí. Mravenci (*Formicidae*) představovali jednoznačně většinu jedinců ve všech třech kontrolních časech z přítomných druhů bezobratlých živočichů (Obr. 2). Převažující postavení mravenců dokumentuje i obsazenost pastí. Ta byla definována jako počet pastí, na které byl alespoň jednou během tří hodin zaznamenán daný druh. Mravenci byli zachyceni na 215 pastech (Obr. 1), což tvořilo 51.2 % ze všech obsazených pastí a 18.7 % z celkového počtu nabídnutých pastí. Následoval řád *Diptera*, který se vyskytoval na 187 pastech (44.5 %). Ostatní bezobratlí živočichové představovali v obou případech již velmi malé procento.



Obr. 1: Počet obsazených pastí jednotlivými skupinami bezobratlých živočichů. Počet obsazených pastí bylo 420 z celkového počtu 1150 zkontrolovaných pastí. V řádu *Hymenoptera* není zahrnut počet pastí obsazených čeledí *Formicidae*, která je vynesena samostatně.



Obr. 2: Množství jedinců zaznamenaných na pastech v jednotlivých hodinách. Pro přehlednost je osa Y v logaritmické škále. V počtu jedinců řádu *Hymenoptera* není zahrnuta čeleď *Formicidae*, která je vynesena samostatně.

Celkem bylo na vegetaci zachyceno a určeno 11 druhů mravenců (Tab. 2) náležejících do tří z pěti u nás se vyskytujících podčeledí. Nejčastěji se vyskytujícím druhem na všech nabídnutých pastech ($n=1150$) byla *Formica fusca* (7.2 %) a *Myrmica ruginodis* (5.3 %). *Lasius fuliginosus* a opět *Myrmica ruginodis* byly nejhojnějšími druhy s průměrným počtem 22.6 (SD=21.8, $n=13$) a 12.1 (SD=16.6, $n=61$) jedinců na obsazenou past. Zbylé druhy, *Formica polycтена*, *Formica rufa*, *Dolichoderus quadripunctatus*, *Temnothorax sp.*, *Myrmica sabuleti*, *Lasius platythorax*, *Lasius brunneus* a *Leptothorax acervorum* již nepředstavovaly tak početně významné skupiny (viz Tab. 2). Všechny druhy byly zastoupeny ve všech kontrolních hodinách, výjimku tvořil pouze *Lasius brunneus*, který se nikdy na pastech nevyskytoval v první hodině. Průměrný počet druhů mravenců na jednu past během první hodiny byl 1.04 (SD=0.19, $n=108$) jedinců, v hodině druhé 1.03 (SD=0.18, $n=127$) a 1.02 (SD=0.14, $n=155$) v hodině třetí. Průměrný počet druhů mravenců na transekt během první

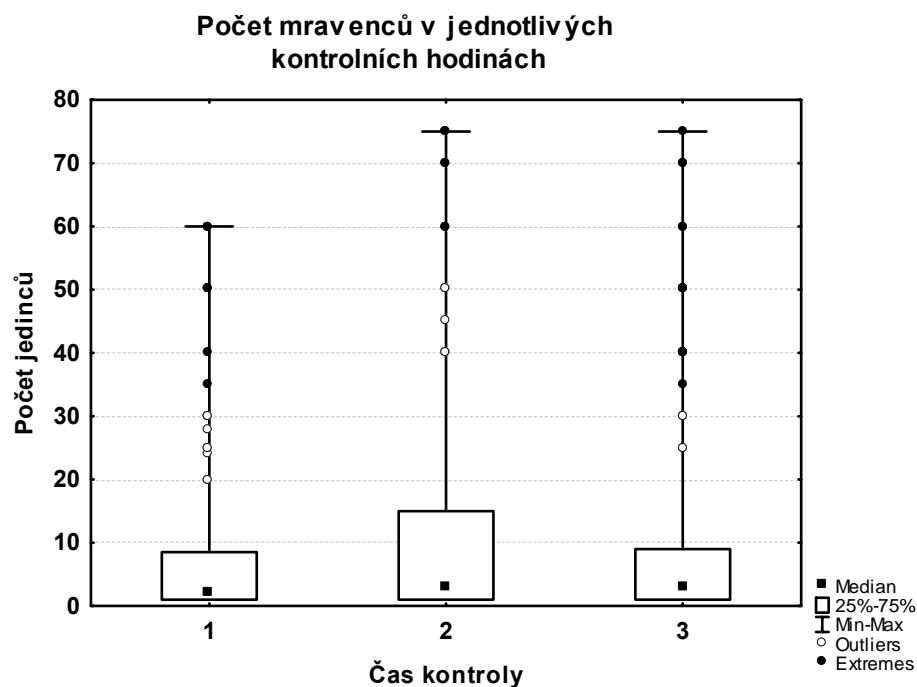
hodiny byl 1.53 (SD=0.72, n=17) druhů, v hodině druhé 1.89 (SD=0.68, n=18) a 1.9 (SD=0.77, n=21) v hodině třetí.

Tab. 2: Obsazenost pastí, průměrný počet jedinců a základní ekologické vlastnosti jednotlivých druhů mravenců zachycených na pastech. T – terestrický, A – arboreální; G – generalista, P – predátor, TC – trofobiont/cukerná složka.

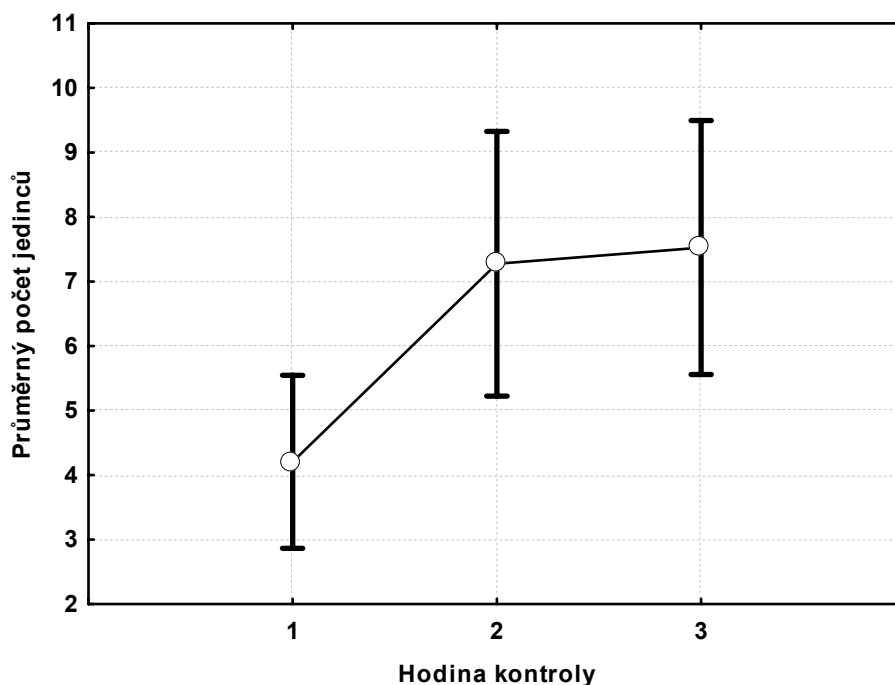
	Obsazenost (n=1150 pastí)	Obsazenost (%)	Průměrný počet jedinců na past	Směrodatná odchylka (SD)	Aktivita	Výživa
<i>Formica fusca</i>	83	7.2	1.4	0.9	T	P, TC
<i>Myrmica ruginodis</i>	61	5.3	13.9	16.3	T	G, P, TC
<i>Lasius platythorax</i>	22	1.9	6.8	5.4	T	G, TC
<i>Formica rufa</i>	15	1.3	1.5	0.9	T	P, TC
<i>Formica polyctena</i>	13	1.1	3.6	3	T	P, TC
<i>Lasius fuliginosus</i>	13	1.1	26.7	24.2	A/T	G, TC
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	11	1.0	7.5	9.6	A	G, TC
<i>Temnothorax sp.</i>	7	0.6	1.6	1.1	T	G, TC
<i>Myrmica sabuleti</i>	4	0.3	2.3	1.7	T	G, P, TC
<i>Lasius brunneus</i>	2	0.2	12.8	13.8	A/T	G, TC
<i>Leptothorax acervorum</i>	2	0.2	2.8	1.8	T	G, TC

Průměrná abundance mravenců vyskytujících se na všech obsazených pastech byla během první hodiny 8.1 (SD=12.5, n=112) jedinců, v hodině druhé 11.9 (SD=18.1, n=131) a 10.2 (SD=16.2, n=158) v hodině třetí (Obr. 3).

Byl prokázán vztah mezi jednotlivými kontrolními časy (60, 120 a 180 minut) a celkovým počtem mravenců na pastech (repeated measures ANOVA, $F=17.54$, $p<0.0001$). První hodina se průkazně lišila od druhé (Tukey posthoc test, $p<0.0001$) i od třetí ($p<0.0001$), avšak nebyl zaznamenán prokazatelný vliv mezi hodinou druhou a třetí ($p=0.915$; Obr. 4). Dále bylo během jednotlivých kontrolních časů zaznamenáno postupné rozšiřování mravenců na nové pasti, čímž rostl celkový počet obsazených pastí – 1. hodina: 108; 2. hodina: 127; 3. hodina: 155.



Obr. 3: Počet jedinců všech druhů mravenců zachycený na pastech v jednotlivých kontrolních časech (po 60, 120 a 180 minutách) získaný z pastí obsazených pouze mravenci – prázdné pasti nebo pasti obsazené jinými bezobratlými nebyly zahrnuty. V první hodině byl počet těchto pastí 108, ve druhé 127 a ve třetí 155.



Obr. 4: Vztah mezi celkovým počtem mravenců a jednotlivými kontrolními časy (60, 120 a 180 minut) získaný z pastí obsazenými pouze mravenci. Repeated measures ANOVA ($F=17.54$, $p<0.0001$). Tukey test ukázal, že první hodina se liší od druhé ($p<0.0001$) i od třetí ($p<0.0001$), druhá hodina se od třetí neliší ($p=0,915$). Vertikální sloupce vyjadřují 0.95 konfidenční intervaly.

Většina (8) druhů pozorovaných na pastech lze považovat za primárně terestrické, tj. hnízdící na zemi (viz Tab. 2). Dva druhy (*L. fuliginosus* a *L. bruneus*) mohou hnízdit na zemi i na vegetaci a jen *D. quadripunctatus* lze považovat za zcela arboreální druh mravence.

Z hlediska potravních preferencí lze všechny druhy považovat za generalisty, kteří však mohou získávat významnou část potravy ze symbiózy s *Homoptera*. Druhů, u nichž lze předpokládat menší či větší míru predace ostatního hmyzu, bylo zachyceno pět (viz Tab. 2)

3.2 Faktory ovlivňující společenstva mravenců

Abych získal informace o míře poškození listů, využil jsem data z 22 transektů (Tab. 3). Průměrná hodnota míry poškození listů ze všech transektů dohromady činila 2.88 % (SD=1.51, n=22). Maximální získaná hodnota byla 5.58 % (K6) a minimální 0.41 % (K7).

Tab. 3: Procentuální míra herbivorního poškození listů vyjádřená pro jednotlivé transekty. Dané míry poškození byly vyjádřeny jako medián z hodnot získaných z jednotlivých fotografií, které charakterizovaly daný transekt.

Označení transektu	Míra poškození listů (%)	Označení transektu	Míra poškození listů (%)
K1	3.86	K12	1.06
K2	4.20	K13	5.49
K3	3.14	UNL1	1.21
K4	2.13	UNL2	1.67
K5	3.33	CB0	5.47
K6	5.58	CB1	1.79
K7	0.41	CB2	1.80
K8	2.16	KZ1	3.34
K9	3.11	KZ2	1.12
K10	2.95	KZ3	1.64
K11	3.69	KZ4	4.15

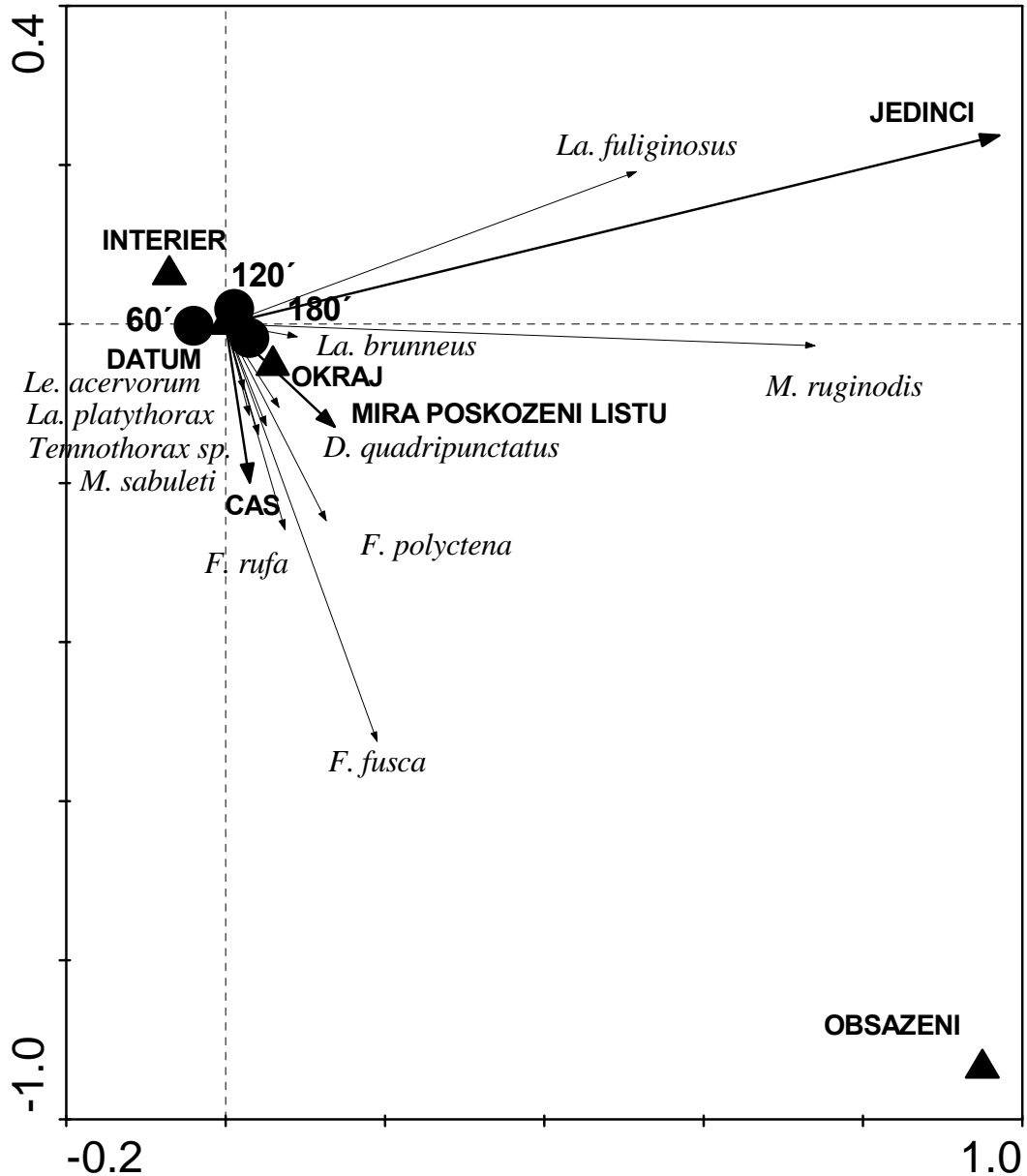
Pomocí RDA analýzy jsem hodnotil vlivy environmentálních proměnných (počet jedinců přítomných na pastech, míra poškození listu, obsazenost pastí, čas provedení experimentu, datum, umístění habitatu na okraji nebo v interiéru lesa a jednotlivé kontrolní časy – 60, 120 a 180 minut) na výskyt a druhové složení mravenčích společenstev v různých typech habitatů. Vysvětlená variabilita výskytu mravenců na pastech ze všech kanonických os

dosáhla 43.5 %, z čehož nejvýznamnější podíl tvoří osa první (39.5 %). Test signifikance všech kanonických os provedený MC permutačním testem (počet permutací 499) byl průkazný ($F=362.549$; $p=0.002$). Průkazný byl i vliv jednotlivých vysvětlujících faktorů testovaných samostatně na vysvětlované proměnné. Výjimku tvořil pouze faktor „datum“ a „120 minut“, kde nebyl vliv na jednotlivé druhy mravenců doložen (Tab. 4).

Tab. 4: Průkaznost jednotlivých vysvětlujících proměnných na výskyt jednotlivých druhů mravenců (Monte Carlo permutační test, viz Obr. 5).

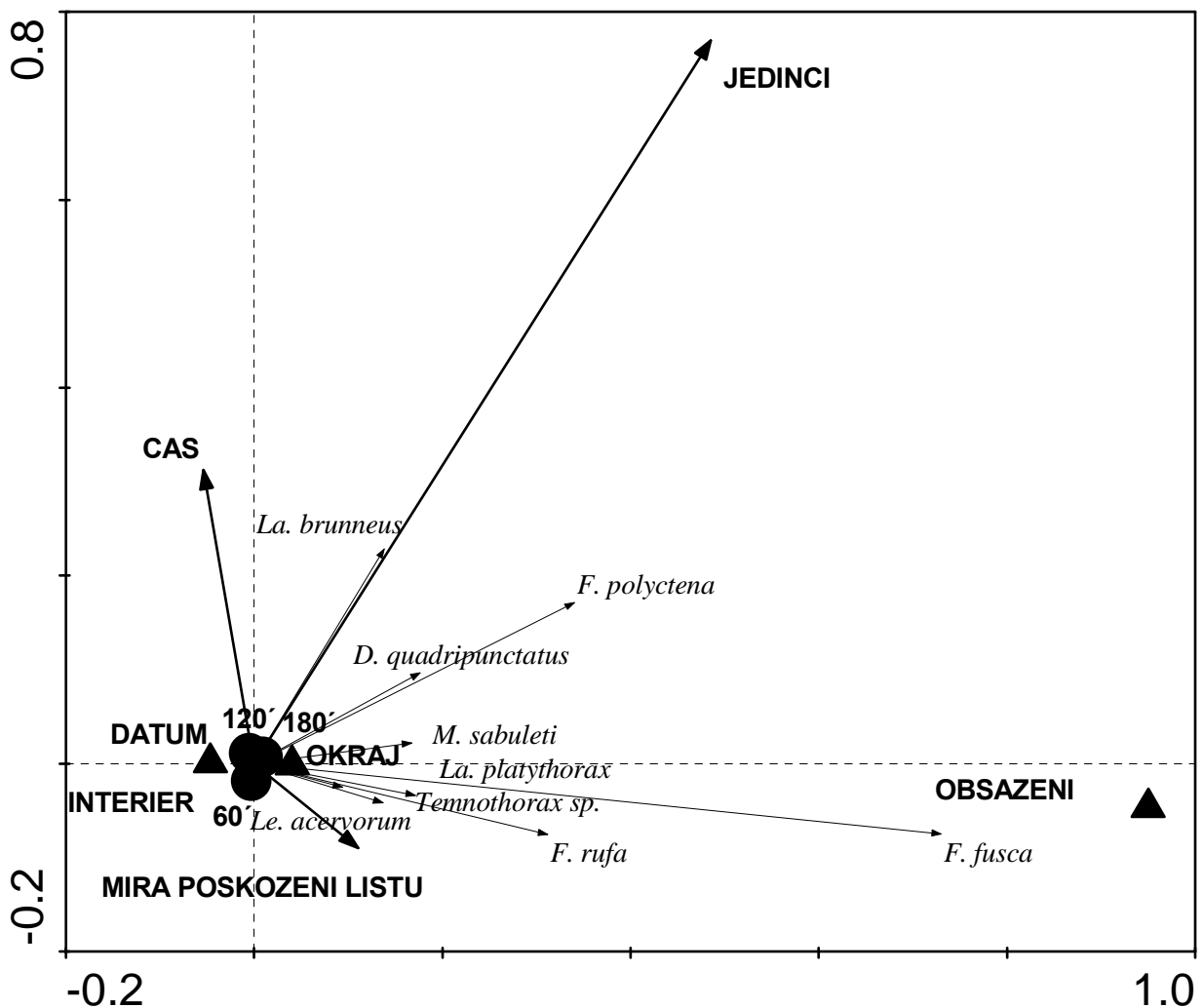
	F	p
jedinci	1974.5	0.002
obsazení	853	0.002
čas	28.9	0.002
herbivorie	27.2	0.002
datum	2	0.406
60´	5.2	0.002
120´	0.5	0.09
180´	2.9	0.002
okraj lesa	29.1	0.002
interiér lesa	29.1	0.002

Z výsledků analýzy vyplývá, že zjištěné míra poškození listů nejlépe koreluje s počtem mravenčích jedinců náležejících ke druhům, které jsou zastoupeny spíše v menší míře a naopak druhy s nejvyššími počty jedinců (*Myrmica ruginodis* a *Lasius fuliginosus*) mají na toto poškození pouze malý nebo téměř žádný vliv. Počet jedinců na pastech jako takový má na míru poškození listů minimální vliv. Naopak poškození pozitivně koreluje s počtem pastí obsazených mravenci. Pravděpodobnost výskytu jednotlivých druhů nezávisela na čase kontroly pastí. Výskyt řady druhů pozitivně koreluje s habitaty umístěnými na kraji lesa (Obr. 5).



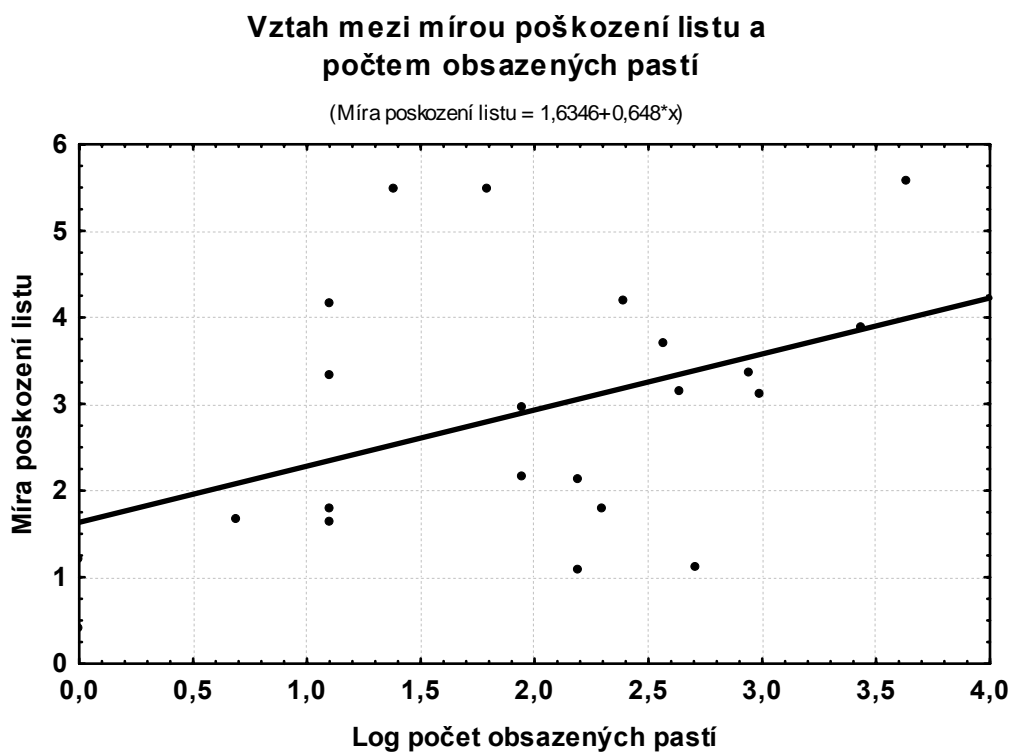
Obr. 5: RDA ordinační diagram vlivu vysvětlujících proměnných (počet jedinců, míra herbivorie listu, obsazenost pastí, čas provedení experimentu, datum, oblast habitatu – interiér nebo okraj lesa a jednotlivé kontrolní časy – 60, 120 a 180 minut) na výskyt jednotlivých druhů mravenců na pastech. 1. a 2. osa zachycují 39.5 % a 3 % vysvětlené variability. Monte Carlo permutační test ($F=317.57$; $p=0.002$).

Abych zjistil, zda dva nejpočetnější druhy (*Lasius fuliginosus* a *Myrmica ruginodis*) neovlivňují vztah mezi celkovým počtem jedinců a mírou poškození listů, byla provedena analýza, ze které byly vyloučeny tyto dva druhy a byl vytvořen nový RDA diagram ($F=140.852$; $p=0.002$; Obr. 6). Míra poškození listů ukázala jen mírně negativní korelaci s množstvím jedinců vyskytujících se v transektech.



Obr. 6: RDA ordinační diagram vlivu vysvětlujících proměnných (počet jedinců, míra herbivorie listu, obsazenost pastí, čas provedení experimentu, datum, oblast habitatu – interiér nebo okraj lesa a jednotlivé kontrolní časy – 60, 120 a 180 minut) na výskyt jednotlivých druhů mravenců na pastech. V tomto případě však byly vyloučeny dva druhy s největším počtem jedinců – *Lasius fuliginosus* a *Myrmica ruginodis*. 1. a 2. osa zachycují 24 % a 1.7 % vysvětlené variability. Monte Carlo permutační test ($F=140.852$; $p=0.002$).

Neprokázal jsem žádný vztah mezi mírou poškození listů (vyjádřené coby procento poškozené listové plochy na transekt) a abundancí mravenců na pastech v jednotlivých transektech ($R^2=0.13$; $p=0.1$). Průkazně však vyšla závislost míry poškození těchto listů na počtu obsazených pastí v jednotlivých transektech ($R^2=0.19$; $p=0.04$; obr. 7).



Obr. 7: Vztah mezi mírou poškození listů a počtem obsazených pastí v jednotlivých transektech ($R^2=0.19$; $p=0.04$). Počet jedinců byl zlogaritmován podle vzorce: $\log(X+1)$.

4. DISKUSE

4.1 Měření mravenčí predace

Potenciální vliv predátora na herbivorní hmyz může být vyjádřen pomocí predáčního rizika nebo mírou mortality způsobené predací, tedy pravděpodobností s jakou bude kořist atakována a zabita predátorem během určité doby (Novotny et al. 1999). Toto predáční riziko lze měřit několika způsoby.

Méně častou, ale nejpřímější metodou je získat podrobné informace o množství a druhovém složení kořisti, kterou predátor využívá. Tento postup zvolil například Dyer (2002), který v určitém časovém intervalu kontroloval všechny mravence vracející se zpět do hnízda a zaznamenával každý předmět (kořist), který nesli. Výhodou tohoto uspořádání jsou přímé informace o predáčním stupni v přirozeném prostředí bez umělého ovlivňování, avšak nelze jej aplikovat např. u druhů, které svou potravu nosí ve voleti (Dyer 2002). Jedná se také o časově a prostorově poměrně náročnou metodu. Zachycení eventuální variability v typu potravy by vyžadovalo tisíce hodin pozorování.

Další možností přímého měření vlivu predátora na kořist je sledovat abundanci kořisti na plochách, kde bylo zabráněno v přístupu určitého predátora, a porovnávat je s plochami, kde byl přístup povolen, popřípadě uměle zvýšen (Rashbrook 1992, Karhu and Neuvonen 1998, Fernandes 1999, Oliveira 1999, Lenoir et al. 2003, Rudgers 2004). V těchto experimentech je těžké docílit úplného vyloučení predátora z dané lokality, neboť při jeho absenci může docházet k jeho zastoupení jiným druhem, který je za normálních podmínek potlačen. Je také obtížné provést tyto pokusy na větších plochách a plochách s vysokou hustotou vegetace, i když některé výjimky existují (Abbot and Green 2007). Zmíněný postup je také součástí připravované tropické studie volně navazující na mou práci (Klimes, unpublsh).

Alternativní a často využívanou metodou je nabízení návnad (baits), které jsou připevněny na vegetaci a je zaznamenáváno množství a druhové složení přítomných živočichů (Olson 1991, Cronin 1998, Novotny et al. 1999, Yanoviak and Kaspari 2000, Kaspari and Yanoviak 2001, Floren et al. 2002, Loiselle and Farji-Brener 2002, Lichtenberg 2003, Rossi and Fowler 2004, Gove and Majer 2006). Tato metoda však není příliš vhodná k přímému měření absolutního predáčního rizika, neboť využívá umělé situace, kdy předkládá atraktivní a nepohyblivou kořist (Novotny et al. 1999). Při vhodném výběru návnady (co

nejrealističtější) však můžeme získat informace o rozdílu míře aktivity potenciálních predátorů při porovnání habitatů nebo časů. Ve své práci jsem díky této metodě, předkládáním všeobecně lákavé potravy, získal informace o aktivitě mravenců vyskytujících se v daných habitatech. Jejich přesné složení potravy (a z toho odvozený stupeň predace) lze následně získat z analýzy izotopů uhlíku a dusíku z těl mravenčích dělnic (Blüthgen et al. 2003), což by mělo být dalším krokem v této studii. Tyto analýzy budou předmětem plánované navazující studie.

4.2 Druh podávané návnady

Ke zjištění mravenčí aktivity ve studované oblasti jsem jako návnadu použil drcené maso tuňáka v rostlinném oleji. Tento typ návnady je nejčastěji využíván ke studiu mravenčích společenstev (Agosti et al. 2000). Často se tedy používá jako vnadidlo při zjišťování stupně dominance a schopnosti druhů objevit nové potravní zdroje jak v mírném pásmu (Santini 2007), tak i v oblasti tropů (Janda 2007). Její výhodou je malá velikost a snadná uchopitelnost i menšími predátory nebo její relativní dostupnost po celém světě. Tento typ nemusí být vždy vhodný k přímému měření predáčního tlaku, neboť jeho palatabilita může přilákat i druhy, které by za normálních podmínek nebyly predáčně aktivní. Lze jej tedy využít spíše jako indikátor aktivity přítomných druhů.

Alternativní možností je nabídnout přímo živou návnadu (co nejvhodnější dané oblasti). Takto stavěné experimenty využívají umělé situace, kdy nepohyblivá a chutná potrava je vystavena predátorovi (Novotny et al. 1999). Také může dojít k propíchnutí a výtoku hemolymfy, což by mohlo způsobit, že některé druhy hmyzu by byly atrahovány touto tekutinou a nikoli návnadou samotnou (Šipoš 2005).

Většina druhů mravenců, kteří byli přítomni na tuňákových pastech, byli generalisti a omnivoři živící se jak rostlinnou (cukerné šťávy), tak živočišnou potravou. Lze předpokládat, že nabídnutím návnady v podobě tuňáka nedocházelo k preferenci vyhrazené skupiny mravenců.

4.3 Rozmístění pastí

Návnady byly umístovány do transektu náhodně, avšak tak, aby jejich vzájemná vzdálenost byla minimálně 1 m. Návnady byly připevňovány na kmeny, větve i listy náhodně zvolených dřevin v rozmezí od 0.5 m do výšky 2 m.

Spodní hranice byla stanovena tak, aby nezasahovala do bylinného patra. Šipoš (2005) ve své práci ukazuje, že největší míra mravenčí predace v temperátu, byla zaznamenána právě ve spodní vrstvě (pata stromu). To by mohlo vést k nechtěnému ovlivnění mých výsledků z celého transektu.

Délka transektu byla určena rozmístěním pastí, kterých byl konstantní počet (50), avšak jejich umístění záviselo na různém zapojení vegetace (jaké byly mezery mezi jednotlivými stromy nebo keři nebo jaká byla jejich hustota). Celková délka ve většině případů činila přibližně 25.7 m (21 – 33 m). Výhodou tohoto uspořádání je možnost umístit vždy stejný počet pastí (za definovaných podmínek) kvůli následným statistickým analýzám nebo možnost provedení transektu i na místech, která nedisponují souvislým stromovým pásmem.

Druhové složení mravenců na pastech nebylo ovlivněno jejich obvyklým výskytem, tj. druhy, které si staví hnízda na stromech, se nevyskytovaly na pastech častěji než druhy pozemní. Také relativně vysoká návštěvnost pastí pozemními druhy naznačuje, že řada z nich má poměrně široké rozpětí mikrohabitátů, které navštěvuje, a je teoreticky schopná interagovat i herbivory na vegetaci.

4.4 Doba expozice návnady

Doba expozice návnady byla zvolena na celkových 180 min., což poskytovalo dostatečnou dobu k tomu, aby návnada byla objevena i pomalejšími druhy živočichů, a aby bylo možné porovnat aktivitu predátorů i v jiných pásmech. Podobné práce pocházející však z oblasti tropů, měřily predáčnické riziko v periodě 30 min. (Olson 1991 a Novotny et al. 1999), avšak Novotný a spol. (1999) uvádějí, že by práce mohla být rozšířena a interval zvýšen až na 180 min. Lichtenberg (2003) ve svém pokusu zaznamenával predáčnické události dokonce během celého dne vždy v intervalu 120 min. Příliš dlouhé vystavení pastí vede často k situaci, kdy návnada je zcela odstraněna predátorem, což by mohlo ovlivnit celkové výsledky. Lichtenberg (2003) tuto situaci řešil pravidelným dvouhodinovým doplňováním chybějící návnady, ovšem v mém případě při předkládání tuňáka tato událost nikdy nenastala. Doplnění bylo nezbytné provést jen v 6 případech, kdy došlo k nechtěnému uvolnění návnady.

Během noci nebyly uskutečněny žádné experimenty, neboť lze očekávat, že aktivita mravenců se bude v noci výrazně snižovat (Hölldobler and Wilson 1990). Jistou míru noční aktivity u námi pozorovaných druhů však předpokládat lze (např. *L. fuliginosus*). Ačkoliv je

řada tropických druhů aktivní více v noci (Hölldobler and Wilson 1990, Blüthgen et al. 2006), v mírném pásmu se to týká obvykle jen některých mediteránních druhů. Navíc míra noční aktivity je u tavních druhů sezónně proměnlivá (Santini et al 2007). I přesto, že je z tropů popsána řada druhů mravenců aktivních v noci (zejm. rod *Camponotus*), Novotný a spol. (1999) ukazují, že v jejich případě aktivita téměř všech skupin hmyzu objevujících se na pastech v noci klesá. To platí v největší míře pro mravence, kteří způsobovali nejvíce napadení na návnadách během dne.

Nejvyšší průměrná abundance mravenců, vyskytujících se na všech obsazených pastech, byla zaznamenána v průběhu druhé kontrolní hodiny. Tyto výsledky naznačují, že zvolená doba expozice návnady je dostačující a její prodloužení vede jen k mírnému nárůstu v počtu mravenců. Jelikož nebyl prokazatelný rozdíl mezi druhou a třetí hodinou, ukazuje se, že mravenci nebyli schopni návnadu zcela sežrat či odnést a zároveň pasti byly z velké části zaplněny maximálním počtem přítomných mravenců. Proto také v jednotlivých hodinách docházelo ke zvyšování počtu obsazených pastí.

4.5 Faktory ovlivňující aktivitu

Existuje řada faktorů, které mohou ovlivňovat mravenčí aktivitu a s ní související predaci. Jako jedním s nejdůležitějších se jeví teplota. Perdikis a spol. (1999) v laboratorních pokusech ukazují, že s rostoucí teplotou (20 – 30 °C) rovnoměrně roste i míra predace ploštic *Macrolophus pygmeus*. Oliveira a spol. (1999) v oblasti písčinych dun v Mexiku zaznamenali průkazný vztah mezi teplotou a mravenčí aktivitou. Z jejich studie vyplývá, že aktivita mravenců na extraflorálních nektáriích (jako zdroji potravy) je nejvyšší mezi 22 a 26 °C, ale s dále rostoucí teplotou mírně klesá. Všechny mé experimenty byly provedeny za stálého (nedeštivého) a relativně teplého počasí s průměrnou teplotou 24 °C (21.3 – 29.1 °C), a tak tento faktor mohl hrát spíše jen nepatrnou roli ve změně aktivity sledovaných mravenců.

Ke kolísání mravenčí aktivity může také docházet během dne (Oliveira et al. 1999). Lichtenberg (2003) při předkládání motýlích housenek jako návnady v oblasti mírného pásma zaznamenal nejvíce predačních událostí způsobené mravenci uprostřed dne (okolo 14. hodiny). To může souviset s měnící se teplotou během dne. Má práce byla prováděna během dne v rozmezí od 9:30 do 18:30 hodin, takže k jistému ovlivnění mravenčí aktivity mohlo dojít. Dlouhodobým cílem této práce je se však zaměřit na rozdíly v mravenčí aktivitě mezi jednotlivými typy habitatů a geografických oblastí. Jde tedy zejména o zachycení

celkové míry aktivity spíše než detailní dynamiky jednotlivých druhů mravenců během dne. Z těchto důvodů se jednotlivé pokusy odehrávaly v různých denních dobách tak, aby byla zachycena variabilita v množství obsazených pastí (i počtu jedinců), ke které v průběhu dne zákonitě dochází. Alternativním přístupem by bylo zaměřit se pouze na dobu maximální aktivity mravenců, neboť ta by měla znamenat i nejvyšší možnou míru predace. Na druhou stranu odečítání aktivity v průběhu celého dne (za předpokladu rovnoměrného zastoupení jednotlivých časů) umožní lépe zachytit eventuální rozdíly v druhovém obsazení návnad, což je pravděpodobně z hlediska predačního tlaku důležitější informace než aktuální počet jedinců, který je ovlivněn řadou faktorů (např. velikostí přítomných kolonií, období roku, teplotou atd.).

Důležitou roli také hrají sezónní změny, neboť je známo (Santini et al. 2007), že potravní preference kolonie se můžou měnit v průběhu roku a s tím i související míra predace. Většina mých pokusů byla provedena během srpna (15) a září (6), kdy již stupeň mravenčí predace na předložených návnadách vykazuje v mírném pásmu určitý pokles (Šipoš 2005, Lichtenberg 2003, Albrecht and Gotelli 2001). I Punttila a spolupracovníci (2004) ukazují, že predace lesními mravenci zřejmě ovlivňuje vážněji herbivory na začátku léta, kdy je jejich výskyt nejvyšší, protože lesní mravenci vyžadují nejvyšší přísun proteinů právě v tomto období, kdy vychovávají své pohlavní potomky. Albrecht a Gotelli (2001) ukazují, že v průběhu času dochází k rozdělení nik (niche partitioning) mezi nejhojnějšími druhy mravenců, což znamená, že tyto druhy jsou aktivní v různých časech během dne. Proto lze na mých pastech očekávat různé druhové složení během dne i během postupující sezóny, ale změna celkové aktivity jednotlivých druhů mravenců by měla být malá.

Dalším faktorem, ovlivňující druhové složení nebo abundanci mravenců, je vertikální stratifikace pastí. Zejména v oblasti tropů bylo provedeno několik studií, které porovnávaly mravenčí predaci či aktivitu v různých výškách vegetace. Yanoviak a Kaspari (2000) ukazují, že mravenčí aktivita v korunách stromů byla větší než v listovém opadu, zejména na pastech bohatých na dusík v porovnání s cukernými pastmi. Nejvyšší míru predace na nabízené návnadě v korunách deštných stromů zaznamenal také Loiseau a Farji-Brener (2002). Olson (1992) porovnával dokonce čtyři mikrohabitaty a zjistil prokazatelně nejvyšší predační tlak v horních patrech korun stromů a naopak nejnižší na podrostové vegetaci.

Podobné práce, které by byly provedeny v oblasti mírného pásma, téměř chybí. Pouze Šipoš (2005) ukázal, že vzorce aktivity se mohou v tropech a mírném pásmu zásadně lišit. Největší míru predace naměřil u paty stromu. V mé práci nebyly návnady pokládány na

jednotlivé stromy do stejné výšky, ale byly rozmisťovány v rámci celého transektu náhodně do výšek různých (vždy však max. do 2 m).

Nezanedbatelný vliv má také umístění transektů do různých typů habitatů. Mé výsledky naznačují určitý rozdíl mezi transekty uvnitř lesa a jeho okrajem, kde se vyskytovala většina zaznamenaných druhů mravenců. To by mohlo být způsobeno již zmiňovanými teplotními rozdíly, neboť okraj lesa je vystaven většímu množství slunečních paprsků. Také zde dochází ke střetnutí dvou typů habitatů, což vede k větší druhové bohatosti. Abundance herbivorů a predátorů může být ovlivněna také okolní vegetací (Grez and Prado 2000). Grez a Prado (2000) ukazují, že hostitelský habitat, který je obklopen nehostitelskými rostlinami se daleko hůře hledá a kolonizuje herbivory a predátory než habitaty, které jsou obklopeny jejich hostitelskými rostlinami.

4.6 Poškození herbivorním hmyzem

Pro získání poznatků o stavu a množství herbivorů ve studované oblasti byla použita metoda spočtení podílu poškozené části listů. Tato metoda přímo neměří množství herbivorního hmyzu, který se v dané oblasti vyskytuje, ale lze z ní nepřímě tento údaj odhadnout. Pomocí sběru a focení listů a následnému zpracování fotografií na počítači (Prado 2006) jsem tedy získal informace o míře poškození listů (tedy o množství sežraného nebo naminovaného listů na stromech). Tato metoda je velice rozšířená a používá se v různých částech světa (Prado 2006, Labandeira and Allen 2007). Díky ní však mohlo dojít k určitému zkreslení výsledků. Listy, které byly poničeny natolik, že se nedaly doplnit, musely být z měření vyloučeny. Tyto listy zahrnovaly nejvíce poškozené oblasti, a proto celkový výsledek byl trochu podhodnocený. Naopak k určitému nadhodnocení došlo díky růstu již dříve poškozených listů, který uměle zvětšoval sežrané oblasti. Ty byly následně doplněny větší, než bylo původní poškození listu.

Výhodou této metody je však relativní rychlost měření většího množství listů. Alternativním programem ke zpracování fotografií je použití softwaru ImageJ (Labandeira and Allen 2007), který by mohl poskytnout ještě přesnější výsledky (zejména v kombinaci s Photoshopem), ale kvůli časovým nárokům nebyl mnou využit.

Alternativní metodou odečtu míry poškození listů je často používaná průhledná mřížka. Ta se skládá z přesně vyznačených čtverečků o dané velikosti a celá se přiloží na zkoumaný list. Spočte se množství čtverečků obsahujících alespoň 50 % listového pletiva a

zbývající chybějící oblast se vizuálně odhadne (Rudgers 2004, Koptur et al. 2002, Alvarez et al. 2001). Tato metoda však není zřejmě tak přesná, neboť vyjádření poškozené oblasti závisí na odhadu pozorovatele.

Přesnějším postupem by bylo změřit přímo množství herbivorů vyskytujících se na daném území. Tato metoda je ale natolik náročná, že se však příliš nevyužívá. Alternativou je zkoumat pouze náhodný vzorek z celkové abundance herbivorního hmyzu, přičemž nejjednodušší možností je opakované počítání pozorovaných herbivorů v danou chvíli živících se na určité rostlině (Rudgers 2004). Ve své práci jsem použil metodu sklepávání [beating method] (Punntila et al. 2004, Kulfan et al. 2006), (výsledky z ní zde zatím zpracovány nejsou). Tato metoda je kompromisem mezi náročností a přesností – i když Punntila et al. (2004) uvádí, že po pěti úderech je účinnost až 98 %. Na druhou stranu představuje velmi hrubý odhad celkového počtu herbivorů vyskytující se v daném transektu a s jejím použitím se vyskytuje i řada problémů. Rozmístění herbivorů v dané oblasti není náhodné, ale spíše shlukovité, což může vést k velkým výkyvům v počtu i na malé ploše. Dále se herbivoři mohou více vyskytovat v místech větvení nebo u báze větve, které jim poskytují lepší ochranu proti predátorům, např. ptákům, a proto je zde menší šance, že bude sklepán.

Jinou možností je využití metody kouře [foggin method], která dovoluje téměř úplný kvantitativní sběr společenstev členovců z daného stromu (Floren 2000). Výhodou je například možnost určení relativního poměru mezi predátory a herbivory jednotlivých společenstev vyskytujících se na daném místě (Floren et al 2002). Nevýhodou však je, že neumožňuje jednoduchý selektivní sběr bezobratlých z jednoho konkrétního stromu (zvláště u větších stromů dochází k zapojení horních větví a určitému překryvu, Floren 2000).

V navazující práci lze vyhodnotit data získaná ze sběru bezobratlých a porovnat je s různou mravenčí aktivitou naměřenou na pastech. Tato nová data by také mohla být adekvátní datům získaných z focení sežrané listové plochy, což by mohlo být zajímavé testovat vzájemnou korelací.

Z mých výsledků bylo zjištěno, že míra poškození listů nezávisí na abundanci mravenců, kteří se v jednotlivých transektech vyskytovali, ale závisí na počtu pastí obsazených mravenci. Lze tedy předpokládat, že v transektech, kde se často vykytovali mravenci (i když třeba jen v malém počtu), je větší množství poškozených listů, resp. větší abundance herbivorního hmyzu. To může být způsobeno následkem pozorovaného trendu, kdy vyšší druhová bohatost mravenců a také obsazenost pastí byla na okrajích lesa. Můžeme předpokládat, že okraj lesa je příhodnější habitat nejen pro mravence, ale i pro ostatní hmyz (a tedy i herbivory), což vede k vyššímu poškození listů, bez ohledu na vyšší frekvenci (aktivitu)

mravenců. Dodatečná data o abundanci ostatních skupin hmyzu mohou přispět k objasnění těchto vztahů. Pro další výzkum bude třeba upravit experiment tím způsobem, aby zahrnoval další typy vegetace a jejich poměrné zastoupení. Bylo by rovněž vhodné, pokusit se o vyvinutí preciznější metodiky odhadu abundance ostatních skupin hmyzu.

Míra poškození listů se stejně jako aktivita mravenců liší v odlišných oblastech světa a může být ovlivněna různými faktory. Výsledky mého experimentu ukazují, že průměrná hodnota míry poškození listů ze všech transektů dohromady činila 2.88 % (min=0.41 %, max=5.58 %). Dyer (2002) v tropických oblastech Kostariky a Panamy zaznamenal celkově vyšší hodnoty v míře poškození listů a ukázal průkazný rozdíl mezi vegetací s očividně přítomnými mravenci (9.6 %) a náhodně zvolenou (15.3 %). Alvarez (2001) ve své práci v tropické oblasti Kolumbie ukazuje, jak se stupeň herbivorního poškození listů může měnit v čase. Během 240 dnů zaznamenal změnu míry herbivorie od průměrných 5.7 % na začátku až ke 22.4 % na konci experimentu. Výzkum provedený v severských lesích Finska (Punttila et al. 2004) zase ukazuje rostoucí poměr sežraných či naminovaných listů vzhledem k rostoucí nadmořské výšce (26 % na úpatí, 39 % na svahu a 39 % na vrcholku hor).

4.7 Aktivita mravenců

Nejčastěji se vyskytující skupinou živočichů v mém experimentu byly mravenci. Ke stejnému výsledku došli také Novotný a spol. (1999), Olson (1991) nebo Floren a spol. (2002) v oblasti tropů nebo Lichtenberg a spol. (2003) v temperátní oblasti.

Tyto výsledky z tropů se do určité míry shodují s těmi mými v počtu pastí obsazených mravenci. V mém experimentu jsem zaznamenal 215 pastí (18.7 %, n=1150), které byly alespoň jednou během tří kontrolních hodin obsazeny mravenci. Olson (1991) uvádí, že počet chybějících či očividně navštívených termitích pastí mravenci v podrostu byl 26 % (n=300) a v korunách 75 % (n=200). Také Novotný a spol. (1999) při použití podobné návnady v podrostové vegetaci ukazují, že mravenci činili přibližně jen 13 % útoků ze všech exponovaných pastí (n=5520). Dodávají však, že na 124 pastech návnada zcela chyběla a nebylo tak možné určit druh predátora. V těchto tropických experimentech byly pasti zkontrolovány po 30 minutách (Novotny et al. 1999, Olson 1991), což může v porovnání s mým experimentem hrát podstatnou roli v zaznamenaném počtu obsazených pastí. Naopak Janda (2007) ve své práci provedené v korunách tropických stromů uvádí, že mravenci byli přítomni na 75 % pastí za 1 hodinu a na 82 % (n=200) za 3 hodiny od počátku expozice

návnady. Jako návnada v tomto případě bylo použito, stejně jako v mé práci, maso tuňáka. Během dalších pokusů v podrostové vegetaci na stejné lokalitě, které se metodikou podobaly mé práci, bylo za 1 hodinu expozice obsazeno 83 (55.3 %) a 97 (64.7 %) z celkového počtu 150 pastí (Janda 2007).

Mé výsledky se výrazně liší v celkovém i průměrném počtu druhů mravenců na transekt oproti údajům z tropů. V mé práci bylo určeno celkem 11 druhů mravenců s průměrným počtem 1.9 druhů na transekt (třetí hodina kontroly). Novotný a spol. (1999) ukazují, že na podrostové vegetaci na jedné lokalitě zachytili 24 druhů mravenců, z čehož 16 (8 rodů) bylo aktivních ve dne. I když Olson (1991) ve stejném typu mikrohabitatů zaznamenal pouze 10 druhů náležících do 7 rodů, jiné tropické studie zaznamenávají vcelku vyšší počty na vnařících pastech v rámci jedné lokality či transektu. Například Yanoviak a Kaspari (2000) zaznamenali 32 druhů mravenců v korunách a 16 druhů na zemi, přičemž tyto dva typy mikrohabitatů nesdílely žádné společné druhy.

4.8 Vliv jiných skupin živočichů

Druhou nejvíce zastoupenou skupinou jak v počtu jedinců, tak i v počtu obsazených pastí, byl řád *Diptera*. Mouchy se živí hlavně tekutými látkami živočišného i rostlinného původu, a proto předložené pasti s tuňákem v oleji byly atraktivní návnadou. Na pastech byl zaznamenán pouze slabý výskyt skupiny *Arachnida* (1,5 % z 1150 nabídnutých pastí), i když Sanders a Platner (2007) je spolu s mravenci považují za klíčové predátory. Na žádné pasti nebyla v průběhu jednotlivých kontrolních hodin zaznamenána přítomnost jakéhokoli obratlovce. To se shoduje s výsledky experimentu, provedeného také v oblasti mírného pásu, kde ale jako návnada sloužily znehybněné housenky motýlů (Lichtenberg et al 2003). Naopak Šipoš (2005) v podobném pokusu, kde jako návnadu aplikoval larvy *Diptera*, ukazuje, že ptáci oproti ostatním živočichům dominovali v počtu napadených pastí na kmeni stromu.

5. ZÁVĚR

Výsledky mé studie ukazují, že:

- 1) Míra poškození listů prokazatelně závisela na počtu pastí obsazených mravenci, avšak nezávisela na abundanci mravenců.
- 2) Mravenci se vyskytovali na většině ze všech předložených pastí a také představovali většinu v počtu jedinců přítomných na pastech během jednotlivých kontrolních časů v porovnání s jinými skupinami bezobratlých živočichů (*Diptera*, *Heteroptera*, *Arachnida*, *Hymenoptera* – bez čeledi *Formicidae*, *Coleoptera*).
- 3) Nejčastěji se vyskytujícími druhy mravenců na všech pastech byla *Formica fusca* a *Myrmica ruginodis*, nejhojnějšími druhy co do počtu jedinců se stali *Lasius fuliginosus* a opět *Myrmica ruginodis*.
- 4) Druhového složení mravenců vyskytujících se na pastech nebylo ovlivněno dobou expozice návnady (3 hodiny). V naprosté většině případů zde byl zaznamenán pouze jeden druh, a tak na pastech nedocházelo k vzájemné interakci více druhů.
- 5) Abundance mravenců na pastech se prokazatelně lišila mezi první a druhou kontrolní hodinou, avšak nebyl zaznamenán prokazatelný vliv mezi hodinou druhou a třetí.
- 6) Během jednotlivých kontrolních časů bylo zaznamenáno postupné rozšiřování mravenců na nové pasti, čímž rostl celkový počet obsazených pastí.
- 7) Výskyt jednotlivých druhů mravenců byl ovlivněn typem habitatu – nejvíce druhů bylo zaznamenáno v transektech umístěných na kraji lesa.

6. LITERATURA

- Abbott L. Kirsti, Peter T. Green. 2007.** Collapse of an ant-scale mutualism in a rainforest on Christmas Island, *Oikos* 116
- Agosti, D., editor. 2000.** *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 280 p.
- Albrecht, M. and N.J. Gotelli. 2001.** Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134-141.
- Alvarez, G., I. Armbrecht, E. Jimenez, H. Armbrecht, and P. Ulloa-Chacon. 2001.** Ant-plant association in two *Tococa* species from a primary rain forest of Colombian Choco (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 38:585–602.
- Blüthgen, N., G. Gebauer, and K. Fiedler. 2003.** Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. *Oecologia* 137:426-435.
- Blüthgen, N., Gottsberger, G., Fiedler, K. 2004.** Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecology* 29:418-429.
- Blüthgen, N., D. Mezger, and K. E. Linsenmair. 2006.** Ant-hemipteran trophobioses in a Bornean - rainforest diversity, specificity and monopolisation. *Insectes Sociaux* 53:194-203.
- Blüthgen, N., N. E. Stork, and K. Fiedler. 2004.** Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106:344-358.
- Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitia, W., Jaffé, K., Morawetz, W., Barthlott, W. 2000.** How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125:229-240.
- Botkin, D. and E. Keller. 1995** *Environmental Science: Earth as a living planet* John Wiley & Sons
- Carroll, C. R., and D. H. Janzen. 1973.** Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4:231-257.
- Carter, P. E., and A. L. Rypstra. 1995.** Top-Down Effects In Soybean Agroecosystems - Spider Density Affects Herbivore Damage. *Oikos* 72:433-439.
- Cronin, G. 1998.** Between-species and temporal variation in Acacia-ant-herbivore interactions. *Biotropica* 30:135-139.

- Crutsinger, G. M., and N. J. Sanders. 2005.** Aphid-tending ants affect secondary users in leaf shelters and rates of herbivory on *Salix hookeriana* in a coastal dune habitat. *American Midland Naturalist* **154**:296-304.
- Czechowski, W., A. Radchenko, and W. Czechowska. 2002.** The ant (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Museum and Institute of Zoology PAS.
- Davidson, D. W. 1997.** The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biol. J. Linn. Soc.* **61**:153-181.
- Davidson, D. W. 2005.** Ecological stoichiometry of ants in a New World rain forest. *Oecologia* **142**:221-231.
- Davidson, D. W., S. C. Cook, R. R. Snelling, and T. H. Chua. 2003.** Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* **300**:969-972.
- De La Fuente, M. A. S., and R. J. Marquis. 1999.** The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a neotropical rainforest tree. *Oecologia* **118**:192-202.
- Dyer, L. A. 2002.** A quantification of predation rates, indirect positive effects on plants, and foraging variation of the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *J. Insect Sci.* **2**:18:7 p.
- Fernandes, G. W., Fagundes, M., Woodman, R. L., Price, P. W. 1999.** Ant effects on three-trophic level interactions: plant, galls, and parasitoids. *Ecol. Entomol.* **24**:411-415.
- Floren, A., Linsenmair, K.E. 2000.** Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forests? *Oecologia.* **123**: 129-137
- Floren, A., A. Biun, and K. E. Linsenmair. 2002.** Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia* **131**:137-144.
- Gil, R. 2003.** The genome sequence of *Blochmannia floridanus*: comparative analysis of reduced genomes. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **100**, 9388–9393
- Gove, A. D., and J. D. Majer. 2006.** Do isolated trees encourage arboreal ant foraging at ground-level? Quantification of ant activity and the influence of season, in Veracruz, Mexico. *Agriculture Ecosystems & Environment* **113**:272-276.
- Greze A.A. and Prado E. 2000.** Effect of plant patch shape and surrounding vegetation on the dynamics of predatory coccinellids and their prey *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environmental Entomology* **29**: 1244–1250.
- Hahn, D. A., and W. D. E. 2002.** Seasonal foraging activity and bait preferences of ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* **34**:348.
- Hawes, C., Stewart, A.J.A., Evans, H.F. 2002.** The impact of wood ants (*Formica rufa*) on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a Scots pine plantation. *Oecologia* **131**:612-619.

- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990.** The ants. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Janda, M. 2007.** Ecology and Natural History of Melanesian ants. PhD. thesis, University of South Bohemia, Faculty of Science. České Budějovice, Czech Republic.
- Karhu, K. J. 1998.** Effects of ant exclusion during outbreaks of a defoliator and a sap-sucker on birch. *Ecological Entomology* **23**:185-194.
- Karhu, K. J., and S. Neuvonen. 1998.** Wood ants and a geometrid defoliator of birch: predation outweighs beneficial effects through the host plant. *Oecologia* **113**:509-516.
- Kaspari, M., and S. P. Yanoviak. 2001.** Bait use in tropical litter and canopy ants--evidence of differences in nutrient limitation. *Biotropica* **33**:207-211.
- Koptur, S., Rodriguez, M.C., Oberbauer, S.F., Weekley, C., Herndon, A. 2002.** Herbivore-Free Time? Damage to New Leaves of Woody Plants after Hurricane Andrew, *BIOTROPICA*. **34**: 547–554
- Krebs, C. J. 1985.** Ecology: The experimental Analysis of distribution and abundance, Third edition. Harper International Edition.
- Kulfan, M., Holecova, M., Fajcik, J. 2006.** Caterpillar (Lepidoptera) communities on European turkey oak (*Quercus cerris*) in Male Karpaty Mts (SW Slovakia), *Biologia*. **61**: 573-578
- Laakso, J. 1999.** Short-term effects of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on soil animal community structure. *Soil Biology & Biochemistry* **31**:337-343.
- Labandeira, C.C., and Allen, E.M. 2007.** Minimal insect herbivory for the Lower Permian Coprolite Bone Bed site of north-central Texas, USA, and comparison to other late Paleozoic floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, in press.
- Lenoir, L., J. Bengtsson, and T. Persson. 2003.** Effects of *Formica* ants on soil fauna-results from a short-term exclusion and a long-term natural experiment. *Oecologia* **134**:423-430.
- Lichtenberg, J. S., Lichtenberg, D.A. 2003.** Predation of caterpillars in understory saplings in an Ozark forest. *Southeastern naturalist* **2**:423-432.
- Loiselle, B. A., and A. G. Farji-Brener. 2002.** What's up? An experimental comparison of predation levels between canopy and understory in a tropical wet forest. *Biotropica* **34**:327-330.
- Marquis, R. J. and C. W. Whelan. 1994.** Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* **75**(7):2007-2014.
- Mooney, K. A., Tillberg, C. V. 2005.** Temporal and spatial variation to ant omnivory in pine forests. *Ecology* **86**:1225-1235.

- Moran, M. D. 2003.** Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *OIKOS* **100**:403-405.
- Novotny, V., Y. Basset, J. Auga, W. Boen, C. Dal, P. Drozd, M. Kasbal, B. Isua, R. Kutil, M. Manumbor, and K. Molem. 1999.** Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. *Australian Journal Of Ecology* **24**:477-483.
- Oliveira, P. S., Rico-Gray, V., Diaz-Castellano, C., Castillo-Guevara, C. 1999.** Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecol.* **13**:623-631.
- Olson, D. M. 1991.** Rates of predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) in the canopy, understory, leaf litter, and edge habitats of a lowland rainforest in Southwestern Cameroon. Pages 101-109 in F. Halle, Pascal, O., editor. *Biologie d'une canopee de. II. Rapport de.*
- Ozaki, K., Takashima, S., Suko, O. 2000.** Ant predation suppresses populations of the scale insect *Aulacaspis marina* in natural mangrove forests. *Biotropica* **32**:764-768.
- Perdikis CH.Dionyssios, Argyro A. Fantinou, Dionyssios P. Lykouressis. 2003.** Constant rate allocation in nymphal development in species of Hemiptera *Physiological Entomology* **28** (4)
- Philpott, S. M., and I. Armbrecht. 2006.** Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* **31**:369-377.
- Prado, A. 2006.** Insect Biodiversity and Assessment of Herbivory in Native and Non-Native Plants in Mo'orea, French Polynesia. *Biology and Geomorphology of Tropical Islands*
- Punttila, P., P. Niemela, and K. Karhu. 2004.** The impact of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) on the structure of invertebrate community on mountain birch (*Betula pubescens* ssp *czerepanovii*). *Annales Zoologici Fennici* **41**:429-446.
- Rashbrook, V. K., Compton, S.G., Lawton, J.H. 1992.** Ant-herbivore interactions: Reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* **73**:2167-2174.
- Riechert, S. E. & K. Lawrence. 1997.** Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: spiders and their insect prey. *Entomologia Experimentalis et applicata.* **84**: 147-155
- Risch, S. J., and C. R. Carroll. 1982.** Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology* **63**:1979-1983.
- Rossi, M. N., and H. G. Fowler. 2004.** Predaceous ant fauna in new sugarcane fields in the state of Sao Paulo, Brazil. *Brazilian Archives Of Biology And Technology* **47**:805-811.

- Rudgers, J. A. 2004.** Enemies of herbivores can shape plant traits: Selection in a facultative ant-plant mutualism. *Ecology* **85**:192-205.
- Sanders, D., and C. Platner. 2007.** Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a grassland food web. *Oecologia* **150**:611-624.
- Sandström, J. and N. Moran. 1999.** How nutritionally imbalanced is phloem sap for aphids? *Entomologia experimentalis et applicata* **91**: 203-210
- Santini G., Tucci L., Ottonetti L. and Frizzi F. 2007.** Competition trade-offs in the organisation of a Mediterranean ant assemblage. *Ecological Entomology* **32**:3, 319–326
- Seifert, B. 1996.** Ameisen: beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag.
- Sipura, M. 1999.** Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia* **121**:537-545.
- Steward, V. B., K. G. Smith, and F. M. Stephen. 1988.** Predation By Wasps On Lepidopteran Larvae In An Ozark Forest Canopy. *Ecological Entomology* **13**:81-86.
- Stork, N. E. 1991.** The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *J. Trop. Ecol.* **7**:161-180.
- Strong, A. M., T. W. Sherry, and R. T. Holmes. 2000.** Bird predation on herbivorous insects: indirect effects on sugar maple saplings. *Oecologia* **125**:370-379.
- Styrsky, J. D., and M. D. Eubanks. 2007.** Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences* **274**:151-164.
- Šipoš, J. 2005.** Vertikální stratifikace predace na herbivorní hmyz.
- TerBraak, C. J. F., and P. Šmilauer. 1998.** Canoco reference manual and user's guide to Canoco for Windows:software for Canonical community ordination version 4.0. Microcomputer Power.
- Van Borm, S., A. Buschinger, J. J. Boomsma, and J. Billen. 2002.** Tetraponera ants have gut symbionts related to nitrogen-fixing root-nodule bacteria. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **269**:2023-2027.
- Way, M. J. 1963.** Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu. Rev. Entomol.* **8**:307-344.
- Yanoviak, S. P., and M. Kaspari. 2000.** Community structure and the habitat templet: ants in tropical forest canopy and litter. *Oikos* **89**:259- 266.